

ПРЕДПОЧТЕНИЕ РОДСТВЕННЫХ И ЗНАКОМЫХ ОСОБЕЙ У ДОМОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS*)

Ю. М. ПЛЮСНИН

Детеныши лабораторных мышей, родственники по отцу, родившиеся и выросшие в полной изоляции друг от друга, в возрасте 8—21 дня в условиях свободного выбора предпочитают подстилку из гнезда родственного выводка (коэффициент родства $r=1/4$) по сравнению с подстилкой из гнезд своего ($r=1/2$) или неродственного ($r=0$) выводков. В возрасте 18—40 дней в тесте «открытого поля» мыши демонстрировали отчетливое пространственное предпочтение незнакомого полусибса по сравнению с незнакомой неродственной особью. В группах, включавших только взрослых самцов или только взрослых самок, в «открытом поле» наблюдается выраженное пространственное предпочтение знакомых особей по сравнению с незнакомыми.

Значение феномена индивидуального узнавания (и, в частности, узнавание родственников) стало актуальным в последнее время в связи с развитием социозологии и появлением гипотез «отбора родичей» (Hamilton, 1964) и «эволюционно-стабильной стратегии» (см. Мэйнард Смит, 1981). После того, как было показано, что мыши по запаху мочи могут отличать родственников от неродственных особей и что эта дифференциация осуществляется на генетической основе (Bowers, Alexander 1965; приводится по Breed, Bekoff, 1981), начались интенсивные исследования в этой области. В настоящее время доказано, что практически у всех позвоночных и у ряда насекомых существуют индивидуальное узнавание особей и распознавание родственников (Breed, Bekoff, 1981; Holmes, Sherman, 1983).

Однако, помимо изучения вопроса об индивидуальном распознавании, остаются не вполне ясными другие, не менее важные вопросы и прежде всего — о механизме распознавания родственника у животных (Blaustein, 1983). Существенное значение имеют следующие проблемы: обусловлено ли распознавание родственников только генетическими механизмами? предполагает ли распознавание родственника его автоматическое предпочтение по отношению к другим особям (поскольку распознавание и предпочтение—существенно разные вещи)? действительно ли родство и пространственное предпочтение животных при распределении в естественных условиях взаимозависимы (в частности, у грызунов)? Если это действительно так, то у нас появляется реальная возможность изучать структуру родственных связей между особями в естественных популяциях путем анализа их взаимного распределения в пространстве и устойчивости пространственных предпочтений. До сих пор это было возможно лишь при создании стандартных экспериментальных условий (см., например, Burgess, 1979; Messeri, Visalberghi, 1979).

В данной работе предпринята попытка частично ответить на эти вопросы на основе анализа пространственного поведения лабораторных мышей в экспериментальных группах, члены которых находились в различных родственных отношениях друг с другом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили молодые мыши в возрасте 8—40 дней, выросшие изолированно друг от друга и находившиеся в разной степени родства (полностью неродственные особи, полусибсы, имеющие общего отца, полные сибсы), а также взрослые неродственные особи в возрасте от 2 до 6 мес., знакомые или не знакомые между собой

Для получения материала использовали белых беспородных самцов и рецептивных девственных самок (беспородные белые или линии C57BL), неродственных между собой. Из одного самца и трех самок создавались «семьи». Мышей содержали совместно в течение 20 дней. За 1—2 дня до родов всех самок изолировали; они выводили и выкармливали детенышей до 20-дневного возраста в индивидуальных вольерах. Мышей выращивали в виварии в стабильных условиях при естественном световом режиме.

Были созданы две группы «семей»: в феврале-марте 1981 г. и в июле-августе 1984 г. Первая группа состояла из трех «семей», от самок которых было получено 12 детенышей; во второй группе из пяти семей было выращено всего 14 детенышей (не все самки размножились). Внутри каждой «семьи» детеныши из разных выводков являлись полусибсами по отцу с коэффициентом родства $r=1/4$ (соответственно коэффициент родства между детенышами одного выводка равнялся $1/2$); детеныши из разных «семей» были неродственны ($r=0$). Одновременно были получены выводки от отдельных пар в контрольной группе.

Каждую мышь в возрасте 8—10 и 19—21 дня тестировали на предпочтение запаха гнезда своего, родственного или неродственного выводков. На круглой арене, разделенной на четыре сектора, на расстоянии 10 см (для 8—10-дневных мышей) или 20 см (для 19—21-дневных) от центра раскладывали слой подстилки из гнезд своего, родственного или неродственного выводков и слой чистых опилок. Каждого детеныша тестировали подряд 4 раза (по 3 мин через 3—6 мин) с поочередной ориентацией в сторону различных секторов. Проводили два таких сеанса с перерывом в 1 сутки. Предпочтение запаха определяли по тому, в какой сектор переходила мышь из центра арены и оставалась там в течение 1 мин (последующие переходы из сектора в сектор составили всего 3% всех переходов). Исследовано 10 особей в 68 тестах. Сравнение наблюдаемого распределения предпочтений с ожидаемым равномерным проводили по критерию хи-квадрат.

В возрасте 18—40 дней изучали пространственное предпочтение родственной или неродственной особи в тесте «открытого поля». Использовали арены прямоугольной (95x60 см; 5700 см²) и круглой (диаметром 84 см; 5500 см²) формы, площадь делили на квадраты 5x5 см (в одном случае для 18—22-дневных мышей использовали арену диаметром 54 см).

Детенышей тестировали в группах из трех особей; все члены группы родились и выращивались до этого в полной изоляции друг от друга. Две особи являлись полусибсами, третья была неродственна им. Всех трех детенышей высаживали одновременно в центр арены и, начиная со 2-й, 5-й или 15-й минуты ежеминутно, в первые 2 с каждой следующей минуты фиксировали координаты каждого зверька с точностью до 2—3 см. Определяли от 6 до 15 «моментальных» координат каждой особи. Тест продолжался от 15 до 35 мин в зависимости от возраста мышей. Опыты проводили в 09 ч 00 мин—12 ч 00 мин и в 19 ч 00 мин—21 ч 00 мин. Всего в 27 сформированных группах исследовано 35 детенышей (всех детенышей из «семей» тестировали по 2 раза с перерывом в 10—20 дней, девять детенышей из контрольных групп участвовали в трех ссаживаниях каждый с разными партнерами; как известно, 8-дневная изоляция вполне достаточна для взрослых мышей, чтобы при повторном ссаживании они взаимодействовали как чужаки (см. Porter, Wyrick, 1979).

При исследовании предпочтений у знакомых или незнакомых мышей использовали аналогичную методику. Группы состояли из четырех взрослых особей одного пола. Животные были знакомы попарно: ссаживали две полностью незнакомые пары; внутри каждой из пар мыши были знакомы — в течение одного месяца их содержали в группе из четырех-восьми особей своего пола. Изучали взрослых самцов в возрасте 5—6 мес. (28 особей в семи группах) и половозрелых самок в возрасте 2—3 мес. (восемь особей в двух группах).

Поскольку расстояния между отдельными животными на арене «открытого поля» в каждый момент времени — взаимно зависимые величины, то при попарном сравнении их (родственники — неродственники, знакомые — незнакомые) была использована статистика, основанная на методе попарного сравнения сопряженных вариантов. Вычисляли выборочную среднюю из суммы разностей между связанными вариантами (d) со своей ошибкой (s_d). Достоверность отличия среднего отклонения от нуля определяли по критерию Стьюдента ($t=|d|/s_d$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предпочтение запаха гнезда у детенышей мышей. В табл. 1 представлено распределение предпочтений детенышами секторов с подстилкой из разных гнезд и чистых опилок. Различий в характере предпочтений, связанных с возрастом, не выявлено. В целом мыши избегают сектор с чистыми опилками ($p<0,001$) и предпочитают сектор с подстилкой из гнезда родственного выводка ($p<0,02$). Предпочтения секторов с подстилками из своего гнезда и гнезда неродственного выводка не обнаружено.

Полученные результаты—отсутствие возрастных различий в запаховом предпочтении, достоверное по сравнению со случайным предпочтение запаха гнезда родственного выводка и отсутствие предпочтений запаха своего гнезда — требуют дальнейшего изучения. Известно (Geyer, 1981), что у грызунов предпочтение гнездового запаха существенно изменяется в онтогенезе. Более молодые детеныши предпочитают запах своего гнезда, а к 20-дневному возрасту начинают проявлять интерес к запаху чужого гнезда (не обязательно родственного—см. Carr et al., 1979). Также показано, что обычно при сравнении предпочтения запаха особей, находящихся в разной степени родства по отношению к тестируемой особи, степень предпочтения коррелирует с коэффициентом родства (Porter, Wyrick, 1979; Holmes, Sherman, 1983). Наблюдаемая в наших экспериментах особенность—предпочтение запаха родственного выводка и отсутствие предпочтения запаха своего выводка — может быть обусловлена тем, что предпочтение усиливается при комбинировании родственного запаха выводка с запахом неродственной самки. Увеличение с возрастом предпочтения чужого запаха может влиять и на характер предпочтений запаха родственных особей—оно может быть разнонаправленным (Messeri, Visalberghi, 1979).

Пространственное предпочтение родственников у молодых мышей. Предпочтение совершенно незнакомыми, выращенными в полной изоляции, родственными молодыми мышами друга Друга по

сравнению с неродственной особью отчетливо проявляется у них даже в экспериментальных условиях «открытого поля», когда стрессирующее воздействие теста сказывается прежде всего на двигательной активности животных, что ведет к снижению вероятности выявления пространственных предпочтений между определенными особями.

В табл. 2 приведены средние расстояния между родственными и неродственными молодыми мышами, устанавливающиеся на арене «от крытого поля» в течение 15—35 мин. Как видно, во всех случаях расстояния между незнакомыми полусибсами достоверно меньше, чем между незнакомыми неродственными особями. Выявляется также определенная возрастная тенденция: в возрасте 18—22 дня полусибсы держатся на более близком расстоянии друг от друга, чем мыши в возрасте 30—40 дней (те же самые особи). Это может быть обусловлено как повышением с возрастом двигательной активности животных, так и ростом «интереса» к чужакам. На фоне этих двух обстоятельств первичное предпочтение родственников, обусловленное генетической компонентой, оказывается менее выраженным.

Существенной особенностью представленных данных является то, что пространственное предпочтение родственников обнаружено у молодых мышей, выращенных в полной изоляции друг от друга. Все исследования на грызунах, направленные на выявление узнавания родственников, проводили на животных, выращенных совместно или изолированных перед опытом (Holmes, Sherman, 1983). Поиск связи между генетическим родством и пространственным распределением в «чистом виде» был осуществлен до сих пор лишь на приматах (Messeri, Visalberghi, 1979). Приведенные нами данные позволяют предполагать, что генетическое родство и у низших млекопитающих автоматически обуславливает не только распознавание родственной особи, но и ее предпочтение, независимо от предшествующего опыта. Эти результаты противоположны выводу Портера с соавторами (Porter et al., 1981), которые показали, что у молодых щетинистых мышей в возрасте до 20 дней врожденная способность к узнаванию родственников отсутствует и узнавание развивается лишь на основании индивидуального опыта. Однако оказывается, что если в эксперименте полностью исключен фактор знакомства (особенно в самом раннем возрасте), предпочтение родичей проявляется у мышей по крайней мере до 40-дневного возраста, т. е. до периода половозрелости. Это предпочтение, очевидно, определяется генетически.

Предпочтение знакомых особей у взрослых мышей. Поскольку индивидуальное узнавание у грызунов — хорошо подтвержденный факт (Breed, Bekoff, 1981), не может вызывать сомнений также и возможность предпочтения знакомых особей чужакам. Очевидное значение имеет вопрос о том, насколько устойчиво такое предпочтение, основанное преимущественно или исключительно лишь на социальном опыте животных. В этом вопросе существенны два фактора: 1) у взрослых животных предпочтение особи противоположного пола значительно более выражено по сравнению с предпочтением особи своего пола, поэтому в группах особей одного пола индивидуальные предпочтения могут не иметь никакого значения, тем более, если стабильность этих групп поддерживается с помощью иерархии доминирования—соподчинения; 2) при ссаживании группы взрослых животных в «открытом поле» исследовательская активность по отношению к чужакам, особенно в самом начале теста, может полностью затухать имеющееся предпочтение между знакомыми особями. Поэтому выявление пространственных предпочтений между знакомыми особями в стрессирующих условиях «открытого поля» и на фоне действия этих двух факторов указывает на значительную роль связей между знакомыми особями в исходных группах, откуда были взяты животные. Более того, это свидетельствует, по нашему мнению, об устойчивости таких предпочтений.

В табл. 3 представлены значения расстояний между знакомыми и незнакомыми мышами в группах особей одного пола при ссаживании в «открытом поле». В этих условиях мыши, содержащиеся до опыта вместе в течение месяца, предпочитают находиться ближе друг к другу, чем к чужакам, причем различия оказались весьма значительными ($p < 0,001$ как для самцов, так и для самок).

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что у мышей распознавание родственников может целиком определяться факторами генетической природы. Распознавание сородича ведет к его предпочтению по сравнению с чужаками. Распознавание и предпочтение осуществляются, вероятно, на основе запаховой информации. У детенышей ко времени выхода из гнезда (20—25 дней) запах сородичей вызывает предпочтение, в то время как запахи своего или чужого выводков не предпочитают. Пространственное предпочтение незнакомых родичей оказывается у мышей достаточно устойчивым и сохраняется по крайней мере до возраста половозрелости. Роль социального опыта также имеет значение в формировании предпочтений. У взрослых мышей пространственное предпочтение знакомых особей того же пола оказывается достаточно сильным.

Экспериментальные данные о пространственном предпочтении родственных и знакомых особей у мышей с очевидностью указывают на то, что в естественных условиях такая связь между кровной и социальной близостью, с одной стороны, и пространственной близостью—с другой, может служить основой формирования структуры социальных отношений в демах и одновременно являться фактором

стабилизации деновой организации. Дальнейшей задачей исследований в этом направлении является обнаружение таких связей в природных популяциях грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

- Мэйнард Смит Дж.*; 1981. Эволюция поведения. — В кн.: Эволюция. М.: Мир, 194—217.
- Blaustein A. R.*, 1983. Kin recognitions mechanisms: phenotypic matching or recognition alleles.—*Amer. Natur.*, 121, 5, 749—754.
- Breed M D., Bekoff M.*; 1981. Individual recognition and social relationship.—*J. Theor. Biol.*, 88, 3, 589—593.
- Burgess J. W.*, 1979. Measurement of spatial behavior: methodology applied to rhesus monkeys, neon tetras, communal and solitary spiders, cockroaches, and gnats in open fields—*Behav. and Neural Biol.*, 26, 2, 132—160.
- Carr W. J; Marasco E., Landauer M. R.*, 1979. Responses by rat pups to their own nest versus a strange conspecific nest.—*Physiol. and Behav.*, 23, 6, 1149—1151.
- Geyer L.*, 1981. Ontogeny of ultrasonic and locomotor responses to nest odors in rodents. —*Amer. Zool.*, 21, 1, 117—128.
- Hamilton W. D.*, 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II.—*J. Theor. Biol.*, 7, 1, 1—16, 17—52.
- Holmes W. G., Sherman P. W.*, 1983. Kin recognition in animals.—*Amer. Sci.*, 71, 1, 46—55,
- Messeri P., Visalberghi E.*, 1979. Spatial proximity and social structure in a colony of Japanese macaques.—*Monit. zool. Ital.*, 13, 2—3, 206—207.
- Porter R. H., Wyrick M.*, 1979. Sibling recognition in spine mice (*Acomys cahirinus*): influence of age and isolation.—*Animal behav.*, 27, 3, 761—766.
- Porter R. H., T.epper V. J., White D. M.*, 1981. Experiential influences on the development of huddling preferences and «sibling» recognition in spine mice, — *Develop. Psychobiol.*, 14, 4, 375—382.

Биологический институт СО АН СССР (Новосибирск)

PREFERENCE OF KIN AND ACQUAINTANCE IN THE HOUSE MOUSE (*MUS MUSCULUS*)

Yu. M. PLYUSNIN

Biological Institute, Siberian Branch, USSR Academy of Sciences, (Novosibirsk)

Summary

At the age of 8 to 21 days halfsibs of laboratory mice, born and; reared separately, preferred in free choice situation the litter from the kin nest ($r=1/4$) to the litter from the nonkin nest ($r=0$) or from their own one ($r=1/2$). At the age of 18 to 40 days they demonstrated in «open field» tests spatial preference for strange halfsibs over strange nonkins. Adult males and females in groups of the same sex demonstrated distinct spatial preference for acquaintances in comparison with strangers.

Таблица 1

Распределение предпочтений подстилки из гнезд своего, родственного и неродственного выводков у детенышей мышей в разном возрасте

Возраст мышей, дни	Число особей	Число опытов	Предпочтение подстилки из гнезда				Достоверность отличия от случайного распределения	
			Своего выводка ($r = \frac{1}{2}$)	Родственного выводка ($r = \frac{1}{4}$)	Неродственного выводка ($r = 0$)	Чистых опилок	χ^2_3	$p <$
8-10	4	32	11	12	8	1	9,25	0,03
19-21	6	36	9	15	10	2	9,56	0,03
Все животные	10	68	20	27	18	3	18,00	0,001
Достоверность отличия от случайного распределения		χ^2_1	0,53	5,88	0,06	11,52	–	–
		$p <$	0,40	0,02	0,85	0,001	–	–

Таблица 2

Средние расстояния в «открытом поле» между родственными и неродственными незнакомыми мышами в разном возрасте

Возраст мышей, дни	Число особей	Расстояние (см) между		Величина среднего отклонения $\pm d \pm s_d$ (см)	Достоверность различий	
		родственниками $r = 1/4$	Неродственниками $r = 0$		t	$p <$
18-22	9	2,1 \pm 1,4 (36)*	19,3 \pm 2,2 (72)	-17,3 \pm 2,4	7,72	0,001
	15	24,6 \pm 3,6 (75)	32,1 \pm 2,4 (150)	-7,2 \pm 2,9	2,51	0,02
29-31	21	27,8 \pm 3,0 (105)	34,3 \pm 2,0 (210)	-6,4 \pm 2,4	2,66	0,01
30-40	18	33,9 \pm 2,9(72)	38,5 \pm 1,5 (144)	-5,5 \pm 2,7	2,00	0,05

*В скобках – число случаев

Таблица 3

Средние расстояния в «открытом поле» между знакомыми и незнакомыми неродственными взрослыми мышами

Группа	Число особей	Расстояние (см) между		Величина среднего отклонения $\pm d \pm s_d$ (см)	Достоверность различий	
		знакомыми	незнакомыми		t	p<
Взрослые самцы	28	27,3 \pm 3,6 (42)*	42,3 \pm 1,0 (210)	-15,2 \pm 4,1	3,69	0,001
Взрослые самки	8	28,0 \pm 3,1 (48)	38,6 \pm 2,1 (96)	-12,3 \pm 2,9	4,26	0,001

*В скобках — число случаев.