

УДК 599.323.45

Предпочтение гибридами домовых (*Mus musculus wagneri*) и курганчиковых (*M. spicilegus*) мышей запаха родительских видов определяется видовой принадлежностью матери

Мальцев А. Н., Некрасова М. В., Котенкова Е. В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

evkotenkova@yandex.ru

DOI: 10.18522/2308-9709-2022-42-7

Аннотация

Изучена реакция межвидовых гибридов от двух вариантов скрещивания домовых (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) и курганчиковых (*Mus spicilegus* Petenyi, 1882) мышей на запах родительских видов. Использован метод парного предъявления источников запаха. С высокой степенью статистической значимости показано, что гибриды достоверно дольше обнюхивали запах того вида, к которому принадлежала родившая и выкормившая их самка. Самцы от самки *M. musculus* и самца *M. spicilegus* предпочитали запах самок *M. musculus* в эструсе/анэструсе по сравнению с запахом самок *M. spicilegus* в эструсе/анэструсе, а самки – запах самцов *M. musculus*. Самцы и самки от самца *M. musculus* и самки *M. spicilegus* достоверно дольше обнюхивали запах *M. spicilegus* по сравнению с запахом *M. musculus* в разных сочетаниях парного предъявления источников запаха. В случае, если при парном предъявлении отсутствовал запах самки-

воспитателя, то особи дольше исследовали запах того же вида, что и вырастивший их самец. То есть, реакции гибридов в ответ на запах особей родительских видов определяется в значительной степени ранним постнатальным опытом и материнской средой, а, вероятно, не их генетическими характеристиками.

Ключевые слова: ранний опыт, материнская среда, *M. musculus*, *M. spicilegus*, гибриды, выбор запаха

The preference of hybrids of house (*Mus musculus wagneri*) and mound-buildings (*M. spicilegus*) mice the odor of parental species is determined by the mother's species.

Maltsev A.N., Nekrasova M.V., Kotenkova E.V.

Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

DOI: 10.18522/2308-9709-2022-42-7

Abstract

The responses of interspecific hybrids from two variants of crossing of house (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) and mound-building mice (*M. spicilegus* Petenyi, 1882) to the odor of parental species were studied. The method of two-choice test of odors was used. It was shown with a high degree of statistical significance that hybrids investigated significantly longer the odor of individuals the same species as their biological mother in comparison of representatives of other forms of mice. Hybrid males from female *M. musculus* and male *M. spicilegus* preferred the odor of female *M. musculus* in estrus/anestrus compared to the odor of *M. spicilegus*

females in estrus/anestrus and females prefer odor of male *M. musculus*. Hybrid males and females from male *M. musculus* and female *M. spicilegus* sniffed the odor of *M. spicilegus* significantly longer than that of *M. musculus* in different combinations of paired presentation of odor sources. If the same odor as was species-specific odor of their biological mother was absent during two-choice tests, then the individuals investigated significantly longer the odor of the same species as the male that reared them. That is, the reactions of hybrids in response to the odor of individuals of the parental species are determined to a significant level by early postnatal experience and the maternal environment, and not by their genetic characteristics.

Keywords: early experience, maternal environment, *M. musculus*, *M. spicilegus*, hybrids, odor choice

Введение

Согласно биологической концепции вида в основе видообразования лежит формирование репродуктивной изоляции между близкородственными формами. Функционированию и формированию в процессе эволюции механизмов репродуктивной изоляции у домашних мышей группы видов *Mus musculus* s.l. посвящен ряд исследований, включая целый цикл наших работ (Соколов и др., 1990; Kotenkova, Naidenko, 1999; Heth et al., 2001; Smadja, Ganem, 2008; Котенкова, 2014). Половозрелые грызуны, в том числе и представители близкородственных видов домашних мышей, обычно

проявляют ярко выраженные поведенческие предпочтения конспецифических особей как половых партнеров, а также выбирают запах особей противоположного пола своего вида по сравнению с запахами гетероспецификов (Соколов и др., 1990; Котенкова, 2014). Это определяется специфической активацией рецепторов вомероназального органа (Вознесенская и др., 2010), что в дальнейшем вызывает целый ряд нейрональных и физиологических реакций, стимулирующих половое поведение конспецифических партнеров (Котенкова, 2014). Следующим шагом в разработке нами этой проблемы стало исследование формирования механизмов изоляции в процессе онтогенеза, и, в первую очередь, роли обучения (импринтинга, классического обусловливания), которое широко распространено у разных видов животных и может быть важно в ходе эволюционных процессов (Verzijden et al., 2012; Witte et al., 2015).

Особый интерес представляет вопрос о том, как эпигенетические эффекты, такие как импринтинг и другие формы обучения во время раннего постнатального онтогенеза, могут влиять на выбор полового партнера и предпочтения взрослых особей. У большинства видов млекопитающих главным компонентом социальной среды в ранний период развития являются родители, в первую очередь кормящие самки. Поэтому основным подходом оценки значения раннего опыта и материнской среды на последующее формирование разных типов поведения и реакции на запахи кон- и гетероспецифических особей (в частности, у грызунов) служит перекрестное воспитание потомства лактирующими самками разных видов (Котенкова и др., 2017). Этот же подход был использован в наших исследованиях. Оказалось, что ранний опыт во время постнатального онтогенеза, связанный

с изменением материнской среды, приводит к модификации поведенческих и нейрональных ответов на кон- и гетероспецифические запахи взрослых особей у трех близкородственных таксонов домашних мышей (*Mus musculus* Linnaeus, 1758, *M. m. wagneri* Eversmann, 1848, *Mus spicilegus* Petenyi, 1882). Выращенные собственными матерями самцы этих таксонов демонстрировали ярко выраженное предпочтение запаха представителей своего вида, в том числе и конспецифичных самок в состоянии эструса по сравнению с запахом гетероспецифичных самок (Соколов и др., 1984 а, б; Kotenkova et al., 1989), у самцов домашних и курганчиковых мышей выявлены специфические паттерны активации в сенсорном эпителии вомероназального органа и нейрональной активации в дополнительной обонятельной луковице (ДОЛ) только в ответ на запах эстральных самок своего, но не близкородственного вида (Вознесенская и др., 2010). Перекрестное воспитание, то есть выращивание детенышей приемными родителями близкородственного вида, изменяло ассортативность выбора кон- и гетероспецифических запахов у домашних и курганчиковых мышей. *M. spicilegus*, выкормленные самками *M. musculus*, предпочитали запах самок вида-воспитателя (Котенкова и др., 2018). *M. m. wagneri*, воспитанные *M. spicilegus*, и *M. spicilegus*, выращенные *M. m. wagneri*, не проявляли предпочтения запаха самок своего или выкормившего вида. Нейрональная активация в ДОЛ, выявленная с помощью метода марганец-усиленной магнитно-резонансной томографии, у самцов, воспитанных гетероспецифичными самками, была противоположной по сравнению с самцами, выкормленными конспецифичными самками (Kotenkova et al., 2019). Таким образом, материнская среда, включая запах, оказывает большее влияние на уровень МРТ сигнала в ДОЛ у половозрелых

самцов, чем генетическое родство реципиента и донора запаха. Приведенные данные доказывают наличие существенного воздействия раннего опыта на реакцию на запахи половых партнеров у двух видов мышей.

Другим подходом к оценке влияния раннего опыта на ассортативность выбора запахов и поведение может быть изучение реакции межвидовых гибридов. В последние годы появилось много публикаций, специально посвященных влиянию воспитания детенышей приемными родителями, то есть оценке воздействия собственно различий материнской среды при перекладывании на их выживание, развитие и поведение (Luchetti et al., 2015). В этих публикациях оцениваются результаты внутривидового перекладывания между лабораторными линиями домовых мышей либо перекладывания в приемные семьи мышей той же линии (Bartolomucci et al., 2004; Priebe et al., 2005; Lu et al., 2009; Hickman, Swan, 2011; Luchetti et al., 2015). По ряду показателей (уровню стресса на основании оценки уровня кортикостерона, социальному поведению молодых особей, эмоциональности) перекрестно-воспитанные детеныши не отличались от контрольных. Однако у них выявлен повышенный уровень акустических дистресс-сигналов и измененная респираторная реакция на 6% CO₂ в воздухе при дыхании по сравнению с контрольной группой (Luchetti et al., 2015). В других работах отмечается возможное влияние стресса при перекрестном перекладывании детенышей мышей на поведение и физиологические показатели. У перекрестно-воспитанных лабораторных мышей выявлены нарушения эмоциональности в возрасте 8 недель, которые могут быть связаны с секрецией серотонина (Lu et al., 2009). Изменение стрессоустойчивости и базального уровня кортикостерона у взрослых самцов в том случае, если

родительские линии домашних мышей различались по особенностям материнского поведения, эмоциональности и реакции на стресс косвенно указывает на важность поведения самок по отношению к потомству (Priebe et al., 2005). Для реализации задач ранее проведенных нами исследований было необходимо межвидовое перекладывание потомства. Межвидовое перекрестное воспитание оказывает более сильное воздействие на детенышей, чем внутривидовое, что можно объяснить существенными отличиями материнской среды при выращивании самками-гетероспецификами, при этом часть детенышей погибает. Это может определяться различиями в составе молока и особенностями развития и роста детенышей в онтогенезе, видоспецифическими отличиями родительского поведения, беспокойством самки в связи с незнакомым запахом чужого выводка и проявлением каннибализма по отношению к чужим детенышам, высоким уровнем стресса приемных родителей и рядом других факторов. Преимущество использования гибридов при оценке влияния раннего опыта на поведение заключается в том, что мы можем избежать процедуры перекладывания при воспитании потомства самками разных видов для оценки тех или иных параметров. В условиях лаборатории возможна успешная гибридизация представителей подвидов *M. musculus* (*M. m. wagneri*, *M. m. musculus*, *M. m. gansuensis*) и *M. spicilegus* с получением жизнеспособных гибридов (самцов и самок) F₁ (Мальцев и др., 2015; Амбарян и др., 2021). В связи с этим мы провели эксперименты по ассортативности выбора запаха представителей родительских видов у гибридов, полученных от разных вариантов скрещивания *M. musculus* и *M. spicilegus*, что и было

целью данной работы. В качестве представителей вида *M. musculus* были использованы представители подвида *M. m. wagneri*.

В данном исследовании проверялась гипотеза, согласно которой реакция гибридов *M. musculus* и *M. spicilegus* в ответ на обонятельные сигналы представителей родительских видов определяется видовой принадлежностью самки-воспитателя, а не вариантом скрещивания.

Материал и методика

Работа выполнена с использованием коллекции животных ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» ИПЭЭ РАН.

Экспериментальные скрещивания *M. musculus* и *M. spicilegus* проводили в виварии ИПЭЭ РАН. Для гибридизации использовали зверьков F₂ – F₅ поколений, полученных в условиях вивария, от животных, отловленных в природе: *M. musculus* (*M. m. wagneri*) в окрестностях г. Астрахани, *M. spicilegus* – в Ростовской области при раскопке курганчиков. Подвидовую принадлежность мышей определяли на основании морфологических признаков и мест их отлова, т. е. учитывали, в пределах ареала какого таксона был пойман тот или другой зверек.

Пары домашних мышей (самец и самка) формировали из половозрелых особей в возрасте 40–90 дней. Проведено 2 серии скрещиваний: самка *M. musculus* x самец *M. spicilegus* (из 23 сформированных пар потомство получено от 8, в опытах использовано 8 гибридов); самка *M. spicilegus* x самец *M. musculus* (из 28 сформированных пар потомство дали 8, в опытах использовано 25 гибридов). Животных содержали в стандартных условиях при естественном режиме освещения. Кормом (*ab libitum*) служила зерносмесь, состоящая из овса с примесью семян подсолнечника, комбикорм

для грызунов и морковь. В качестве подстилки использовали древесные опилки.

Для изучения реакции гибридов домашних мышей на обонятельные сигналы особей родительских видов использовали методику парного предъявления источников запаха. Описание использованной нами модификации методики можно найти в статьях (Соколов и др., 1984б; Мальцев, Котенкова, 2013). Половозрелых гибридных особей (в возрасте не менее 2,5 месяцев) перед началом эксперимента на 5 суток рассаживали по одиночке в стеклянные камеры с сетчатой крышкой, размером 30×20×20 см. В каждую камеру за день до проведения опытов помещали круглую пластмассовую подставку, высотой 3,5 см и диаметром 13 см, а также две чистые чашки Петри для ознакомления с условиями эксперимента. Перед началом опыта в камеру на подставку ставили две новые одноразовые чашки Петри, в каждую из них при помощи дозатора наносили по 20 мкл мочи самцов или самок *M. musculus*, *M. spicilegus*, или их гибридов (в различных сочетаниях, см. табл. 1). С помощью секундомеров регистрировали суммарное время обнюхивания каждого источника запаха в течение 5 минут с момента первого контакта зверька с источником запаха.

Опыты проводили в вечернее время при слабом освещении с 18.00 до 22.00, что соответствует времени максимальной активности мышей. Перерыв между опытами составлял не менее четырех дней, одну и ту же серию опытов не повторяли подряд дважды.

Мочу домашних мышей собирали при помощи метаболических клеток из мелкой сетки (12×6×6 см), под которые ставили стеклянные чашки Петри, либо при взятии животных-доноров в руки. Из чашек Петри мочу собирали

при помощи дозатора. В одну пробирку Эппендорф сливали мочу от нескольких (4–5) животных. В опытах использовали свежую мочу. Результаты обрабатывали в программе «SigmaPlot 12.5» с использованием непараметрического критерия Вилкоксона для сопряженных пар.

Результаты

Полученные результаты отличаются высокой степенью статистической достоверности (табл. 1): гибриды достоверно дольше обнюхивали запах представителей того же вида, что родившая и выкормившая их самка, по сравнению с особями других форм. Самцы, полученные от скрещивания самки *M. musculus* и самца *M. spicilegus*, предпочитали запах самок *M. musculus* в эструсе/анэструсе по сравнению с запахом самок *M. spicilegus* в эструсе/анэструсе, а самки – запах самцов *M. musculus* по сравнению с запахом самцов *M. spicilegus*. Самцы этого варианта гибридизации достоверно дольше исследовали запах самок *M. musculus* по сравнению с запахом самок-гибридов. Самцы и самки от самца *M. musculus* и самки *M. spicilegus* достоверно дольше обнюхивали запах представителей *M. spicilegus* по сравнению с запахом *M. musculus* в разных сочетаниях парного предъявления источников запаха. В случае, когда запаха того же вида, что и выкормившая самка, не предъявляли (одна серия, в которой самцам-гибридам от скрещивания самок *M. spicilegus* и самцов *M. musculus* предъявляли запах мочи самок *M. musculus* по сравнению с мочой самок-гибридов) особи дольше исследовали запах того же вида, что и выращивший их самец.

Таблица 1. – Время исследования гибридами источников запаха родительских видов и гибридов

Реципиенты	Источники запаха (доноры мочи)	Время исследования запахов (среднее; min–max)	Число опытов		Достоверность различий
			С более длительным исследованием одного из запахов	Всего	
♂h (от ♂ M.m. и ♀M.s.)	♀M.m. ♀M.s.	6,2; 1,9–13,85 12,97; 2,8–19,7	11 (M.s)	12	P = 0,0037* Z=2,9025
♂h (от ♂ M.m. и ♀M.s.)	♀M.m. (эструс) ♀M.s. (эструс)	7,4; 3,0–13,0 11,3; 2,6–14,6	10 (M.s)	12	P = 0,012* Z= 2,432
♂h (от ♂ M.m. и ♀M.s.)	♂M.m. ♂M.s.	7,5; 0,9–23,3 8,85; 0–29,6	7 (M.s)	11	P = 0,248 Z= 1,1558
♂h (от ♂ M.m. и ♀M.s.)	♀M.m. ♀h (♂ M.m. и ♀M.s.)	12,5; 2,1–19,2 7,9; 0,5–17,5	7 (M.m.)	9	P = 0,019* Z = -2,310
♀h (от ♂ M.m. и ♀M.s.)	♀M.m. ♀M.s.	7,3; 3,2–12,4 14,0; 8,7–25,0	8 (M.s.)	8	P = 0,008 Z = 2,521
♀h (от ♂ M.m. и ♀M.s.)	♂M.m. ♂M.s.	7,9; 3,2–27,6 9,8; 6,7–21,13	16 (M.s.)	18	P = 0,0279* Z = 2,199
♂h (от ♂ M.s. и ♀M.m.)	♀M.m. ♀M.s.	16,6; 9,5–35,5 5,1; 1,7–9,6	19 (M.m.)	19	P = 0,000004* Z = -3,823
♂h (от ♂ M.s. и ♀M.m.)	♀M.m.(эструс) ♀M.s. (эструс)	12,9; 4,0–20,8 4,7; 1,1–7,8	29 (M.m.)	29	P = 0,0001* Z = -4,703
♂h (от ♂ M.s. и ♀M.m.)	♀M.m. ♀h (♂ M.s. и ♀M.m.)	14,1; 8,3–18,2 8,1; 3,5–11,4	9 (M.m.)	9	P = 0,004* Z = -2,666
♀h (от ♂ M.s. и ♀M.m.)	♂M.m. ♂M.s.	7,6; 0,4–14,3 4,5; 0,9–8,3	10 (M.m.)	13	P = 0,027* Z = -2,201

Условные обозначения: M. s. – *Mus spicilegus*; M. m. – *Mus musculus*; h – гибрид; * - различия статистически достоверны.

В случаях, когда физиологическое состояние самки не указано (эструс), они были в состоянии анэструса.

Обсуждение

Как уже отмечалось выше, использованные нами виды домашних мышей – *M. musculus* и *M. spicilegus* при парном предъявлении запахов всегда достоверно дольше исследуют запах мочи конспецификов по сравнению с запахом гетероспецификов (Соколов и др., 1990; Котенкова и др., 2018). Специфическую активацию рецепторов вомероназального органа и нейрональную активацию в ДОЛ у самцов обоих видов вызывает только запах конспецифичных самок в состоянии эструса (Вознесенская и др., 2010). Однако, при перекладывании детенышей домашних мышей в раннем возрасте и воспитании самкой близкородственного вида, реакция на запахи может меняться на противоположную, то есть зверьки во взрослом состоянии предпочитают запах особей вида-воспитателя, а не запах конспецификов, или не оказывают предпочтения ни одному из этих запахов (Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019). При проведении экспериментов с перекрестно-воспитанными самцами двух видов *M. musculus* и *M. spicilegus*, от которых и были получены гибриды для данного исследования, мы показали, что происходит модификация ассортативности выбора запаха полового партнера под влиянием раннего обонятельного опыта. Сравнение времени исследования мочи самок в состоянии эструса самцами *M. spicilegus* показало, что такая модификация ассортативности выбора запахов обусловлена возрастанием времени исследования мочи гетероспецификов и снижением времени исследования мочи конспецификов. У самцов *M. musculus* также происходило возрастание времени обнюхивания мочи

гетероспецификов, но не было снижение времени исследования мочи конспецификов (Kotenkova et al., 2019).

Как показали результаты наших опытов, гибриды от скрещивания двух близкородственных видов мышей во взрослом состоянии предпочитали запах того вида, к которому относилась выкормившая их самка. В случае, если при парном предъявлении источников обонятельных сигналов отсутствовал запах самки-воспитателя, то особи дольше исследовали запах того же вида, что и вырастивший их самец.

Согласно полученным данным, можно предположить, что поведенческие реакции гибридов в ответ на запахи особей родительских видов в значительной степени определяются ранним обонятельным опытом, а не их генетическими характеристиками. Это свидетельствует о крайне важной роли онтогенеза в формировании половых предпочтений, что подтверждается рядом исследований других авторов (Verzijden et al., 2012; Котенкова и др., 2017; Kotenkova et al., 2019). Отсюда следует, что для формирования поведенческих реакций в данном случае более важную роль играет научение, а не наследственность. Поскольку самка вносит больший вклад в воспитание и проводит больше времени с потомством, чем самец, а также выкармливает детенышей, потомки в первую очередь могут запечатлеть преимущественно ее запах. Особая роль именно материнского поведения (при этом ее генетическое родство с потомством не важно) подтверждается и другими исследованиями (Weaver et al., 2004). Эпигенетические эффекты на потомство самцы оказывают у тех видов, у которых они принимают участие в воспитании детенышей (Громов, 2020), то есть важно само взаимодействие с новорожденными до окончания

критического период. В природе *M. musculus* и *M. spicilegus* не гибридизируют. Однако, если выбор запаха полового партнера во взрослом состоянии, а возможно и самого полового партнера (это необходимо в дальнейшем подтвердить экспериментально) определяется видоспецифическим запахом самки-воспитателя и ее материнской средой, то наши данные могут быть использованы при анализе генетической структуры зон гибридизации домовых мышей. Синантропные виды (*M. musculus*, *M. domesticus*, *M. castaneus*) скрещиваются друг с другом в природе с образованием зон гибридизации (от узкой европейской «зоны напряжения» до огромной по площади зоны гибридизации в Закавказье), различающихся по протяженности, генетической структуре и истории формирования (Якименко и др., 2000; Котенкова, 2002; Kotenkova, 2004; Baird, Macholán, 2012).

Заключение

Таким образом, гибриды двух видов мышей дольше исследовали запах самцов и самок того вида, к которому принадлежала воспитавшая их мать. На основании результатов данного исследования можно предположить, что запаховые предпочтения гибридов, полученных от скрещивания синантропных домовых мышей с курганчиковыми мышами, определяются видовой принадлежностью самки-воспитателя. То есть, реакции гибридов в ответ на запах особей родительских видов определяется в значительной степени ранним постнатальным опытом и материнской средой, а не их генетическими характеристиками.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 22-24-00303).

В экспериментах принимала участие студентка МПГУ Кожуханцева Е. А.

Список литературы

- Вознесенская А. Е., Амбарян А. В., Ключникова М. А., Котенкова Е. В., Вознесенская В. В. Механизмы репродуктивной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato: от поведения к рецепторам // Доклады Академии наук. 2010. Т. 435. № 3. С. 417–419.
- Громов В. С. Эпигенетическое программирование различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 1. С. 58–72.
- Котенкова Е. В. Гибридизация синантропных видов домовых мышей и её роль в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 6. С. 580–593.
- Котенкова Е. В. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. 2014. Т. 135. № 5. С. 488–518.
- Котенкова Е. В., Мальцев А. Н., Амбарян А. В. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих: эволюционные аспекты // Журнал общей биологии. 2017. Т. 78. № 4. С. 21–39.
- Котенкова Е. В., Ромащенко А. В., Мальцев А. Н. Поведенческие и нейрональные реакции на кон- и гетероспецифические обонятельные сигналы у двух видов мышей – *Mus musculus* и *Mus spicilegus*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 7. С. 788–794.

Котенкова Е. В., Амбарян А. В., Мальцев А. Н. Влияние перекрестного воспитания детенышей у двух видов мышей *Mus musculus* и *M. spicilegus*: изменение реакции на кон- и гетероспецифические запахи // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. 2018. №2. С.200–208.

Мальцев А. Н., Котенкова Е. В. Дивергенция обонятельных сигналов подвидов домашней мыши *Mus musculus* // Успехи современной биологии. 2013 Т.133. № 2. С.152-163.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Распознавание близкородственных форм по обонятельным сигналам у домашних (*Mus musculus* L.) и курганчиковых (*Mus hortulanus* Nordm.) мышей // Доклады Академии наук СССР. 1984 а. Т. 63. № 3. С. 429–439.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Роль обонятельных сигналов в распознавании близкородственных форм у домашних (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus hortulanus*) мышей // Зоологический журнал. 1984 б. Т. 63. № 3. С. 429–439.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домашней и курганчиковой мышей. М.: Наука, 1990. – 207 с.

Якименко Л. В., Коробицина К. В., Фрисман Л. В., Мориваки К., Йонекава Х. Генетические исследования домашних мышей в гибридной зоне Приморского края // Генетика. 2000. Т. 36. С. 77–86.

Baird S.J.E., Macholan M. What can the *Mus musculus musculus*/*M. m. domesticus* hybrid zone tell us about speciation? Evolution of the House Mouse, ed. Miloš Macholán, Stuart J. E. Baird, Pavel Munclinger, and Jaroslav Piálek. Cambridge University Press, 2012. P. 334-372.

- Bartolomucci A., Gioiosa L., Chirieleison A., Ceresini G., Parmigiani S., Palanza P. Cross-fostering in mice: Behavioral and physiological carry-over effects in adulthood // *Genes, Brain and Behavior*. 2004.V. 3. P. 115–122.
- Heth G., Todrank J., Busquet N., Baudoin C. Odour-genes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2001. V. 73. № 2. P. 213–220.
- Hickman D.L., Swan M.P. Effects of age of pups and removal of existing litter on pup survival during cross-fostering between multiparous outbred mice // *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. 2011. V. 50. P. 641-646.
- Kotenkova E.V. Hybrid zones of house mice of genus *Mus* (Rodentia, Muridae) in Russia and neighboring countries: role of hybridization in evolution of commensal taxa // *Russian Journal of Theriology*. 2004. V. 3. № 1. P. 25–32.
- Kotenkova E. V., Naidenko S. V. Discrimination of con- and heterospecific odors in different taxa of the *Mus musculus* species group: Olfactory cues as precopulatory isolating mechanism // *Advances in Chemical Communication in Vertebrates*. Johnston R.E., Müller-Schwarze D., Sorensen P.N.Y. (Eds). Plenum Press, 1999. P. 299–308.
- Kotenkova E.V., Osadchuk A.V., Lyalyukhina S.I. Precopulatory isolating mechanisms between the house and mound-building mouse // *Acta Theriologica*. 1989. Vol.34. № 22. P. 315-324.
- Kotenkova E., Romachenko A., Ambaryan A., Maltsev A. Effect of early experience on neuronal and behavioral responses to con- and heterospecific odors in closely related *Mus* taxa: epigenetic contribution in formation of precopulatory isolation // *BMC Evolutionary Biology*. 2019.Vol. 19 (Suppl.1). Article number: 51. P.56-99. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1373-8>.

Lu L., Mamiya T., Lu P., Niwa M., Mouri A., Zou L.B. et al. The long-lasting effects of cross-fostering on the emotional behavior in ICR mice // *Behavioural Brain Research*. 2009. V. 198. P. 172–178.

Luchetti A., Oddi D., Lampis V., Centofante E., Felsani A., Battaglia M., DAmato F.R. Early handling and repeated cross-fostering have opposite effect on mouse emotionality // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2015. 9:93. doi: 10.3389/fnbeh.2015.00093.

Priebe K., Brake W. G., Romeo R. D., Sisti H. M., Mueller A., McEwen B. S., Francis D. D. Maternal influences on adult stress and anxiety-like behavior in C57BL/6J and BALB/cJ mice: A cross-fostering study // *Developmental Psychobiology*. 2005. V. 47. P. 398-407.

Smadja C., Ganem G. Divergence of odorant signals within and between the two European subspecies of the house mice // *Behavioral Ecology*. 2008. V. 19. № 1. P. 223–230.

Verzijden M.N., ten Cate C., Servedio M.R., Kozak G.M., Boughman J.W., Svensson E.I. The impact of learning on sexual selection and speciation // *Trends in Ecology and Evolution*. 2012. V. 27. № 9. P. 511–519.

Weaver I.C., Cervoni F., Champagne A., D’Alessio S., Sharma J., Seckl S., Dymov M., Szyf M., Meany M. Epigenetic programming by maternal behavior // *Nature Neuroscience*. 2004. V. 7. P. 847–854.

Witte K., Kniel N., Kureck I.M. Mate-choice copying: Status quo and where to go // *Current Zoology*. 2015.V. 61. № 6. P. 1073–1081.

References

Voznesenskaya A.E., Ambaryan A.V., Klyuchnikova M.A., Kotenkova E.V., Voznessenskaya V.V. Mechanisms of reproductive isolation in house mouse

superspecies complex *Mus musculus* s.lato: from behaviour to receptors // Doklady Biological Sciences, 2010, vol. 435, pp. 1–3.

Gromov V.S. Epigenetic Programming of Phenotypic Differences in Behavior and the Evolution of Sociality in Rodents // Biology Bulletin Reviews, 2020, vol. 10, no.4, pp. 338-350.

Kotenkova E.V. Hybridization of commensal species of house mice and its role in their evolution // Uspekhi Sovremennoĭ Biologii, 2002, vol.122, no. 6, pp.580-593.

Kotenkova E.V. A comparative analysis of ethological and physiological mechanisms of precopulatory reproductive isolation in rodents // Uspekhi Sovremennoĭ Biologii, 2014, vol. 134, no.5, pp. 488–518. (In Russian).

Kotenkova E.V., Maltsev A.N., Ambaryan A.V. Influence of early olfactory experience on mate choice in mammals: Evolutionary aspects // Biology Bulletin Reviews, 2018, vol. 8, no.1, pp. 32-47 2017.

Kotenkova E.V., Romashchenko A.V., Maltsev A.N. Vavilov. Behavioral and neuronal responses of two mouse species, *Mus musculus* and *Mus spicilegus*, to con- and heterospecific olfactory signals // Journal of Genetics and Breeding, 2017, vol. 21, no.7, pp.788-794.

Maltsev A.N., Kotenkova E.V. Divergence of the olfactory signals in subspecies of the house mouse *Mus musculus* // Biology Bulletin Reviews, 2014, vol. 4, no. 2, pp. 112-121.

Sokolov V.E., Kotenkova E.V., Lyalyuhina S.I. Recognition of closely related forms by olfactory signals in house (*Mus musculus* L.) and mound-building (*Mus hortulanus* Nordm.) mice // Doklady Biological Sciences USSR, 1984a, vol. 63, no 3, pp. 429–439. (In Russian).

Sokolov V.E., Kotenkova E.V., Lyalyuhina S.I. The role of olfactory signals in the recognition of closely related forms in house (*Mus musculus*) and mound-building (*Mus hortulanus*) mice // Zoological Journal, 1984b, vol 63, no. 3, pp. 429–439. (In Russian).

Sokolov V.E., Kotenkova E.V., Lyalyuhina S.I. Biology of House and Mound-building Mice. M.: Nauka, 1990. – 207 p. (In Russian).

Yakimenko L.V., Korobitsyna K.V., Frisman L.V., Moriwaki K, Yonekawa H. Genetic studies on house mice from the hybrid zone of Primorskii Krai // Genetics, 2000, vol. 36, pp. 66-76.

Baird S.J.E., Macholan M. What can the *Mus musculus musculus*/*M. m. domesticus* hybrid zone tell us about speciation? Evolution of the House Mouse, ed. Miloš Macholán, Stuart J. E. Baird, Pavel Munclinger, and Jaroslav Piálek. Cambridge University Press, 2012. pp. 334-372.

Bartolomucci A., Gioiosa L., Chirieleison A., Ceresini G., Parmigiani S., Palanza P. Cross-fostering in mice: Behavioral and physiological carry-over effects in adulthood // Genes, Brain and Behavior, 2004, vol. 3, pp. 115–122.

Heth G., Todrank J., Busquet N., Baudoin C. Odour-genes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex // Biological Journal of the Linnean Society, 2001, vol. 73, no. 2, pp. 213–220.

Hickman D.L., Swan M.P. Effects of age of pups and removal of existing litter on pup survival during cross-fostering between multiparous outbred mice // Journal of the American Association for Laboratory Animal Science, 2011, vol. 50, pp. 641-646.

Kotenkova E.V. Hybrid zones of house mice of genus *Mus* (Rodentia, Muridae) in Russia and neighboring countries: role of hybridization in evolution of commensal taxa // *Russian Journal of Theriology*, 2004, vol. 3, no. 1, pp. 25–32.

Kotenkova E. V., Naidenko S. V. Discrimination of con- and heterospecific odors in different taxa of the *Mus musculus* species group: Olfactory cues as precopulatory isolating mechanism // *Advances in Chemical Communication in Vertebrates*. Johnston R.E., Müller-Schwarze D., Sorensen P.N.Y. (Eds). Plenum Press, 1999, pp. 299–308.

Kotenkova E.V., Osadchuk A.V., Lyalyukhina S.I. Precopulatory isolating mechanisms between the house and mound-building mouse// *Acta Theriologica*, 1989. vol. 34, no. 22, pp. 315-324.

Kotenkova E., Romachenko A., Ambaryan A., Maltsev A. Effect of early experience on neuronal and behavioral responses to con- and heterospecific odors in closely related *Mus* taxa: epigenetic contribution in formation of precopulatory isolation // *BMC Evolutionary Biology*, 2019, vol. 19 (Suppl.1). Article number: 51. P. 56-99. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1373-8>.

Lu L., Mamiya T., Lu P., Niwa M., Mouri A., Zou L.B. et al. The long-lasting effects of cross-fostering on the emotional behavior in ICR mice // *Behavioural Brain Research*, 2009, vol. 198, pp. 172–178.

Luchetti A., Oddi D., Lampis V., Centofante E., Felsani A., Battaglia M., D'Amato F.R. Early handling and repeated cross-fostering have opposite effect on mouse emotionality // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2015. 9:93. doi: 10.3389/fnbeh.2015.00093.

Priebe K., Brake W. G., Romeo R. D., Sisti H. M., Mueller A., McEwen B. S., Francis D. D. Maternal influences on adult stress and anxiety-like behavior in

C57BL/6J and BALB/cJ mice: A cross-fostering study // *Developmental Psychobiology*, 2005, vol. 47, pp. 398-407.

Smadja C., Ganem G. Divergence of odorant signals within and between the two European subspecies of the house mice // *Behavioral Ecology*, 2008, vol. 19, no. 1, pp. 223–230.

Verzijden M.N., ten Cate C., Servedio M.R., Kozak G.M., Boughman J.W., Svensson E.I. The impact of learning on sexual selection and speciation // *Trends in Ecology and Evolution*, 2012, vol. 27, no. 9, pp. 511–519.

Weaver I.C., Cervoni F., Champagne A., D'Alessio S., Sharma J., Seckl S., Dymov M., Szyf M., Meany M. Epigenetic programming by maternal behavior // *Nature Neuroscience*, 2004, vol. 7, pp. 847–854.

Witte K., Kniel N., Kureck I.M. Mate-choice copying: status quo and where to go // *Current Zoology*, 2015, vol. 61, no. 6, pp. 1073–1081.