

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ПЛОДОВИТОСТИ ЖИВОТНЫХ: ФАКТОРЫ ЭПИГАМНОГО ПОЛОВОГО ОТБОРА У ГРЫЗУНОВ

М.А. Потапов, В.И. Евсиков

Учреждение Российской академии наук Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: map@ngs.ru

Представлен обзор результатов экспериментального исследования основных факторов эпигамного полового отбора и его влияния на воспроизводительные показатели млекопитающих (на примере грызунов). Показана способность самок оптимизировать воспроизводство, осуществляя ольфакторный подбор партнера. В основе формирования брачных предпочтений самок лежит ограниченное число факторов эпигамного отбора и в первую очередь – генотипические отличия между партнерами, а также морфофизиологические и поведенческие характеристики самцов. Исследованные факторы брачного подбора незначительны для хода репродукции и повышают эффективность реализации воспроизводительного потенциала животных.

Ключевые слова: половой отбор, эпигамный отбор, сексуальная привлекательность, плодовитость, гетерозис, млекопитающие, грызуны.

Половое размножение и половой отбор

Половое размножение явилось в эволюции прогрессивным фактором, существенно повысившим ее темпы и эффективность. Оно способствует накоплению «скрытого резерва» мутационной изменчивости (Четвериков, 1983) и поддержанию высокого уровня наследственного разнообразия, предоставляющего материал для естественного отбора и определяющего в итоге устойчивость надорганизменных биосистем в изменчивой среде (Wynne-Edwards, 1965; Шиллов, 1967). Половое размножение, с одной стороны, «обособило» организм в континууме жизни, а с другой – привело к потере им значения самовоспроизводящейся единицы и увеличило функциональную взаимозависимость особей. Тем самым половое размножение положило начало эволюции как онтогенетического, так и популяционно-видового уровней организации живой материи (Северцов, 1951а, б; Камшилов, 1961; Завадский, 1967, 1968).

При половом размножении в результате взаимодействия особей разного пола возникает нечто эволюционно новое, одновременно генетически отличающееся от обоих родителей, но и несущее при этом их наследственные

зататки в новом сочетании. Очевидно, что все члены этого процесса взаимозависимы. Минимальной единицей популяционно-видового уровня организации жизни животных с половым размножением становится, таким образом, семья, или «семейная триада» (Потапов, Евсиков, 2000; Евсиков и др., 2001б, 2008). Благодаря тесному взаимодействию членов семейной триады обеспечиваются как собственно воспроизведение, так и эволюционная связь (преемственность) поколений, поскольку приспособленность потомка естественным образом определяет адаптивную ценность каждого из его родителей.

Важно подчеркнуть, что предшествующий зарождению новой жизни подбор репродуктивной пары в природе осуществляется не случайным образом, поскольку в основе этого процесса лежат закономерности полового отбора, открытые Ч. Дарвином. Идеи полового отбора он последовательно развивает, начиная со своих «Очерков 1842 и 1844 гг.» (Darwin, 1909) и книги «Происхождение видов ...» (Darwin, 1859; Дарвин, 2001). В наиболее полной форме теория полового отбора изложена в книге «Происхождение человека и половой отбор» (Darwin, 1871; Дарвин, 1953).

Ч. Дарвин различал два «вида» полового отбора: 1) отбор, осуществляемый в ходе соперничества особей одного пола между собой по «закону битвы» и 2) отбор, производимый на основе «очарования», т. е. привлекательности потенциального брачного партнера для представителей противоположного пола. Принятую в настоящее время терминологию для этих видов полового отбора ввел Дж. Хаксли (Huxley, 1938a, b), предложивший различать в половом отборе его «интрасексуальную» (внутриполовую) и «эпигамную» (межполовую) составляющие. По сути же эти «виды» отбора – две стороны одной «медали». Сейчас мы понимаем, что определяемый этими сопряженными процессами дифференциальный доступ особей к размножению является одним из весьма эффективно действующих механизмов микроэволюционных преобразований популяций. Действие полового отбора ответственно за неслучайность формирования брачных пар и служит гарантией наиболее полного использования эволюционных выгод полового размножения и высокой эффективности действия разных форм отбора (Andersson, 1994). Тем самым половой отбор активно противодействует промискуитету (своего рода сексуальной «энтропии»), а соотношение интрасексуальной и эпигамной его составляющих определяет формирование видоспецифической системы брачных связей, упорядочивая взаимоотношения в семейной триаде.

В соответствии с идеями, высказанными Ч. Дарвином (1953), к настоящему времени сформировались представления о межполовых различиях в репродуктивных стратегиях животных (Huxley, 1938a, b; Давиташвили, 1961; Andersson, 1994): для самцов в большей мере характерен интрасексуальный отбор – конкуренция за доступ к самкам (их «репродуктивному ресурсу»), дифференцирующий особей по вкладу в следующее поколение, а для самок в связи с высокой энергозатратностью их репродукции более оправдан эпигамный отбор – выбор оптимального для последующего размножения полового партнера.

Действительно, считается, что у млекопитающих преобладает полигинная система спаривания (Kleiman, 1977; Clutton-Brock, 1989). Самцы преимущественно максимизируют свою дарвиновскую приспособленность (оцениваемую по

числу потомков, достигших половозрелости) и, соответственно, вклад в генофонд следующего поколения, покрывая возможно большее число самок. Самки же, обладая ограниченной возможностью регуляции своей приспособленности из-за гомеостазированности плодовитости (Евсиков, 1987), стремятся подобрать «наилучшего» партнера, союз с которым предопределяет лучшее развитие жизненно важных свойств будущего потомства, что также имеет решающее значение для сохранения элементов «адаптивной ценности» самок в последующих поколениях. Таким образом, роль самцов в микроэволюционных преобразованиях популяций чаще сводится к регулированию количественной составляющей своего репродуктивного выхода, а самок – качественной.

Необходимым условием осуществления эффективного эпигамного отбора является развитие у животных систем фенотипического распознавания ключевых характеристик потенциальных половых партнеров, небезразличных с позиций эффективности последующего размножения пары и качества потомства. Для млекопитающих важнейшей из этих систем является ольфакторная, поскольку химический канал коммуникации имеет у них огромное значение, о чем, в частности, свидетельствует наличие двух обонятельных систем: основной и дополнительной (вомероназальной), предназначенной, в первую очередь, для восприятия феромонов (Новиков, 1988). Но при этом надо иметь в виду, что на эффективность эпигамного отбора оказывает влияние целый ряд факторов, модифицирующих «запаховый образ» претендентов на участие в воспроизводстве. Так, показано значение в его формировании диеты питания (Brown, Schellinck, 1992), метаболитов симбионтной микрофлоры (Соколов, Ушакова, 1986; Brown, Schellinck, 1992, 1995), активации иммунной функции при паразитарных нагрузках (Moshkin *et al.*, 2002; Мошкин и др., 2003) и др. Для более полного представления о механизмах эпигамного отбора изучение роли этих «привходящих» факторов несомненно важно, однако здесь мы ограничимся рассмотрением лишь «базовых» характеристик, вовлеченных в брачный подбор, таких, как генотипические различия партнеров и также ряд морфологических и поведенческих показателей самцов, связанных преимущественно с их маскулинизованностью.

Генетические различия партнеров

У млекопитающих информация о генетической индивидуальности закодирована в определенных компонентах запаха (Duncan *et al.*, 1987; Beauchamp *et al.*, 1990; Schellinck *et al.*, 1993; Yamazaki *et al.*, 1999). Многочисленные опыты на инбредных мышах разных линий свидетельствуют о действии механизмов дисассортативного запахового подбора, в частности, в пользу половых партнеров, отличающихся по аллелям главного комплекса гистосовместимости, МНС (major histocompatibility complex), что обеспечивается участием тканевых антигенов в создании компонентов ольфакторного «имиджа» (Luszyk *et al.*, 1995; Yamazaki *et al.*, 1999). Следует отметить, что природой достигнута чрезвычайно высокая изменчивость по генам, входящим в МНС и другие системы, ответственные за иммунологические эффекты «гистосовместимости». Вклад в изменчивость вносят также кодоминантность родительских генов гистосовместимости (Снелл и др., 1979) и их рекомбинация в потомках, что создает возможность запахового кодирования индивидуальной неповторимости отдельных особей и генетического родства (Schellinck *et al.*, 1993; Brown, Eklund, 1994; Eggert *et al.*, 1995).

Способность к индивидуальному ольфакторному распознаванию, выказываемую как самками, так и самцами нескольких видов грызунов, проиллюстрируем следующим примером. Подавляющее большинство млекопитающих не поддерживают постоянных сексуальных связей. От самцов этого следовало ожидать, поскольку, как мы уже выяснили, им эволюционно выгодно иметь несколько половых партнерш. Однако в опытах на джунгарских хомячках (*Phodopus sungorus*) и аутбредных домовых мышах (*Mus musculus*) установлено, что нового, незнакомого прежде, партнера, в следующем репродуктивном цикле выбирают для себя не только самцы, но и самки. Тем самым они увеличивают генетическое разнообразие своего потомства и избегают потенциальных иммунологических проблем, связанных с повторным вступлением в связь с одним и тем же партнером (Потапов, Евсиков, 2000; Евсиков и др., 2001б). Очевидно, что в основе ольфакторного распознавания прежнего партнера лежит его индивидуальный

запах. В то же время у грызунов с устойчивыми половыми связями, таких, как степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) и хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), наблюдается прямо противоположная ольфакторная реакция: и самки, и самцы после окончания предыдущего репродуктивного цикла предпочитают запаховые стимулы прежнего партнера, сохраняя ему «верность» (Евсиков и др., 2006а; Potarov *et al.*, 2008; Задубровская и др., 2011). Таким образом, эпигамный отбор стабилизирует репродуктивные отношения полов и способствует поддержанию видоспецифической системы спаривания.

Дисассортативный выбор полового партнера, основанный на способности особи распознавать по запаху степень родства с ней потенциального партнера, обеспечивает избегание инбридинга, большее генетическое разнообразие потомства, его лучшие иммунологические качества и т. д. На примере лабораторной популяции водяной полевки (*Arvicola amphibius*) с известными родословными особей установлено, что в группу наиболее предпочитаемых рецептивными самками, которым в тестах предоставлялся выбор между запаховыми стимулами (подстилка) разных самцов, попадают те из них, кто не состоит с самками в родстве (Potarov, Evsikov, 1995; Потапов, 1996). Это подтверждает способность животных различать по запаху степень своего родства с донорами стимула, что обеспечивает им возможность следовать правилу дисассортативного подбора и, в частности, избежать близкородственного скрещивания. Благодаря такой тенденции выбора в популяции поддерживается генетическое разнообразие.

Однако выясняется, что репродуктивные стратегии на видовом уровне могут различаться. Недавно полученные данные не выявили действия «инцест-табу» у узкочерепной полевки. Более того, молодые половозрелые самцы узкочерепной полевки предпочитали запаховые стимулы эструсных самок-сисбсов (рис. 1). Мы объясняем это особенностями социальной организации данного колониального вида (Задубровская и др., 2011). Колония представляет собой сложную, «разросшуюся» семью, и численный рост ее обеспечивается территориальной задержкой здесь прибылых зверьков

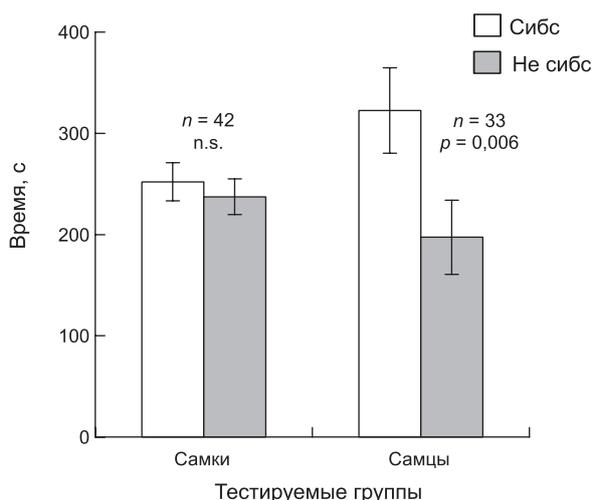


Рис. 1. Время исследования ($M \pm SEM$) половозрелыми самками и самцами узкочерепной полевки запаховых стимулов сибсов и неродственных особей противоположного пола. Приведено число тестов и достоверность отличий.

и их вступлением в размножение. Этому-то и способствует отсутствие запрета на близкородственные половые связи, что соответствует ранее высказанным утверждениям (Ченцова, 1969). Поддержание же генетической гетерогенности популяции обеспечивается, видимо, возможностью периодически спариваться за пределами занимаемой сложной семьей территории и неминуемо наступающим – по достижении критической плотности – распадом колонии и последующим расселением зверьков.

Скрещивания между аллогенными партнерами часто сопровождаются гетерозисом – «гибридной силой» и лучшим ростом потомков. Даже в случае отличий между партнерами лишь по одному локусу иногда наблюдается явление «моногобридного гетерозиса» (Беляев и др., 1968, 1972; Евсиков, 1987). Гетерозис у млекопитающих имеет свои особенности, связанные с тем, что достаточно продолжительное время (периоды беременности и лактации) развитие потомков находится в прямой «физической» зависимости от ресурсов, предоставляемых матерью (Евсиков, 1975; Потапов и др., 2001a; Кокенова, 2007).

Дисассортативный подбор брачной пары автоматически приводит к приобретению потомками генетических отличий от матери. В свою очередь, наличие таких отличий в диаде

мать–потомки гарантирует лучшее развитие последних, что показано как при гибридизации, так и при проведении межлинейных пересадок бластоцист у мышей (Евсиков и др., 1972, 1998, 2001b; Евсиков, 1975; Евсиков, Морозова, 1977, 1978; Потапов, Евсиков, 2000). В частности показано, что лучшее развитие и более высокая жизнеспособность зародышей при аллогенной беременности у мышей обеспечиваются их лучшим снабжением белковыми соединениями (Колесников и др., 1977) и повышенным уровнем прогестерона – главного «гормона беременности» (Евсиков и др., 1991, 1998; Gerlinskaya, Evsikov, 2001).

Организм матери распознает генотипические особенности зародыша на самых ранних стадиях беременности, поскольку активация собственного генома эмбрионов происходит уже на стадии оплодотворенной яйцеклетки (Evsikov *et al.*, 2004, 2006). Тем самым физиологические механизмы «благоприятствования» генетически отличающемуся потомству, действующие как внутриутробно, так и в последующий период молочного вскармливания, «запускаются» на самых ранних стадиях онтогенеза, а возможно, даже на стадии эпигамного отбора – при распознавании самкой генотипических признаков полового партнера (Потапов, Евсиков, 2000).

Значение лактационного периода в дальнейшем постнатальном становлении признаков гетерозиса у аллогенного потомства было проиллюстрировано в экспериментах с мышами различных инбредных линий (Евсиков, 1975). Так, показано, что самки мышей, покрытые самцами другой линии, больше времени проводят с детьми, у них лучше питательный состав молока (Евсиков и др., 1998; Potapov *et al.*, 1999b), выше его суточная отдача. Все это и обеспечивает гетерозис потомков по показателям жизнеспособности, в первую очередь по массе тела. Важно еще раз подчеркнуть, что лучший рост аллогенных потомков в подсосный период определяется в значительной мере ранним распознаванием матерью иммуногенетических отличий, а не только особенностями самих гибридных мышат (более интенсивной стимуляцией отдачи молока матерью и/или лучшим его усвоением). Этот факт подтвержден опытами по перекрестному вскармливанию. В частности, инбредные мышата, выкормленные

с рождения приемными матерями своей линии BALB/c (C), но выносившими перед этим гибридных мышат F_1 после скрещивания с самцами C57BL/6 (B6), росли ускоренным темпом, не уступая гибридам (рис. 2).

Важно отметить, кстати, особенность млекопитающих, вытекающую из продолжительной зависимости потомков от матери и заключающуюся в том, что гетерозиготные («гетерозисные») самки обладают лучшим родительским потенциалом, в результате чего наблюдаются эффекты увеличения жизнеспособности и физического состояния их потомков (Беляев, Евсиков, 1962; Евсиков, 1975, 1987). Этим обеспечивается «продление» в последующем поколении явления, сходного по проявлению с гетерозисом их матерей (Евсиков, Потапов, 2011).

В свое время в работах по межлинейным трансплантациям бластоцист в матку ложнобеременных самок был выявлен ряд эффектов на жизненно важные признаки аллогенного потомства. Помимо упомянутого выше ускорения роста (Евсиков и др., 1998), самцы B6, которые произошли из бластоцист, трансплантированных в свое время в матку суррогатных матерей линии C, по достижении ими половой зрелости демонстрировали низкий адренкортикальный ответ на социальный конфликт и чаще доминировали над контрольными самцами в ссаживаниях (Gerlinskaya *et al.*, 1993). Еще одно адаптивное преимущество такие самцы получили в эпигамном половом отборе: стандартно разводимые самки B6 предпочитали запах «трансплантированных» самцов B6 по сравнению с запахом контрольных самцов B6 (Potapov *et al.*, 1995).

Одним из возможных объяснений этого феномена может быть получение «трансплантированными» самцами от своей аллогенной суррогатной матери некой долго сохраняющейся «запаховой метки», которую впоследствии репродуктивные самки своей линии детектировали, опознавая ее как «чужую» и формируя свои сексуальные предпочтения на основе правила дисассортативного подбора. Реальными претендентами на носительство подобной метки являются материнские лимфоциты, перешедшие в организм потомка частично через плаценту и, в основном, – с молоком (Вербицкий, 1973; Говалло, 1987; Goldman *et al.*, 1994). Способность

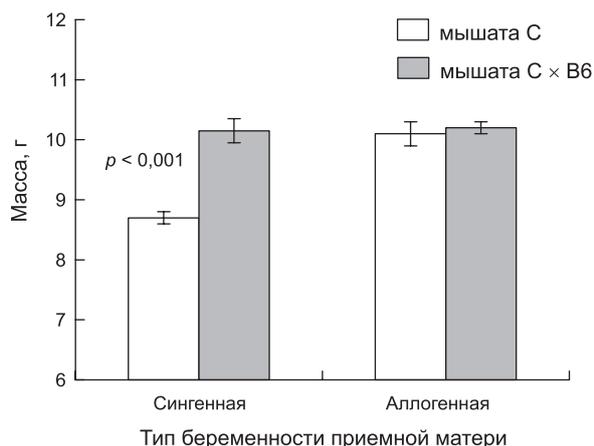


Рис. 2. Масса тела при отсадке ($M \pm SEM$) инбредных (C) и гибридных (C × B6) мышат, выкормленных самками линии C, прошедших через сингенную или аллогенную (после скрещивания с самцами B6) беременность. Приведена достоверность отличий от всех остальных групп (по: Potapov *et al.*, 1999b, с измен.).

материнских лимфоцитов переходить в организм потомка с молоком и неопределенно долго там существовать и даже пролиферировать в гомологичных органах получает все больше экспериментальных подтверждений (Hanson, 2000). Эти события приводят к «химеризму» потомков (так называют существование в организме разных по происхождению популяций клеток) и являются причиной приобретения новорожденными толерантности к материнским антигенам. Этим, кстати, объясняется известный факт: матери, вскормившие детей естественным путем, являются для них лучшими донорами тканей и органов. Поскольку антигены чужеродных лимфоцитов принимают участие в формировании запаха особи (Yamazaki *et al.*, 1999), такие животные могут быть различимы соплеменниками, так как способности мышей улавливать тончайшие различия запахов, связанных с антигенной индивидуальностью, широко известны.

Для проверки предположения о том, что носителями «чужой» запаховой метки могут быть материнские клетки, существующие в организме потомка, были сформированы несколько групп самцов, получивших чужеродные лимфоциты в раннем онтогенезе в результате различных воздействий: I (трансплантация эмбрионов) – самцы B6 были пересажены на

стадии бластоцист в матку самок С, контрольные В6 были нормально рождены самками своей линии; II (перекрестное вскармливание) – самцы В6 были вскормлены со дня рождения приемными матерями С и наоборот, а контроль представлен самцами, вскормленными «приемными» матерями собственной линии; III (трансфузия клеток) – новорожденным самцам В6 и С была внутривенно введена суспензия селезенки взрослых особей реципрокной линии, контрольным – собственной; IV (запаивание) – самцам С трехкратно в течение первых двух недель лактации с помощью загнутой пастеровской пипетки спаивалась суспензия селезенки В6, контрольным – собственной линии. После достижения самцами 3-месячного возраста они были рассажены индивидуально. Затем запаховые стимулы (загрязненная подстилка) экспериментальных и контрольных самцов попарно предъявляли эструсным самкам генетически своей линии стандартного инбредного разведения в экспериментальной трехсекционной установке (центральный отсек – стартовый) в 10-минутных тестах с регистрацией времени нахождения самки в каждом из отсеков со стимулами самцов (Potapov *et al.*, 1995, 1999b).

Полученные результаты (табл. 1) свидетельствуют о том, что все способы переноса чужеродных лимфоцитов в организм потомков: как прямая трансфузия, так и введение через ротовую полость (искусственное запаивание и перенос с молоком матери) приводят к одному эффекту – взрослые животные повышают свою привлекательность в качестве потенциальных

половых партнеров. Это косвенно подтверждает способность чужеродных лимфоцитов (в том числе материнского происхождения) сохранять жизнедеятельность в организме потомка неопределенно долго (Hanson, 2000), демонстрируя при этом, кстати, некоторые проявления РТПХ (реакции трансплантата против хозяина), такие, как спленомегалия (Потапов, Евсиков, 2000; Евсиков и др., 2001б). Полученные в раннем онтогенезе чужеродные клетки влияют на формирование индивидуального запаха особи, различного при осуществлении ольфакторного брачного выбора.

Морфологические и этологические характеристики самцов

Ряд морфологических и поведенческих характеристик самцов, в том числе андрогенозависимых («вторичных половых признаков»), находят свое отражение в их «запаховом образе» и могут влиять на их привлекательность для самок в качестве половых партнеров. Так, на примере джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) установлено, что привлекательность самцов определяется их массой тела: выявлена существенная зависимость между массой тела самцов и средним временем исследования рецептивными самками их запаховых стимулов (рис. 3). С другой стороны, масса тела самцов оказалась связана с их предшествующим репродуктивным успехом, который оценили по числу потомков, доживших в виварии до взрослого состояния после примерно равного для всех самцов числа

Таблица 1

Время исследования рецептивными самками мышей двух инбредных линий попарно предъявляемых запаховых стимулов от половозрелых самцов своей линии, получивших (эксперимент) и не получивших (контроль) чужеродные лимфоциты (от реципрокной линии) с помощью различных воздействий на ранних стадиях онтогенеза

Тип воздействия	Линия мышей	Время исследования запаха (M ± SEM), с		Число тестов	Достоверность различий
		Контроль	Эксперимент		
Трансплантация	C57BL/6	201,4 ± 7,6	249,4 ± 8,0	n = 26	p = 0,003
Перекрестное вскармливание	C57BL/6	210,8 ± 5,5	263,8 ± 6,7	n = 28	p = 0,00002
	BALB/c	191,4 ± 10,2	258,0 ± 10,6	n = 24	p = 0,0007
Трансфузия клеток	C57BL/6	208,0 ± 9,2	267,1 ± 9,9	n = 17	p = 0,003
	BALB/c	216,9 ± 10,0	256,4 ± 10,3	n = 19	p = 0,03
Запаивание	BALB/c	194,2 ± 6,2	242,5 ± 7,8	n = 26	p = 0,0004

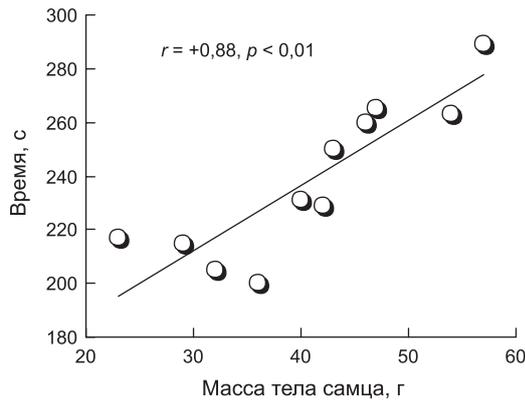


Рис. 3. Время исследования самками джунгарского хомячка запаховых стимулов самцов с разной массой тела.

ссаживаний в пары с самкам за репродуктивный сезон ($R_S = +0,53$; $n = 14$; $p = 0,05$).

Конкурентоспособность самцов в природных популяциях, определяемая интрасексуальным отбором и в значительной мере опосредованная их маскулинизованностью, несомненно, вносит свой вклад в успешность их размножения. Этот вопрос более подробно рассмотрен нами ранее на данных, полученных по результатам многолетнего мониторинга природной популяции водяной полевки (Потапов, Евсиков, 2000; Евсиков и др., 2001а). Однако во многих случаях при половом отборе действует система «положительных обратных» связей, т. е. чем более «настойчив» самец—«победитель», тем в большей мере вероятно решение самки о вступлении в связь именно с ним (Потапов, Евсиков, 2000). На водяной полевке показано, что самки предпочитают высокоранговых самцов (Evsikov *et al.*, 1995). И во всяком случае часто в гетерогенных популяциях эффекты иммунологической несхожести на репродуктивные предпочтения животных, рассмотренные ранее, маскируются влиянием таких свойств партнеров, как социальный ранг и агрессивность самцов (Lenington *et al.*, 1992).

Можно полагать, что успех самцов в размножении обеспечивается не только и не столько их агрессивностью и, соответственно, «конкурентоспособностью», сколько предпочтением, которое им отдают особи противоположного пола. Часто высказываются утверждения о существовании положительной связи привлекательности самца с его агрессивностью, при-

чем имеется в виду линейная или по крайней мере монотонная зависимость (Lenington *et al.*, 1992; Gerlinskaya *et al.*, 1995). Более детальный анализ и подбор параметров аппроксимации, выполненный на нескольких видах грызунов с разными системами семейных отношений, приводят к выводу о том, что зависимость между данными параметрами имеет куполообразную форму с нахождением высшей точки привлекательности у разных видов в разных зонах шкалы агрессивности (рис. 4). Установлено, что наименее привлекательными для самок оказались как неагрессивные самцы, так и «чрезмерно» агрессивные (Потапов и др., 2001б, 2004, 2010; Евсиков и др., 2006б). При этом у полигинных видов (домовая мышь и водяная полевка) наиболее предпочитаемыми оказались значительно более агрессивные самцы, чем у видов с устойчивыми брачными связями (степной пеструшки и узкочерепной полевки) (Потапов и др., 2010; Задубровская и др., 2011). Это выглядит оправданным, так как для полигинных видов межсамцовая конкуренция имеет большее значение в интрасексуальном отборе, чем для моногамных. Эпигамный отбор, осуществляемый самками, оказывает стабилизирующее влияние на агрессивность самцов на видоспецифическом уровне. Важно подчеркнуть при этом, что репродуктивное взаимодействие самок с наиболее предпочитаемыми самцами во всех исследованных случаях было более успешным и благоприятно сказывалось на физическом состоянии самок, их плодовитости и адаптивных качествах потомков (Evsikov *et al.*, 1995; Евсиков и др., 2006а, б).

В ряде случаев для самок важны родительские качества будущего супруга. В нескольких смежных поколениях мышей линии С мы предоставляли самкам самостоятельно выбирать себе партнера, т. е. ссаживали их в пару с теми самцами, запаховый стимул которых они предпочитали в тестах. К восьмому поколению в этой группе доля самцов, заботливых по отношению к детям, выросла в два раза. Оказалось, что в таком экспериментальном стоке вместе с ростом доли заботливых отцов выросла и выживаемость выводков (Евсиков и др., 2001в).

Предпочтения самок небезразличны для развития потомства. Чем более привлекателен

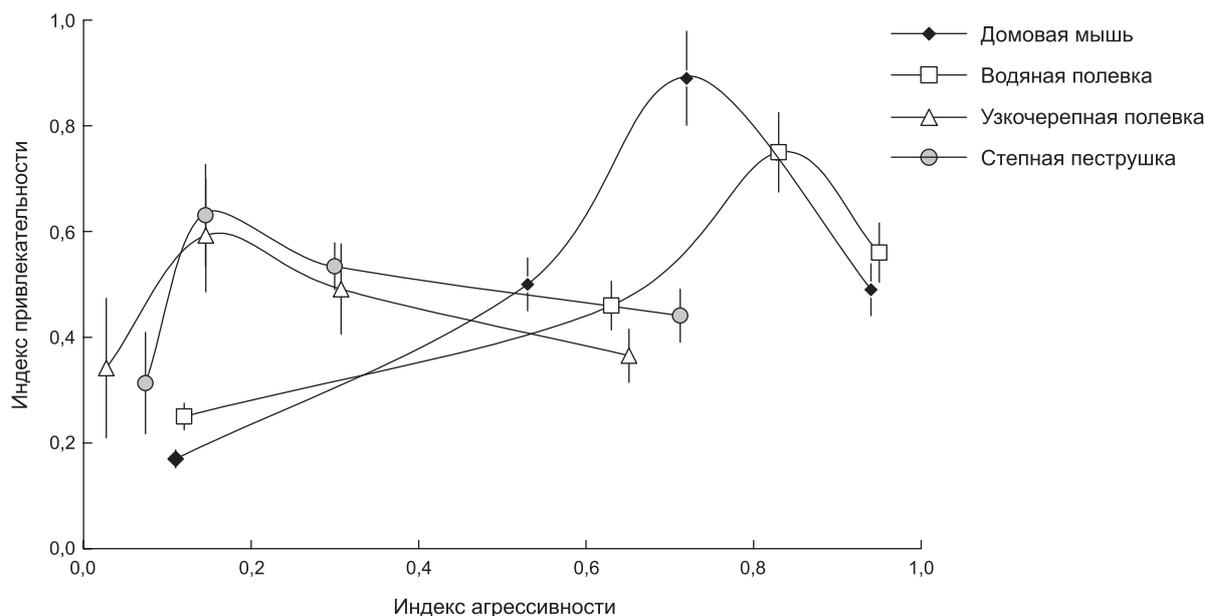


Рис. 4. Зависимость ольфакторной привлекательности самцов грызунов разных видов от их агрессивности.

самец, тем крупнее его потомки при рождении, тем более быстрыми темпами они растут в подсосный период (Potapov *et al.*, 1999a). Однако в некоторых случаях самка может быть покрыта и низкоранговым самцом, относящимся к категории непредпочитаемых. В экспериментах на водяных полевках и джунгарских хомячках показано, что в такой ситуации происходит снижение числа новорожденных, причем за счет женских особей. В результате наблюдается сдвиг соотношения полов в потомстве в сторону самцов (Evsikov *et al.*, 1995; Евсиков и др., 2001б, 2008; Евсиков, Потапов, 2011). Казалось бы, адаптивная ценность такой самки снижена. Но оказывается, что самка имеет и определенный эволюционный «выигрыш», поскольку в подобных неблагоприятных условиях ей удастся вырастить более крупных, чем в контроле, потомков-сыновей. В дальнейшем это дает таким самцам преимущества как в интрасексуальном, так и эпигамном половом отборе и компенсирует (правда, через поколение) потери их матери в плодовитости, а значит, и в дарвиновской приспособленности (Evsikov *et al.*, 1995; Потапов, Евсиков, 2000; Евсиков и др., 2008). Селективное преимущество самцов, рожденных в выводках с преобладанием братьев, показано и в опытах на мышках: во взрослом состоянии их предпочитают рецептивные самки (Потапов и др., 2002).

Заключение

Таким образом, выбор брачного партнера самками млекопитающих определяется рядом «базовых» факторов, которые можно сгруппировать следующим образом.

Первая группа факторов брачного подбора определяет индивидуальные предпочтения самок, связанные с распознаванием антигенных отличий потенциальных половых партнеров по их ольфакторным сигналам (Yamazaki *et al.*, 1999), что имеет важнейшее значение с точки зрения функционирования диады мать–потомки (Евсиков и др., 1998, 2001б; Potapov *et al.*, 1999b; Потапов, Евсиков, 2000). Эта система распознавания получила у млекопитающих чрезвычайное развитие и базируется на огромной антигенной изменчивости по ряду специальных локусов, включая главный комплекс гистосовместимости – МНС. Она обеспечивает распознавание по запаху степени родства (Brown, Eklund, 1994; Potapov, Evsikov, 1995) и узнавание отдельных особей, включая прежних половых партнеров (Евсиков и др., 2001в).

Вторую группу факторов эпигамного отбора объединяют характеристики, отражающие общую жизне- и конкурентоспособность самцов – потенциальных половых партнеров. К ним, в частности, можно отнести такие андроген-

нозависимые характеристики, как масса тела (Евсиков и др., 2001б), состояние репродуктивных органов, агрессивность (Потапов и др., 2004, 2010; Евсиков и др., 2006б) и связанную с ней способность к занятию высокого места в иерархии (Evsikov *et al.*, 1995), а также обычно отрицательно скоррелированные с ними уровень стрессированности (Потапов и др., 1986; Gerlinskaya *et al.*, 1993) и выраженность заботы о потомстве (Qvarnström, Forgren, 1998; Widemo, Sæther, 1999; Евсиков и др., 2001в). При этом ольфакторными маркерами этих характеристик (включая, кстати, и саму половую принадлежность) могут выступать некоторые стероидные гормоны и их производные (Карш и др., 1987; Новиков, 1988).

Таким образом, при удивительных способностях самок млекопитающих оптимизировать воспроизводство, осуществляя неслучайный ольфакторный подбор партнера, в самой основе формирования их брачных предпочтений лежит ограниченное число достаточно эффективно работающих факторов. Все исследованные здесь факторы эпигамного отбора небезразличны для хода репродукции и оптимизируют реализацию воспроизводительного потенциала млекопитающих.

В заключение важно указать на эволюционную роль эпигамного полового отбора. В стрессирующих условиях (при существенных отклонениях от «нормы» параметров среды) эпигамный отбор, ориентированный в первую очередь на интегрирующие системы онтогенеза (поведение и гормональную систему животных), может выполнять функцию дестабилизирующего (Беляев, 1983) и движущего отбора, провоцировать всплеск изменчивости и определять вектор адаптивных перестроек популяций. Эти вопросы рассмотрены нами ранее (Потапов, Евсиков, 2000, 2009; Евсиков, Потапов, 2011). В «нормальных» же условиях, как показано в настоящей работе, эпигамный отбор действует как стабилизирующий в отношении видоспецифической социальной организации популяции и жизненно важных характеристик животных, способствуя поддержанию популяционного гомеостаза.

Мы благодарны соавторам и соучастникам исследований, а особенно всем тем, кто вдохнов-

лял на научный поиск и помогал в выполнении этой работы на всех ее этапах. Исследования поддержаны РФФИ (грант № 09-04-01712) и программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (грант № 26.6).

Литература

- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. О влиянии гетерозиготности материнского организма на жизнеспособность потомства // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146. № 6. С. 1414–1417.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И., Матыско Е.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение III. Эффект моногибридного гетерозиса на плодовитость и жизнеспособность норок и перспективы его использования в селекции // Генетика. 1972. Т. 8. № 1. С. 62–70.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И., Шумный В.К. Генетико-селекционные аспекты проблемы моногибридного гетерозиса // Генетика. 1968. Т. 4. № 12. С. 47–62.
- Вербицкий М.Ш. Особенности иммунологической регуляции эмбриогенеза у млекопитающих и человека // Основы иммуноэмбриологии. М.: Медицина, 1973. С. 184–280.
- Говалло В.И. Иммунология репродукции. М.: Медицина, 1987. 304 с.
- Давиташвили Л.Ш. Теория полового отбора. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 538 с.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Собр. соч.: В 9 томах. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 120–656.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. (Сер. Классики науки). 2-е изд., доп. СПб: Наука, 2001. 568 с.
- Евсиков В.И. Генетические и фенотипические основы регулирования плодовитости млекопитающих: Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1975. 309 с.
- Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норок) // Генетика. 1987. Т. 23. № 6. С. 988–1002.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза (Глава 16) // Водяная полевка: Образ вида (сер. Виды фауны России и сопредельных стран) / Ред. П.А. Пантелеев. М.: Наука, 2001а. С. 386–411.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др.

- Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // Онтогенез. 1998. Т. 29. № 6. С. 405–417.
- Евсиков В.И., Кокенова Г.Т., Задубровский П.А. и др. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Докл. АН. 2006а. Т. 411. № 5. С. 708–710.
- Евсиков В.И., Морозова Л.М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать–потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитающих. Сообщение I. Эмбриональное развитие мышей при межлинейных пересадках бластоцист // Генетика. 1977. Т. 13. № 5. С. 826–839.
- Евсиков В.И., Морозова Л.М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать–потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитающих. Сообщение II. Вес зародышей мышей линий BALB, CBA и DBA, развивающихся из пересаженных бластоцист // Генетика. 1978. Т. 14. № 7. С. 1264–1271.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А. и др. Концентрация прогестерона у мышей на ранних стадиях гомо- и гетерогенной беременности // Докл. АН СССР. 1991. Т. 319. С. 494–497.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Конгруэнции и видовые адаптации – основа биологической эволюции // Современные проблемы биологической эволюции: Тр. конф. к 100-летию Государственного Дарвиновского музея (17–20 сентября 2007 г., Москва). М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 352–377.
- Евсиков В.И., Осетрова Т.Д., Беляев Д.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение IV. Эмбриональная смертность и ее влияние на плодовитость мышей линий BALB, C57B1 и их реципрокных гибридов // Генетика. 1972. Т. 8. № 2. С. 55–66.
- Евсиков В.И., Потапов М.А. Эволюционная экология плодовитости животных: 50 лет изучения размножения как связующего звена поколений млекопитающих // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2011. Т. 15. № 1. С. 7–21.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Назарова Г.Г., Потапова О.Ф. Стабилизирующая функция полового отбора в отношении агрессивности самцов у грызунов // Докл. АН. 2006б. Т. 411. № 6. С. 845–846.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Новиков Е.А., Потапова О.Ф. Видовые адаптации на примере взаимоотношений родители–потомки у млекопитающих // Эволюционная биология: Матер. конф. «Проблема вида и видообразование» (3–6 октября 2000 г., г. Томск). Томск: ТГУ, 2001б. Т. 1. С. 264–278.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Потапова О.Ф. Эффекты отбора по запаховым предпочтениям в инбредной линии мышей // Докл. АН. 2001в. Т. 380. № 6. С. 844–846.
- Завадский К.М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование // Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. С. 145–295.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние, 1968. 396 с.
- Задубровская И.В., Потапов М.А., Потапова О.Ф. и др. Особенности брачных предпочтений узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. общ-ва при РАН). М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. С. 172.
- Камшилов М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с.
- Карш Ф., Линкольн Д.У., Линкольн Дж.А. и др. Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. М.: Мир, 1987. 305 с.
- Кокенова Г.Т. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* (Pallas, 1773)): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2007. 121 с.
- Колесников С.И., Морозова Л.М., Склянов Ю.И., Евсиков В.И. Морфология внезародышевых органов эмбрионов мышей при их развитии в аллогенных и сингенных матерях // Цитология и генетика. 1977. Т. 11. № 6. С. 513–518.
- Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И. Иммуная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 1. С. 23–44.
- Новиков С.Н. Феромоны и размножение млекопитающих: Физиологические аспекты. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние, 1988. 169 с.
- Потапов М.А. Роль социального поведения в приспособленности популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.): Дис... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 1996. 104 с.
- Потапов М.А., Евсиков В.И. Теория полового отбора Ч. Дарвина и перспективы ее развития в свете эволюционных идей Д.К. Беляева // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 390–400.
- 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., Назарова Г.Г., Потапова О.Ф., Евсиков В.И. Ольфакторная привлекательность и

- репродуктивные характеристики снижены у высокоагрессивных самцов // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. всерос. конф., посв. 60-летию ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, 15–22 сентября 2004 г.). Новосибирск: ООО «Талер-Пресс», 2004. С. 308–309.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Бахвалова В.Н., Евсиков В.И. Увеличение материнского вклада как один из механизмов гетерозиса у млекопитающих // XII Междунар. совещ. и V школа по эволюционной физиологии (19–25 ноября 2001 г., Санкт-Петербург): Тез. докл. СПб: ИЭФИБ РАН, 2001а. С. 122.
- 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 эволюционной физиологии (19–25 ноября 2001 г., Санкт-Петербург): Тез. докл. СПб: ИЭФИБ РАН, 2001б. С. 122–123.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В. и др. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сиб. экол. журнал. 2010. № 5. С. 813–818.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Рогов В.Г., Евсиков В.И. Компенсирует ли сдвиг вторичного соотношения полов влияние неблагоприятных условий? // Эндокринная регуляция физиологических функций в норме и патологии. Вторая науч. конф. с междунар. участием (15–17 октября 2002 г., Новосибирск): Тез. докл. Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 2002. С. 126.
- Потапов М.А., Фролова О.Ф., Мошкин М.П. Стресс и зоосоциальное поведение у разных видов грызунов // IV Съезд Всесоюз. териол. об-ва (Москва, 27–31 января 1986 г.). Тез. докл. М., 1986. Т. 2. С. 155–156.
- Северцов С.А. О конгруэнциях и понятии целостности вида // Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951а. С. 30–57.
- Северцов С.А. Проблемы эволюционной экологии и пути к их разрешению // Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951б. С. 11–29.
- Снелл Дж., Доссе Ж., Нэтенсон С. Совместимость тканей. М.: Мир, 1979. 501 с.
- Соколов В.Е., Ушакова Н.А. Микрофлора и химическая коммуникация животных: Некоторые экологические аспекты // Химическая коммуникация животных: Теория и практика. М.: Наука, 1986. С. 263–271.
- Ченцова Н.Ю. Об адаптивном значении инбридинга для мелких грызунов // Зоол. журнал. 1969. Т. XLVIII. Вып. 5. С. 734–745.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983. С. 170–226.
- Шилов И.А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Усп. соврем. биологии. 1967. Т. 64. Вып. 2(5). С. 333–351.
- Andersson M. Sexual Selection. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. 336 p.
- Beauchamp G.K., Yamazaki K., Duncan H. *et al.* Genetic determination of individual mouse odor // Chemical Signals in Vertebrates V. Oxford: Oxford Univ. Press, 1990. P. 244–254.
- Brown J.L., Eklund A. Kin recognition and the major histocompatibility complex: An integrative review // Amer. Nat. 1994. V. 143. P. 435–461.
- Brown R.E., Schellinck H.M. Interaction among the MHC, diet and bacteria in the production of social odors // Chemical Signals in Vertebrates VI. N.Y.: Plenum Press, 1992. P. 175–181.
- Brown R.E., Schellinck H.M. Effects of selective depletion of gut bacteria on the odours of individuality in rats // Advances in the Biosciences. V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 267–271.
- Clutton-Brock T.H. Mammalian mating systems // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 1989. V. 236. № 1285. P. 339–372.
- Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859. 502 p.
- Darwin C. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871. V. 1/2.
- Darwin C. The Foundations of the Origin of Species. Two essays written in 1842 and 1844 / Ed. F. Darwin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909. 263 p.
- Duncan H.J., Beauchamp G.K., Yamazaki K. Relative contribution of different genetic regions to urinary odors distinguishing inbred strains of mice // Chem. Senses. 1987. V. 12. P. 653.
- Eggert F., Hotter C., Luszyk D., Ferstl R. MHC-associated urinary chemosignals in mice // Advances in the Biosciences. V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 511–516.
- Evsikov A.V., de Vries W.N., Peaston A.E. *et al.* Systems biology of the 2-cell mouse embryo // Cytogenet. Genome Res. 2004. V. 105. P. 240–250.
- Evsikov A.V., Graber J.H., Brockman J.M. *et al.* Cracking the egg: molecular dynamics and evolutionary aspects of the transition from the fully grown oocyte to embryo // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 2713–2727.
- 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. V. 93. Oxford: Pergamon, 1995. P. 303–307.
- Gerlinskaya L.A., Evsikov V.I. Genetic predetermined mother–fetus interrelations and their influence on adaptive features of offspring // *Reproduction*. 2001. V. 121. P. 409–417.
- Gerlinskaya L.A., Potapov M.A., Evsikov V.I. Mother–fetus genetic interactions as a factor influencing behavior of offspring // XXIII Intern. Ethological Conf. (1–9 September 1993, Torremolinos, Spain): Abst. Cordoba: BAENA, 1993. P. 266.
- Gerlinskaya L.A., Rogova O.A., Yakushko O.F., Evsikov V.I. Female olfactory choice and its influence on pregnancy in mice // *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII*. V. 93. Oxford: Pergamon, 1995. P. 297–302.
- Goldman A.S., Chheda S., Keeney S.E. *et al.* Immunologic protection of the premature newborn by human milk // *Semin. Perinatol.* 1994. V. 18. № 6. P. 495–501.
- Hanson L.A. The mother–offspring dyad and the immune system // *Acta Paediatr.* 2000. V. 89. № 3. P. 252–258.
- Huxley J.S. Darwin’s theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent research // *Am. Nat.* 1938a. V. 72. P. 416–433.
- Huxley J.S. The present standing of the theory of sexual selection // *Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology* / Ed. G.R. de Beer. Oxford: Oxford Univ. Press, 1938b. P. 11–42.
- Kleiman D.G. Monogamy in mammals // *Quart. Rev. Biol.* 1977. V. 52. № 1. P. 39–69.
- Lenington S., Coopersmith C., Williams J. Genetic basis of mating preferences in wild house mice // *Amer. Zool.* 1992. V. 32. P. 40–47.
- Luszyk D., Wobst B., Eggert F. *et al.* MHC-molecules and urine odor formation // *Advances in the Biosciences*. V. 93: *Chemical Signals in Vertebrates VII*. Oxford: Pergamon, 1995. P. 523–528.
- Moshkin M.P., Gerlinskaya L.A., Morozova O.V. *et al.* Behaviour, chemosignals, and endocrine functions in male mice infected with tick-borne encephalitis virus // *Psychoneuroendocrinology*. 2002. V. 27. № 5. P. 603–608.
- Potapov M.A., Evsikov V.I. Kin recognition in water voles // *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII*. Oxford: Pergamon, 1995. V. 93. P. 247–251.
- Potapov M.A., Nazarova G.G., Evsikov V.I. Attractiveness of male vole odor is positively correlated with pup viability // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999a. P. 457–462.
- Potapov M.A., Potapova O.F., Evsikov V.I. Interstrain odor preferences and factors influencing growth rates of two strains of mice and their hybrids // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999b. P. 399–406.
- Potapov M.A., Potapova O.F., Litvinov Yu.N., Evsikov V.I. The monogamy in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // ISBE Intern. Congr. on Behavioral Ecology (9–15 August 2008, Ithaca, Cornell University): Abst. Ithaca, 2008. P. 249.
- Potapov M.A., Yakushko O.F., Belogurova M.N. Long term effects of interstrain embryo transfer: female olfactory preference in adult mice offspring // *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII*. Oxford: Pergamon, 1995. V. 93. P. 313–316.
- Qvarnström A., Forgren E. Should females prefer dominant males? // *Trends Ecol. and Evol.* 1998. V. 13. P. 498–501.
- Schellinck H.M., Monahan E., Brown R.E., Maxson S.C. A comparison of the contribution of the major histocompatibility complex (MHC) and Y chromosomes to the discriminability of individual odors of mice by Long-Evans rats // *Behav. Genet.* 1993. V. 23. № 3. P. 257–263.
- Widemo F., Sæther S.A. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences // *Trends Ecol. Evol.* 1999. V. 14. P. 26–31.
- Wynne-Edwards V.C. Self-regulating systems in populations of animals // *Science*. 1965. V. 147(3665). P. 1543–1548.
- Yamazaki K., Singer A., Curran M., Beauchamp G.K. Origin, functions, and chemistry of H-2 regulated odorants // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publ., 1999. P. 173–180.

EVOLUTIONARY ECOLOGY OF ANIMAL FERTILITY: FACTORS OF EPIGAMIC SEXUAL SELECTION IN RODENTS

M.A. Potapov, V.I. Evsikov

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: map@ngs.ru

Summary

The results of experimental investigation of major factors of epigamic sexual selection and their effects on reproductive parameters of rodents are reviewed. The ability of females to optimize reproduction via olfactory mating choice is shown. Female breeding preferences are based on a limited number of factors of epigamic selection, first of all, genotypic differences between partners and morphophysiological and behavioral characteristics of males. The studied factors of mate selection in mammals appear to be essential for reproduction and enhance the effectiveness of reproductive potential realization.

Key words: sexual selection, epigamic selection, sexual attractiveness, fertility, heterosis, mammals, rodents.