

## Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания

М. А. ПОТАПОВ, О. Ф. ПОТАПОВА, И. В. ЗАДУБРОВСКАЯ, П. А. ЗАДУБРОВСКИЙ,  
Г. Т. КОКЕНОВА, Г. Г. НАЗАРОВА, В. И. ЕВСИКОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: map@ngs.ru

### АННОТАЦИЯ

Агрессивность самца может влиять на его успех в размножении как прямо, определяя конкурентоспособность, так и опосредованно – через предпочтение, отдаваемое самкой. Исходя из предположения, что у видов с разными системами спаривания относительное значение в половом отборе самцовой агрессивности может быть различным, изучали ее связь с сексуальной привлекательностью на примере полигинных видов грызунов – водяной полевки и домашней мыши и моногамного вида – степной пеструшки. У самцов определяли индекс агрессивности (доля актов агрессии среди контактов с однополым партнером в диадных тестах) и индекс привлекательности (доля ольфакторных тестов, в которых самки большее время провели в отсеке установки с подстилкой данного самца).

**Ключевые слова:** системы брачных союзов, полигиния, моногамия, агрессивность, ольфакторные предпочтения, репродуктивный успех.

Системы брачных союзов, называемые также системами спаривания (mating system, breeding system), у млекопитающих весьма разнообразны: встречается и моногамия, и полигиния, и полиандрия, и промискуитет [1]. Моногамия – редкое явление среди млекопитающих, от числа исследованных видов моногамы составляют только около 10 % [2]. У млекопитающих моногамия характеризуется формированием долгосрочных брачных союзов. Отличительными при-

знаками моногамии являются: общее владение территорией обитания, предпочтение прежнего полового партнера, забота отцов и старших сибсов о новорожденных, относительно небольшой половой диморфизм по размерам тела, сниженная агрессивность самцов [2–4].

Использованные в работе виды грызунов – водяная полевка *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758), домашняя мышь *Mus musculus* Linnaeus, 1758 и степная пеструшка *Lagurus lagurus* (Pallas, 1773) отличаются системами спаривания, социальной организацией и другими особенностями. Известно, что данные виды отличаются характером пространственной структуры природных популяций, в частности сезонным переходом между мозаичным

Потапов Михаил Анатольевич  
Потапова Ольга Федоровна  
Задубровская Инна Валерьевна  
Задубровский Павел Александрович  
Кокенова Гульмира Толегеновна  
Назарова Галина Григорьевна  
Евсиков Вадим Иванович

и диффузным типами поселений. Наименее стабильна в сезонном отношении пространственная структура популяций водяной полевки, ее относят к лабильному циклическому типу. У степной пеструшки пульсирующий тип пространственной организации, а у домового мыши в зависимости от ландшафта – пульсирующий или инсулярный [5]. По классификации В. С. Громова, пространственно-этологические структуры популяций водяной полевки и степной пеструшки контрастны. У первой она относится к I типу, с системой индивидуальных участков, а у второй – к IV типу, с семейно-групповой организацией [6]. У домового мыши пространственно-этологическая структура популяций изменчива и может быть отнесена к промежуточному III типу.

Известно, что для водяной полевки характерна закономерная смена стадий размножения и зимнего переживания. Летом она обитает в околородных биотопах, где самки территориальны, а самцы формируют иерархическую систему, положение в которой определяет приоритет в доступе к самкам [7–9]. Беременные самки могут переселяться в новые местообитания, чтобы произвести там потомство [10, 11]. С середины лета прибылые зверьки переселяются в луговые станции, где запасают корма и перезимовывают [12]. Классической пространственно-этологической структурой природных популяций мышей является совокупность демонов с доминированием в каждом единственного самца, территория которого охватывает участки обитания нескольких самок. Преимущество в размножении имеет самец-доминант, но самки могут спариваться с другими самцами за пределами его территории [13]. Таким образом, водяная полевка и домовая мышь – полигамные и преимущественно полигинные виды грызунов. Степные пеструшки моногамны и в сезон размножения живут семьями (самка, самец и их потомство), причем пары формируются зачастую еще во время расселения молодняка [14–17].

Необходимым условием формирования репродуктивной группировки любого типа является встреча самца и самки [18]. При выборе брачного партнера особую роль у млекопитающих играет его ольфакторная

привлекательность. Запаховые сигналы грызунов очень разнообразны и специфичны [19, 20]. Результаты исследований ольфакторных предпочтений у водяной полевки указывают на то, что самки способны отличать самцов по их социальному рангу [21] и, следовательно, – по степени их агрессивности. Агрессивность потенциального полового партнера занимает важное место среди факторов, определяющих половую привлекательность самцов многих видов грызунов [22, 23].

Исходя из предположения, что у видов с разными системами спаривания относительное значение агрессивности самцов в половом отборе может быть различным, изучали ее связь с сексуальной привлекательностью и плодовитостью на примере грызунов с разными системами спаривания.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Связь агрессивности самцов с их привлекательностью для самок исследовали в лабораторных условиях на следующих видах грызунов: водяная полевка *Arvicola terrestris* L., домовая мышь *Mus musculus* L., степная пеструшка *Lagurus lagurus* Pall. Животных содержали в виварии ИСиЭЖ СО РАН в стандартных клетках при комнатной температуре и свободном доступе к воде и пище. В отдельных сериях эксперимента исследованы показатели от 17 до 112 самцов.

Для определения агрессивности самцов применяли 10-минутные диадные тесты на нейтральной круглой арене диаметром 50 см [24, 25], в ходе которых регистрировали частоты отдельных элементов поведения. Мерой агрессивности самца служил “индекс агрессивности” – доля агрессивных актов среди всех социальных взаимодействий с партнером по ссаживанию. Каждого самца тестировали неоднократно и данные по агрессивности усредняли. На основе полученных индексов агрессивности самцов разделили на следующие шесть групп (рис. 1): неагрессивные (НА), малоагрессивные (МА), умеренно агрессивные (УА), среднеагрессивные (СА), агрессивные (А) и высокоагрессивные (ВА). Распределение по агрессивности у видов отличалось. У агрессивных видов – до-

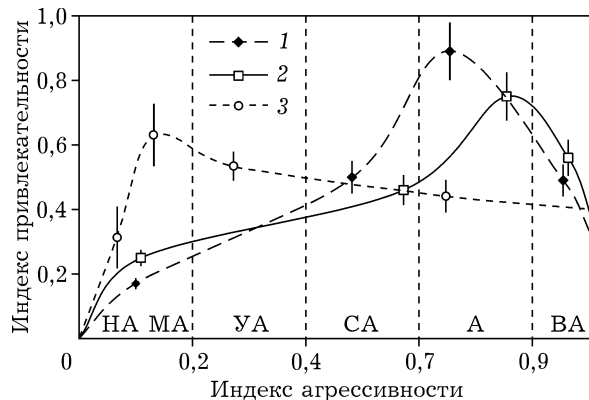


Рис. 1. Нелинейная зависимость ольфакторной привлекательности самцов грызунов от их агрессивности. 1 — домовая мышь, 2 — водяная полевка, 3 — степная пеструшка. Обозначения групп и агрессивность самцов см. в тексте

мовой мыши и водяной полевки — классы самцов МА и УА не дифференцированы. У менее агрессивной степной пеструшки не сформированы классы самцов СА и ВА.

Привлекательность самцов оценивали в ольфакторных тестах, в которых принимали участие самки, находящиеся в состоянии эструса, определенного по цитологической картине вагинального мазка [26]. Установка (ольфактометр) состояла из трех отделений (13×13×13 см каждое), последовательно соединенных проходами 4×4 см. Образцы подстилки от двух самцов помещали в дистальные отделения ольфактометра, а среднее, в которое помещали самку, оставляли пустым. В течение 10-минутного теста регистрировали время пребывания самки в каждом из отсеков. Мерой привлекательности служил «индекс привлекательности» — доля ольфакторных тестов, в которых стимул данного самца исследовался самкой на протяжении большего времени, чем стимул оппонента. Стимул каждого самца предъявляли самкам в среднем не менее чем в четырех тестах.

После проведения тестов животных содержали в репродуктивных парах и регистрировали число рожденных и выращенных до отъема от матери потомков.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что у всех исследованных видов зависимость привлекательности самца

от его агрессивности нелинейна и имеет куполообразную форму, однако «пики» привлекательности у грызунов с разными системами спаривания расположены в разных зонах шкалы агрессивности (см. рис. 1). Наиболее предпочитаемыми у полигинных видов оказались А, а у моногамного — МА самцы.

Таким образом, у полигинных видов грызунов брачный подбор благоприятствует относительно высокой (хотя и не чрезмерной) агрессивности самцов. Это выглядит вполне оправданным, так как для таких видов межсамцовая конкуренция имеет большое значение. Домовая мышь и водяная полевка, у которых классы МА и УА самцов не дифференцируются, оказались в целом более агрессивными, чем степная пеструшка. Степная пеструшка менее агрессивна, что характерно для моногамных животных, и не формирует классов СА и ВА самцов, а УА самцы имеют среднюю для вида агрессивность. При этом половые предпочтения самок, как показал анализ последующего воспроизводства, в большей мере определяются потенциальными репродуктивными характеристиками самцов.

Важно рассмотреть связь агрессивности и привлекательности самцов с их репродуктивными характеристиками. Ранее мы сообщали, что самостоятельный выбор самками полового партнера оптимизирует размножение пары [15, 22]. При этом агрессивность самца вносит существенный вклад в регуляцию воспроизводства. Так, чрезмерная агрессивность самцов неблагоприятно сказывается на репродуктивных показателях пар [27]. Это можно объяснить тем, что, чем больше усилий самец тратит на поддержание своего доминирующего положения, тем меньше остается на заботу о потомстве [28].

На водяной полевке — виде с индуцированным эструсом — показано влияние агрессивности самца на эффективность его прекопуляторного взаимодействия с самкой. Наименьшую вероятность индукции эструса у самок в течение двух недель совместного содержания демонстрируют как неагрессивные (67 %), так и высокоагрессивные самцы (75 %), тогда как все случаи спаривания самок с агрессивными самцами завершились достижением самками эструса (100 %) [27]. У мышей число выкормленных до самостоятель-

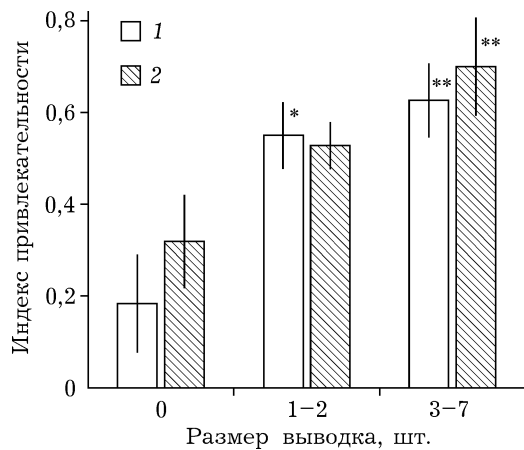


Рис. 2. Привлекательность для самок степной пеструшки самцов с разным успехом размножения, оцененным по числу рожденных от них и выращенных до самостоятельности детенышей. Размер выводка: 1 – при рождении, 2 – при отъеме от матери; \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , отличия от не давших потомства самцов

ности потомков в репродуктивных парах с ВА самцами снижено в результате высокой перинатальной смертности детенышей и каннибализма со стороны самцов [29]. У аутбредных мышей от агрессивности партнера зависит также выраженность материнской заботы. Показана положительная корреляционная связь между числом укусов со стороны самца в течение 15 мин после формирования пары и временем, которое впоследствии сам-

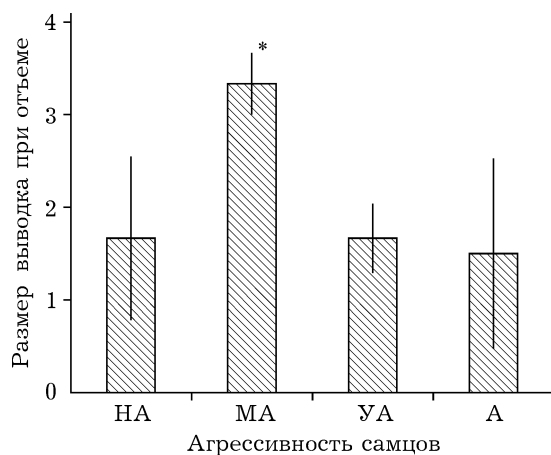


Рис. 3. Размер выводка при отъеме от матери в парах степной пеструшки с самцами разной агрессивности. \* –  $p < 0,05$ , отличие от умеренно агрессивных (УА) самцов

ка тратит на перетаскивание в гнездо удаленных из него детенышей ( $r_{68} = 0,314$ ,  $p = 0,008$ ), т. е. чем более агрессивен самец, тем менее заботлива самка [27].

Все эти закономерности подтверждаются и в настоящем исследовании на примере степной пеструшки: ретроспективный анализ показал, что индекс привлекательности выше у самцов, от которых впоследствии самки родили и вырастили до отъема 1–2 и особенно 3–7 детенышей, чем у самцов, от которых самки не дали потомства (рис. 2). Наиболее успешны в размножении самые привлекательные МА самцы. Размер выводка при отъеме в парах с ними был максимальным и достоверно более высоким, чем у УА самцов (рис. 3).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ольфакторная коммуникация млекопитающих имеет большое значение в подборе брачных партнеров, становлении и реализации воспроизводительного потенциала вида. Показано, что самки грызунов обладают способностью к активному и «резонному» выбору партнера для спаривания, причем ключевыми характеристиками служат как степень агрессивности самца, так и их потенциальные репродуктивные характеристики. Установлено, что у всех исследованных видов зависимость ольфакторной привлекательности самцов от их агрессивности не носит монотонного характера. Полученные данные свидетельствуют о существовании некой «оптимальной» зоны агрессивности с точки зрения сексуальной привлекательности самца. При этом выбор самки зависит также от системы спаривания, свойственной данному виду. Самцы полигинных видов более агрессивны, что оправдано необходимостью конкурировать за доступ к большему числу потенциальных брачных партнеров, и самки предпочитают агрессивных самцов. У моногамной степной пеструшки значение межсамцовой агрессии в конкуренции за самок снижено. Наиболее привлекательными в таком случае оказываются значительно менее агрессивные самцы с большей репродуктивной потенциальностью.

Таким образом, в отношении агрессивности самцов половой отбор выполняет функцию стабилизирующего, снижая шансы на размножение как неагрессивных, так и слишком агрессивных самцов. При этом расположение зоны “оптимума” агрессивности зависит от видоспецифической системы спаривания. Наиболее привлекательные самцы оказываются также наиболее успешными в размножении.

Работа поддержана грантами РФФИ (№ 08-04-00732 Г.Г.Н. и 09-04-01712 В.И.Е.) и программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие” (проект № 23.6 В.И.Е.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Clutton-Brock T. H. Mammalian mating systems // Proc. R. Soc. B: Biol. Sci. 1989. Vol. 236, N 1285. P. 339–372.
- Kleiman D. G. Monogamy in mammals // *Quart. Rev. Biol.* 1977. Vol. 52, N 1. P. 39–69.
- Ostfeld R. S., Heske E. J. Sexual dimorphism and mating systems in voles // *J. Mammal.* 1993. Vol. 74, N 1. P. 230–233.
- Cushing B. S., Kramer K. M. Microtines: A model system for studying the evolution and regulation of social monogamy // *Acta Theriol. Sinica.* 2005. Vol. 25, N 2. P. 182–199.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2008. 581 с.
- Potapov M., Muzyka V. Ethological structure in the population cycle of the water vole, *Arvicola terrestris* L. // *Pol. Ecol. Stud.* 1994. Vol. 20, N 3–4. P. 427–430.
- Евсиков В. И., Потапов М. А., Музыка В. Ю. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение II. Пространственно-этологическая структура популяции // *Сиб. экол. журн.* 1999. Т. 6, № 1. С. 69–77.
- Евсиков В. И., Герлинская Л. А., Мошкин М. П., Музыка В. Ю., Назарова Г. Г., Овчинникова Л. Е., Потапов М. А., Рогов В. Г. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // *Водяная полевка: образ вида.* М.: Наука, 2001. С. 386–411.
- Stoddart D. M. Individual range, dispersion and dispersal in population of water vole (*Arvicola terrestris* L.) // *J. Anim. Ecol.* 1970. Vol. 39, N 2. P. 403–425.
- Jeppsson B. Mating by pregnant water voles (*Arvicola terrestris*): A strategy to counter infanticide by males? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1986. Vol. 19. P. 293–296.
- Potapov M. A., Rogov V. G., Ovchinnikova L. E., Muzyka V. Yu., Potapova O. F., Bragin A. V., Evsikov V. I. The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics // *Fol. Zool.* 2004. Vol. 53, N 1. P. 37–46.
- Potts W. K., Manning C. J., Wakeland E. K. MHC-based mating preferences in *Mus* operate through both settlement patterns and female controlled extra-territorial matings // *Chemical Signals in Vertebrates VI.* N.Y.: Plenum Press, 1992. P. 183–188.
- Литвинов Ю. Н. Элементы территориального поведения степных пеструшек, осваивающих новые станции, в эксперименте // *Поведение животных в сообществах.* М.: Наука, 1983. С. 101–103.
- Евсиков В. И., Кокеннова Г. Т., Задубровский П. А., Потапова О. Ф., Потапов М. А. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки *Lagurus lagurus* Pallas) // *Докл. АН.* 2006. Т. 411, № 5. С. 708–710.
- Кокеннова Г. Т. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2007. 22 с.
- Potapov M. A., Potapova O. F., Litvinov Yu. N., Evsikov V. I. The monogamy in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // 12th Intern. Behav. Ecol. Congress (Cornell University, Ithaca, New York, USA, August 9–15, 2008): *Abst.* 2008. P. 249.
- Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 424 с.
- Lenington S., Coopersmith C., Williams J. Genetic basis of mating preferences in wild house mice // *Amer. Zool.* 1992. Vol. 32. P. 40–47.
- Beauchamp G. K., Yamazaki K. Individual differences and the chemical senses // *Chem. Senses.* 2005. Vol. 30, Suppl. 1. P. i6–i9.
- Evsikov V. I., Nazarova G. G., Potapov M. A. Female odor choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII.* Oxford: Pergamon, 1994. Vol. 93. P. 303–307.
- Потапов М. А., Евсиков В. И. Генетико-физиологические взаимоотношения мать – плод и их влияние на адаптивные признаки потомков: взгляд с третьей стороны // *Современные концепции эволюционной генетики.* Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 277–293.
- Потапов М. А. Факторы брачного подбора у млекопитающих // *Поведение и поведенческая экология млекопитающих: материалы науч. конф. (4–8 октября 2005 г., Черноголовка).* М.: Т-во научн. изданий КМК, 2005. С. 278–279.
- Birke L. Some behavioral changes associated with guinea pig oestrus cycle // *Z. Tierpsychologie.* 1981. Vol. 55. P. 79–89.
- Брагин А. В. Половозрастная и фенотипическая изменчивость социального поведения водяных полевок: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2003. 18 с.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae) // *Млекопитающие: сер. Фауна СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. Т. III, вып. 8. 504 с.*
- Евсиков В. И., Потапов М. А., Назарова Г. Г., Потапова О. Ф. Стабилизирующая функция поло-

- вого отбора в отношении агрессивности самцов у грызунов // Докл. АН. 2006. Т. 411, № 6. С. 845–846.
28. Qvarnström A. Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male parental care in the collared flycatcher// Proc. R. Soc. London Ser. B. 264. 1997.
29. Потапов М. А., Потапова О. Ф., Евсиков В. И. Влияние агрессивности и потенциальных родительских качеств самцов мышей на брачные предпочтения самок // XII Междунар. совещ. и V школа по эвол. физиол. (19–25 ноября 2001 г., Санкт-Петербург): тез. докл. СПб: ИЭФиБ РАН, 2001. С. 122–123.

## **Sexual Attractivity of Males and Their Aggressiveness in Rodents with Different Mating Systems**

M. A. POTAPOV, O. F. POTAPOVA, I. V. ZADUBROVSKAYA, P. A. ZADUBROVSKIY,  
G. T. KOKENOVA, G. G. NAZAROVA, V. I. EVSIKOV

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: map@ngs.ru*

Male aggressiveness may affect its success in reproduction either directly, by determining competitiveness, or indirectly – through preference given by a female. Starting from the assumption that the relative importance of male aggressiveness in sexual selection may be different for species with different mating systems, we studied its connection with sexual attractivity for polygynous rodent species – the water vole and the house mouse, and a monogamous species – the steppe lemming. For males, the index of aggressiveness was determined (as the fraction of aggression acts among the contacts with the partners of the same sex in dyadic tests) and the index of attractiveness (the fraction of olfactory tests in which females spent longer time in a compartment with the litter of a specific male).

**Key words:** mating systems, polygyny, monogamy, olfactory preferences, reproductive success.