

УДК 599.323.43

ВЛИЯНИЕ ИНБРИДИНГА НА РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЖЕЛТЫХ ПЕСТРУШЕК (*EOLAGURUS LUTEUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) В ЛАБОРАТОРНОЙ КОЛОНИИ

© 2022 г. В. В. Стрельцов^{а, *}, О. Г. Ильченко^б, Е. В. Котенкова^{а, **}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^бГосударственное автономное учреждение культуры “Московский зоопарк”,
Москва, 123242 Россия

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

**e-mail: evkotenkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.03.2022 г.

После доработки 11.04.2022 г.

Принята к публикации 14.04.2022 г.

Проанализированы архивные данные о размножении желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) в Московском зоопарке. В анализ были включены пары особей, существовавшие в разные периоды: в 2008–2013 гг. (первая колония) и в 2017–2020 гг. (вторая колония). Особи в первой колонии имели, по крайней мере, одного общего предка (происходили от двух самок и одного самца) и, соответственно, находились в близком родстве друг с другом. Степень родства партнеров в парах второй колонии была ниже, поскольку ее основателями были 5 самок и 5 самцов, происходившие от четырех пар неродственных особей, отловленных в Зайсанской котловине. Проведена сравнительная оценка продолжительности жизни, репродуктивных показателей и жизнеспособности потомства в двух колониях, т.е. влияния разной степени инбридинга на эти показатели. Также оценивали влияние возраста самок на указанные параметры. Для этого выделены две возрастные категории самок – “младшая” (возраст 15–59 дней) и “старшая” (60–701 день на момент формирования пар, соответственно). Статистический анализ выявил достоверное влияние степени родства партнеров на долю родивших самок, число выводков на одну пару, число выживших детенышей на одну пару, среднее число детенышей на один выводок, интервал между родами, срок жизни самок и срок существования пар. Влияние возраста самок на данные параметры было недостоверным.

Ключевые слова: желтая пеструшка, *Eolagurus luteus*, размножение, инбредная депрессия, моногамия

DOI: 10.31857/S0044513422090112

Одна из актуальных задач социальной и репродуктивной биологии – оценка вероятности инбридинга у животных и его последствий для популяций. С практической точки зрения проблема важна в связи с необходимостью разведения в неволе редких видов млекопитающих, как одного из способов их сохранения и поддержания биоразнообразия. При этом инбридинг неизбежен. Известно, что инбридинг оказывает существенное негативное влияние на генетическом и фенотипическом уровнях (Charlesworth, Charlesworth, 1987; Кайданов, 1996). Его следствие – инбредная депрессия. Она выражается в снижении жизнеспособности потомства, полученного от скрещивания родственных особей. Высокий коэффициент инбридинга приводит к повышению смертности, снижению плодовитости и скорости роста (Crnokrak, Roff, 1999; DeRose, Roff, 1999; Liberg et al., 2005; Leroy, 2014). Иммуитет инбредных

особей также обычно снижен (Potts et al., 1994; Radwan et al., 2010). На генетическом уровне в результате инбридинга повышается гомозиготность и снижается генетическое разнообразие (Charlesworth, Charlesworth, 1987; Crnokrak, Roff, 1999). В частности, происходит снижение генного разнообразия главного комплекса гистосовместимости (ГКГ) и переход аллелей генов в гомозиготное состояние, что приводит к снижению иммунитета (Potts, Wakeland, 1993; Potts et al., 1994; Sommer, 2005; Radwan et al., 2010). Одновременно повышается вероятность гомозиготизации аллелей, которые несут вредные или летальные рецессивные мутации и которые с низкой частотой встречаются в генофонде популяций (Кайданов, 1996; Charlesworth, Willis, 2009).

В популяциях большинства животных преобладает аутбридинг (Charlesworth, Charlesworth, 1987;

Charlesworth, Willis, 2009). Однако некоторые виды, в том числе мелкие грызуны, способны производить жизнеспособное потомство при близкородственном скрещивании и длительном инбредном разведении. Например, выведено большое количество инбредных линий лабораторных мышей *Mus musculus* и крыс *Rattus norvegicus* (Festing, 1979; Западнюк и др., 1983; Thomas et al., 2003; Curren et al., 2009; Копаладзе, 2014). Известны случаи инбридинга и в естественных популяциях животных (Lacy, 1993; Cmokrak, Roff, 1999). Адаптивное значение инбридинга, предположительно, заключается в восстановлении численности популяций после периода депрессии. Инбридинг может обеспечивать воспроизводство при низкой плотности. Кроме того, увеличение числа самцов при инбридинге и, как следствие, их более активное расселение, возможно, повышает вероятность скрещивания с неродственными самками (Ченцова, 1969).

Отдельные, в том числе родственные, виды животных могут различаться по своей реакции на инбридинг. По-видимому, существенное влияние на него оказывают социальная структура и репродуктивная стратегия конкретного вида (Громов, 2008). Согласно одной из гипотез, механизмы, предотвращающие инбридинг, более развиты у моногамных видов грызунов. Напротив, у видов, более склонных к полигамии, вероятность инбридинга, возможно, выше (Зоренко, Капрале, 2003). По-видимому, механизмы распознавания родства и избегания инбридинга (инцест-табу) играют важную роль при усложнении структуры социальных группировок животных (Pusey, Wolf, 1996).

Перспективными объектами исследования последствий инбридинга в популяциях грызунов служат представители подсемейства Полевочьих (Arvicolinae) семейства Хомяковых (Cricetidae). Межвидовая и внутривидовая социальная структура и системы спаривания полевков чрезвычайно варьируют. Разные виды полевков демонстрируют практически все варианты образа жизни: от строго одиночного до сложного семейно-группового, предполагающего совместное проживание разновозрастных взрослых особей. Соответственно, различается и их реакция на инбридинг (Громов, 2008). При разведении в искусственных популяциях регулярные случаи инбридинга были зафиксированы у полевки Брандта (*Lasiopodomys brandtii*) (Зоренко, Капрале, 2003), пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) (Pugh, Tamarin, 1988), полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) (Facemire, Batzli, 1983) и горийской общественной полевки (*Microtus socialis goriensis*) (Зоренко, Капрале, 2003), для которых преимущественно характерны полигиния либо промискуитет (Tast, 1966; Batzli et al., 1977; Facemire, Batzli, 1983; Зоренко, Капрале, 2003). Напротив, у преимущественно

моногамных степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) (Streltsov, Smorkatcheva, 2021), прерийной полевки (*Microtus ochrogaster*) (Batzli et al., 1977; McGuire, Getz, 1981; Facemire, Batzli, 1983; Wolff et al., 2001), сосновой полевки (*Microtus pinetorum*) (Fitzgerald, Madison, 1983; Schadler, 1983) и астраханской общественной полевки (*Microtus astrachanensis*) (Зоренко, Капрале, 2003) вероятность инбридинга была низкой.

Один из малоизученных представителей полевков — желтая пеструшка (*Eolagurus luteus*). Полевые данные указывают на формирование особыми данным видом устойчивых парных связей на период размножения и образование семейных групп, включающих пару взрослых особей и молодняк. При этом самцы, предположительно, остаются в группах в период выкармливания детенышей (Шубин, 1978). В экспериментальных условиях при содержании в открытой вольере большой площади пеструшки демонстрируют пластичность репродуктивных стратегий и могут формировать более сложные группы, включающие нескольких половозрелых особей (Сморкачева, Булатова, 2009). Лабораторные данные свидетельствуют о круглогодичном размножении этих грызунов в условиях вивария и об участии самцов в заботе о потомстве (Булатова, 2008). Склонность желтых пеструшек к инбридингу и реакция на него изучены недостаточно. Так, имеются сведения об отсутствии у данного вида достоверного влияния его на репродуктивные показатели, по крайней мере, в первом—четвертом поколениях лабораторного разведения (Булатова, 2008).

Особая важность изучения размножения желтых пеструшек в условиях неволи обусловлена тем, что это редкий вид, ареал которого постоянно сокращается со времен плейстоцена. В позднем плейстоцене желтая пеструшка обитала в Восточной Европе, Сибири; в южном Зауралье была доминирующим видом, наряду со степной пеструшкой (Малеева, 1972; Шубин, 1978; Дупал, 2004; Дмитриев, 2004). В голоцене вид исчез из Восточной Европы и Сибири, но до середины XIX века населял пустыни и полупустыни северного типа на территории Казахстана и Прикаспия. Желтая пеструшка вымерла на большей части ареала во второй половине XIX века, сохранившись лишь в восточной части Зайсанской котловины, в северо-западных частях Китая и Монголии (Банников, 1954; Шубин, 1978; Соколов, Орлов, 1980; Громов, Ербаева, 1995; Дупал, 2005). Резкое сокращение ареала в относительно короткие периоды времени в голоцене, по мнению Дупала (2005), можно объяснить потеплением климата и возрастанием влажности, что привело к утрате аридных местообитаний, пригодных для ее обитания. Вместе с тем снижалась численность этого вида, что приводило к инбридингу, след-

ствием которого была потеря генетической изменчивости, а значит и способности приспосабливаться к изменениям окружающей среды; уменьшились размеры тела, жизнеспособность и плодовитость особей, снизилась устойчивость к заболеваниям и низким температурам. Вымирание желтой пеструшки в XIX веке в Прикаспии и пустынях западного Казахстана также могло быть в определенной степени связано с инбридингом. Непосредственной причиной вымирания, вероятно, стали эпизоотии чумы (Лобачев, 1966; Дупал, 2005) либо значительные по площади обледенения кормовых угодий, происходившие в суровые зимы (Шубин, 1978).

Можно предположить, что снижение численности и фрагментация ареала и, как следствие, уменьшение вероятности встречи неродственных особей противоположного пола, могли оказать влияние на склонность желтой пеструшки к инбридингу. Численность желтой пеструшки остается низкой. Вид включен в Красную Книгу Республики Казахстан (Шаймарданов, 2010). Сокращение ареала и снижение численности ставят представителей данного вида перед проблемой вынужденного инбридинга. Поскольку маловероятно, что даже в условиях сокращения численности зверьки выбирали и будут выбирать в качестве половых партнеров близких родственников из одной семьи, представляется актуальным изучение последствий инбридинга на размножение, в том числе и репродуктивный успех, этого вида в ситуации, когда лабораторная колония берет начало от относительно небольшого числа особей (но не только близких родственников из одной семейной группы), что и было проанализировано в данной работе.

Цель работы состоит в оценке последствий инбридинга при длительном разведении в неволе и его влияния на продолжительность жизни, показатели размножения и жизнеспособность потомства желтых пеструшек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные о размножении желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*), использованные в работе, были получены в экспериментальном отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка в период с 2008 по 2013 г. (первая колония) и с 2017 по 2020 г. (вторая колония). Основателями первой колонии пеструшек, существовавшей с 2008 по 2016 г., были 25 особей (15 самок и 10 самцов), поступивших из лаборатории зоологии позвоночных Санкт-Петербургского государственного университета в 2008–2009 г. Данные особи были потомками двух самок и одного самца желтой пеструшки, отловленных в 2007 г. в восточной части Казахстана (Зайсанская котловина) (Булатова, 2008; Тупикин, Ильченко, 2012) и, таким обра-

зом, приходились друг другу близкими родственниками (потомки второго–третьего поколений исходных особей). Вторая лабораторная колония, существующая с 2017 г. по настоящее время, ведет начало от 10 особей (5 самок и 5 самцов), также поступивших из Санкт-Петербургского государственного университета. Эти особи были рождены в августе 2017 г. и происходили от четырех пар неродственных пеструшек, также отловленных в Зайсанской котловине.

В Московском зоопарке животных содержали в стеклянных камерах размером $100 \times 50 \times 35$ см при естественном освещении и постоянной температуре. В их рацион вводили морковь и зерно-смесь, состоящая из проса, овсяных хлопьев (геркулес), канареечного, льняного, конопляного семени. В качестве подстилки и гнездового материала использовались древесные опилки и сено. Убежищами служили деревянные гнездовые домики. Молодых особей в возрасте 20–50 дней отсаживали из натальных групп. Каждому животному присваивали индивидуальный номер.

В анализ были включены 110 пар желтых пеструшек, сформированных в 2008–2012 гг. (часть из них продолжала размножаться в 2013 г.), и 28 пар, сформированных в 2017–2020 гг. Из анализа были исключены пары, существовавшие 35 дней и меньше (минимальный срок существования пары, при котором возможно выращивание хотя бы одного выводка, – 38 дней; минимальный интервал до первых родов – 14 дней). Все пары условно подразделялись на включавшие самок “младшего” возраста (15–59 дней на момент формирования) и самок “старшего” возраста (60–701 день на момент формирования). Всего в анализ были включены 78 пар с самками “старшего” возраста (63 пары, существовавшие в 2008–2013 гг. и 15 пар – в 2017–2020 гг.) и 60 пар с “младшими” самками (47 – 2008–2013 гг. и 13 – 2017–2020 гг.).

Пары, существовавшие в 2008–2013 гг., отличались более высокой степенью родства партнеров, чем пары 2017–2020 гг. Таким образом, сравнение указанных выборок по основным параметрам репродуктивной активности и репродуктивного успеха особей может позволить установить реакцию желтых пеструшек на инбридинг. В данном исследовании проводили сравнительный анализ следующих параметров первой и второй колонии: доля родивших самок (%); число выводков на одну пару; число детенышей, доживших до окончания периода молочного вскармливания (30 дней) на одну пару; среднее число выживших детенышей на один выводок; интервал (латентность) до первых родов; интервал между родами. Также сравнивали срок жизни самок и срок существования семейных пар. Кроме того, оценивали влияние возрастной категории самок на указанные параметры. Для сравнения долей родивших са-

Таблица 1. Продолжительность жизни и основные параметры репродуктивной активности самок желтой пеструшки в парах разных периодов

Параметр	Период существования пар	
	2008–2013 гг.	2017–2020 гг.
Доля родивших самок, %	58	86
Число выводков на 1 пару	1.5 ± 0.16	7.3 ± 1.09
Число выживших детенышей на 1 пару	2.4 ± 0.31	19.75 ± 3.35
Среднее число выживших детенышей на 1 выводок	1.1 ± 0.14	2.2 ± 0.21
Интервал (латентность) до первых родов, дни	40.1 ± 3.83	44.85 ± 8.45
Интервал между родами, дни	39.7 ± 2.28	35.5 ± 3.32
Срок жизни самок, дни	271.4 ± 13.96	488.04 ± 37.73
Срок существования пар, дни	135.8 ± 8.3	346.6 ± 34.78

Примечания. Приведены средние значения ± стандартная ошибка среднего.

мок в парах разного типа использовали тест χ^2 с учетом поправки Йейтса. Для сравнения по остальным параметрам применяли двухфакторный дисперсионный анализ (метод Robust ANOVA – Mair, Wilcox, 2020), при этом независимыми переменными служили период существования пар (“2008–2013” либо “2017–2020”) и возрастная категория самок (“старшая” либо “младшая”). Кроме того, оценивали изменение числа родившихся и выживших детенышей на один выводок, а также выживаемости потомства во второй колонии в зависимости от года разведения и, соответственно, от степени инбридинга. При этом использовали непараметрический критерий Краскела-Уоллиса. При статистической обработке данных в качестве порогового уровня статистической значимости использовали $\alpha = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Самки желтой пеструшки в парах, сформированных в зоопарке в 2017–2020 гг., отличались достоверно более высокой продолжительностью жизни, чем самки в парах 2008–2013 гг. У самок из второй колонии была зафиксирована рекордная продолжительность жизни (порядка 2–2.5 лет). Репродуктивная активность самок в парах из второй колонии также была выше по сравнению с этим показателем самок из первой колонии. Пары из второй колонии характеризовались большей долей родивших самок и большим числом рожденных выводков (табл. 1). Порядка 81% пар 2017–2020 гг. произвели более одного выводка (для сравнения, в 2008–2013 гг. более одного лишь около 40% пар). Кроме того, потомство, полученное в 2017–2020 гг., отличалось более высокой жизнеспособностью. Для пар данного периода было характерно большее число выживших детенышей и большее среднее число выживших детенышей на один выводок (табл. 1). Суммарно,

самки в парах из первой колонии произвели 167 выводков, до окончания периода молочного вскармливания дожили 270 детенышей; в парах второй колонии родились 717 детенышей в 235 выводках, до окончания молочного вскармливания дожили 619 детенышей, что составляет более 86% от числа родившихся детенышей.

Результаты статистического анализа подтвердили более высокую репродуктивную активность самок в парах 2017–2020 гг. Доля родивших самок в парах данного периода была достоверно выше, чем аналогичный показатель в парах 2008–2013 гг. ($\chi^2 = 18.12$, $p < 0.001$). При этом влияние возрастной категории самок на вероятность их размножения было недостоверным (размножились 59% “старших” и 72% “младших” самок; $\chi^2 = 3.2$, $p = 0.07$).

Сравнение указанных выборок с использованием метода Robust ANOVA выявило достоверное влияние периода существования пар (т.е. принадлежности к первой или второй колонии) на число выводков на одну пару, число выживших детенышей на одну пару, среднее число детенышей на один выводок, интервал между родами, срок жизни самок и срок существования пар. Различия между парами двух колоний по интервалу (латентности) до первых родов были недостоверными (табл. 2). Влияние возрастной категории самок на указанные параметры было недостоверным. Взаимодействие двух факторов также было недостоверным (табл. 2). Таким образом, достоверное влияние на продолжительность жизни желтых пеструшек и их основные репродуктивные показатели оказывали только период существования пар (принадлежность к первой или второй колонии) и, соответственно, степень родства партнеров.

Оценка изменения выживаемости потомства в колонии 2017–2020 гг. в зависимости от года с использованием критерия Краскела-Уоллиса пока-

Таблица 2. Влияние периода существования пар и возрастной категории самок на основные параметры репродуктивной активности желтых пеструшек (двухфакторный дисперсионный анализ, Robust ANOVA)

Параметр	Влияние периода существования пар	Влияние возрастной категории самок	Взаимодействие факторов
Число выводков на 1 пару	($Q = 22.32, p = 0.001$)*	NS ($Q = 3.01, p = 0.1$)	NS ($Q = 1.67, p = 0.2$)
Число выживших детенышей на 1 пару	($Q = 26.32, p = 0.001$)*	NS ($Q = 4.06, p = 0.07$)	NS ($Q = 2.86, p = 0.1$)
Среднее число выживших детенышей на 1 выводок	($Q = 26.32, p = 0.001$)*	NS ($Q = 4.06, p = 0.07$)	NS ($Q = 2.86, p = 0.1$)
Интервал (латентность) до первых родов, дни	NS ($Q = 0.47, p = 0.5$)	NS ($Q = 3.3, p = 0.08$)	NS ($Q = 1.1, p = 0.3$)
Интервал между родами, дни	($Q = 6.7, p = 0.01$)*	NS ($Q = 0.9, p = 0.3$)	NS ($Q = 1.2, p = 0.3$)
Срок жизни самок, дни	($Q = 14.5, p = 0.002$)*	NS ($Q = 0.2, p = 0.7$)	NS ($Q = 2.9, p = 0.1$)
Срок существования пар, дни	($Q = 21.01, p = 0.001$)*	NS ($Q = 2, p = 0.18$)	NS ($Q = 3.8, p = 0.07$)

* Различия достоверны, NS – недостоверно.

Таблица 3. Среднее число родившихся и выживших детенышей и средняя выживаемость на один выводок по годам с 2017 по 2020 гг.

Год	Поколения	Среднее число родившихся детенышей	Среднее число выживших детенышей	Средняя выживаемость, %
2017	F1–F2	3.5 ± 0.32 (5/2)	3.4 ± 0.32 (5/2)	96.9 ± 3.12
2018	F2–F4	3.2 ± 0.15 (8/1)	2.9 ± 0.14 (6/1)	92.9 ± 1.56
2019	F2–F5	2.9 ± 0.18 (7/1)	2.8 ± 0.19 (7/0)	95 ± 2.33
2020	F5–F7	3.1 ± 0.19 (7/1)	2.5 ± 0.2 (7/0)	80 ± 4.03

Примечание. В скобках максимальное/минимальное значение признака.

зала достоверное снижение этого показателя ($H = 15.9, p = 0.001$) при доведении до седьмого поколения разведения. Средняя выживаемость потомства в 2017 г. составляла $96.9 \pm 3.12\%$, в 2020 г. – уже $80 \pm 4.03\%$ (табл. 3). Различия между выборками разных лет по числу родившихся детенышей были недостоверными. Есть тенденция к уменьшению числа выживших детенышей в зависимости от года ($H = 5.8, p = 0.1$). Среднее число родившихся детенышей на один выводок в 2017 г. составляло 3.5 ± 0.32 ; в 2020 г. – 3.1 ± 0.19 . Среднее число выживших детенышей на один выводок в 2017 г. было равно 3.4 ± 0.32 , в 2020 г. – 2.5 ± 0.2 (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно полученным нами данным, основным фактором, оказывающим влияние на репродуктивные показатели и продолжительность жизни желтых пеструшек при разведении в лабораторных колониях, была степень родства партнеров, что непосредственно связано с уровнем инбридинга.

В колонии желтых пеструшек 2008–2016 гг., которая изначально происходила всего от трех особей, т.е. отличалась высоким уровнем ин-

бридинга, присутствовала инбредная депрессия. К 2013 г. это были зверьки 15-го поколения лабораторного разведения. Можно предположить, что инбредная депрессия в искусственных популяциях желтых пеструшек при близкородственном скрещивании начинает наиболее ярко проявляться на относительно поздних этапах разведения, при доведении до 15-го поколения.

Она выражалась в существенном снижении продолжительности жизни и репродуктивного успеха взрослых особей, а также в резком снижении жизнеспособности потомства по сравнению с этими параметрами второй колонии. Еще одним выражением инбредной депрессии в первой колонии было снижение устойчивости животных к заболеваниям. Начиная с августа 2013 г., наблюдалась массовая смертность детенышей и взрослых особей, вызванная кожной инфекцией (лишай). Именно повышенная смертность особей была причиной, по которой данные о размножении пар после августа 2013 и по 2015 гг. не были включены в анализ. В октябре 2016 г. первая лабораторная колония пеструшек была полностью утрачена. Следует отметить, что с пеструшками, идентичными по происхождению особям из первой колонии Московского зоопарка, работали в Санкт-Петербургском государственном универ-

ситете Сморгачева (Smorkatcheva et al., 2008) и Булатова (Булатова, 2008). В их эксперимент были включены потомки первого—четвертого поколений. По данным Булатовой (2008), средний межродовый интервал составлял 28.8 ± 2.1 дней (от 18 до 50, $n = 25$), по нашим данным — 39.7 ± 2.28 (табл. 1), т.е. был существенно больше.

Иная картина наблюдалась в колонии 2017–2020 гг., происходившей от неродственных особей. Число рожденных детенышей на один выводок во второй колонии составляло от 1 до 8, в среднем — 2.49 ± 0.22 . Средние показатели отличаются от полученных при изучении размножения в популяциях, обитающих в естественных условиях. Однако максимальный и минимальный размеры выводка были сходны. В природе число детенышей в помете взрослых самок изменялось от 4 до 10, в среднем составляло 7.3. В неволе желтые пеструшки при обилии сочных кормов приносили от 3 до 8 детенышей, в среднем — 5.5 (по 13 выводкам, Шубин, 1978). По данным вышеупомянутых исследований (Булатова, 2008; Smorkatcheva et al., 2008), при размножении пеструшек первого—четвертого поколений, происходивших от особей из Зайсанской котловины, средняя величина выводка составляла 4.81 ± 0.26 ($n = 31$). Различия в размере выводка между первыми (5.21 ± 0.49 , $n = 14$) и повторными (4.47 ± 0.24 , $n = 17$) выводками были недостоверны ($p = 0.34$). Таким образом, средний размер выводка был больше, чем во второй колонии в нашем исследовании. Согласно данным Шубина (1978), при недостатке сочных кормов в рационе число детенышей в помете снижается до 2–5 особей, что сопоставимо с полученными нами результатами. Тем не менее мы предполагаем, что уменьшенная средняя величина выводка в колонии 2017–2020 гг. связана с ростом степени инбридинга, поскольку в рационе пеструшек всегда присутствовали сочные корма в достаточном количестве. Это подтверждает и факт снижения выживаемости потомства желтых пеструшек с 2017 по 2020 гг. при доведении до седьмого поколения разведения, т.е. по мере роста уровня инбридинга в колонии. Таким образом, полученные данные указывают на то, что средняя величина выводка в неволе меньше, чем в природных популяциях, и снижается по мере продолжительности разведения.

Для желтой пеструшки в Зайсанской котловине, по крайней мере, в 60–70-е годы прошлого века, были характерны резкие колебания численности от массового размножения (до 13 поселений на 1 га) до почти полного вымирания в результате неблагоприятных погодных условий (Исмагилов, Бекенов, 1969; Шубин, 1978). Так, в 1968 г. И.Г. Шубину удалось при обследовании ранее заселенной пеструшками территории обнаружить лишь четыре поселения и отловить всего трех

особей. Можно ожидать, что в природе группировки, сформированные половыми партнерами из разных семейных групп и представленные небольшим числом особей после снижения численности, будут достаточно успешно существовать и размножаться в течение длительного периода времени. Быстрое восстановление численности обусловлено высоким репродуктивным потенциалом желтой пеструшки. Так, во второй колонии в нашем исследовании одна из пар дала 23 помета, всего 66 детенышей, а число выводков в девяти других парах было от 10 до 20, число родившихся детенышей колебалось от 20 до 65.

Напротив, в случае происхождения поселений от нескольких близкородственных особей при высокой степени инбридинга, срок их существования будет весьма ограниченным. Полученные нами данные согласуются с гипотезой Дупал (2005) о влиянии инбридинга на процессы, происходившие и происходящие в природе в популяциях желтой пеструшки: сокращение ареала, снижение численности и жизнеспособности особей.

При разведении грызунов в неволе, в том числе и близкородственного вида — степной пеструшки, для оценки последствий инбридинга авторы, в отличие от нас, использовали в большинстве случаев инбредные линии, происходящие от одной пары особей (Ченцова, 1969; Кокенова, 2007). Это затрудняет сравнение их результатов с нашими. Тем не менее такое сравнение представляется отчасти возможным при использовании показателей репродуктивной активности, полученных для первой колонии желтых пеструшек. Приведем некоторые из этих данных. Для степных пеструшек преимущественно характерна моногамия (Шевченко, 1962; Крыльцов, 1964; Евсиков и др., 2006; Кокенова, 2007; Громов, 2010). Для этого вида были выявлены серьезные негативные последствия инбридинга в лабораторных колониях (Ченцова, 1969; Кокенова, 2007). Так, при тесном инбредном разведении (скрещивании sibсов одного помета), доведенном до пятого поколения, наблюдались задержка полового созревания и снижение плодовитости самок, замедление роста молодых особей, нарушение соотношения полов в помете в пользу самцов и снижение устойчивости особей к низким температурам (Ченцова, 1969). Результаты исследования Кокеновой (2007) подтвердили выраженную инбредную депрессию у степных пеструшек при таком разведении. Так, в инбредных группах, по сравнению с контрольными, резко повышалась пери- и постнатальная смертность детенышей. Кроме того, снижался прирост веса самок при беременности и средней вес тела детенышей в момент отсаживания от родителей. Наиболее высокая ювенильная смертность отмечалась в третьем—четвертом поколениях (Кокенова, 2007).

Таким образом, длительное размножение в условиях вивария при возрастании степени инбридинга в лабораторных колониях приводит к значительному снижению продолжительности жизни и репродуктивного успеха взрослых особей желтой пеструшки и жизнеспособности их потомства.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Условия содержания животных, а также экспериментальные процедуры не нарушали правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов выражает благодарность сотрудникам экспериментального отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка за ответственный уход за желтыми пеструшками, формирование экспериментальных пар и своевременный сбор информации о размножении животных.

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИПЭЭ РАН “Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных” АААА-А18-118042690110-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г.*, 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Издательство Академии наук СССР. 670 с.
- Булатова Е.В.*, 2008. Особенности размножения и репродуктивного поведения желтой пеструшки (*Eolagurus luteus* Eversmann, 1840) в условиях неволи // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конференции молодых ученых, 21–25 апреля 2008 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Голицынский. С. 27–28.
- Громов В.С.*, 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 582 с.
- Громов В.С.*, 2010. Взаимодействия партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 181–189.
- Громов И.М., Ербаева М.А.*, 1995. Млекопитающие России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН. 522 с.
- Дмитриев А.И.*, 2004. Эволюция мелких млекопитающих аридной зоны // Нижний Новгород: Нижегородский государственный педагогический университет. 251 с.
- Дунал Т.А.*, 2004. Ареал желтой пеструшки в позднем плейстоцене-голоцене и причины его сокращения в настоящее время // Млекопитающие как компонент экосистем (ресурсы, фауна, экология и охрана). С. 44–45.
- Дунал Т.А.*, 2005. Возможные причины вымирания желтой пеструшки на большей части плейстоценового ареала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 110. № 4. С. 63–69.
- Западнюк И.П., Западнюк В.И., Захария Е.А., Западнюк Б.В.*, 1983. Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. Киев: Вища школа. Головное издательство. 383 с.
- Зоренко Т.А., Капрале Л.*, 2003. Избегание инбридинга и репродуктивная стратегия у некоторых видов полевок Arvicolinae // Териологические исследования. СПб. Вып. 3. С. 124–137.
- Евсиков В.И., Кокенова Г.Т., Задубровский П.А., Потанова О.Ф., Потанов М.А.*, 2006. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Доклады Академии Наук. Т. 411. № 5. С. 708–710.
- Исмагилов М.И., Бекенов А.А.*, 1969. Условия пребывания и биология желтой пеструшки (*Lagurus luteus*) в Зайсанской котловине // Зоологический журнал. Т. 48. № 12. С. 1869–1877.
- Кайданов Л.З.*, 1996. Генетика популяций. М.: Высшая школа. 320 с.
- Кокенова Г.Т.*, 2007. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773). Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. 120 с.
- Копаладзе Р.А.*, 2014. Эксперименты на животных и важнейшие достижения в истории биомедицины // Успехи физиологических наук. Т. 45. № 3. С. 23–44.
- Крыльцов А.И.*, 1964. Степные пеструшки и стадные полевки на севере Казахстана // Труды ВИЗР. Алма-Ата: Издательство Казахского сельскохозяйственного института.
- Лобачев В.С.*, 1966. История ареала и причины вымирания желтой пеструшки в Казахстане // Зоологический журнал. Т. 45. Вып. 5. С. 741–750.
- Малева А.Г.*, 1972. Новые данные о былом распространении и численности желтой пеструшки (*Eolagurus luteus* Eversm.) в среднем и южном Зауралье. Новосибирск: Зоологические проблемы Сибири. С. 421–422.
- Сморкачева А.В., Булатова Е.В.*, 2009. Социальная структура и пространственные отношения у желтой пеструшки, *Eolagurus luteus*, при полувольном содержании // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й науч. конф. 9–12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 42.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н.*, 1980. Род желтых пеструшек *Eolagurus* Eversmann, 1840 // Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 138–140.

- Тупикин А.А., Ильченко О.Г., 2012. Формирование репродуктивных пар желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) в лабораторных условиях // Материалы науч. конф. “V всероссийская конференция по поведению животных”, 20–23 ноября 2012 г., г. Москва. С. 185.
- Ченцова Н.Ю., 1969. Об адаптивном значении инбридинга для мелких грызунов // Зоологический журнал. Т. 66. Вып. 5. С. 734–745.
- Шаймарданов Р.Т., 2010. Желтая пеструшка, *Lagurus luteus* Eversmann, 1840 // Красная книга Республики Казахстан. Изд. 4-е, переработанное и дополненное. Т. I: Животные; Ч. 1: Позвоночные. Под ред. А.М. Мелдебекова. Алматы: Нур-Принт. С. 232–233.
- Шевченко В.Л., 1962. Основные черты экологии степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Западном Казахстане // Зоологический журнал. Т. 61. Вып. 4. С. 616–624.
- Шубин И.Г., 1978. Желтая пеструшка – *Lagurus (Eolagurus) luteus* Eversmann, 1840 // Млекопитающие Казахстана. Т. I. Ч. 3 (песчанки, полевки, алтайский цокор). Под ред. А.А. Слудского. Алма-Ата: “Наука” КазССР. С. 291–312.
- Batzli G.O., Getz L.L., Hurley S., 1977. Suppression of growth and reproduction of microtine rodents by social factors // Journal of Mammalogy. V. 58. P. 583–591.
- Charlesworth D., Charlesworth B., 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 18. P. 237–268.
- Charlesworth D., Willis J.H., 2009. The genetics of inbreeding depression // Nature Reviews Genetics. V. 10. P. 783–796.
- Crnokrak P., Roff D.A., 1999. Inbreeding depression in the wild // Heredity. V. 83. P. 260–270.
- Currer J.M., Linder C., Corrigan J., Witham B., Davisson M. et al., 2009. Categories of Laboratory Mice — Definitions, Uses, Nomenclature // The Jackson Laboratory Handbook on Genetically Standardized Mice. Sixth Edition. Flurkey K. (Ed.). Bar Harbor: Jackson Laboratory. P. 25–76.
- DeRose M.A., Roff D.A., 1999. A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals // Evolution. V. 53. P. 1288–1292.
- Facemire Ch.F., Batzli G.O., 1983. Suppression of growth and reproduction by social factors in microtine rodents: tests of two hypotheses // Journal of Mammalogy. V. 64. № 1. P. 152–156.
- Festing M.F.W., 1979. Inbred strains of rats // Inbred strains in biomedical research. Section 2: Strain Characteristics. London-Basingstoke: The Macmillan Press. P. 267–297.
- Fitzgerald R.W., Madison D.M., 1983. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 13. P. 183–187.
- Lacy R.C., 1993. Impacts of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: implications for conservation // Perspectives in Biology and Medicine. V. 36. № 3. P. 480–496.
- Leroy G., 2014. Inbreeding depression in livestock species: review and meta-analysis // Animal Genetics. P. 618–628.
- Liberg O., Andrén H., Pedersen H.-C., Sand H., Sejberg D. et al., 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population // Biology Letters. V. 1. P. 17–20.
- Mair P., Wilcox R.R., 2020. Robust Statistical Methods in R Using the WRS2 Package // Behavior Research Methods. V. 52. P. 464–488.
- McGuire B., Getz L.L., 1981. Incest taboo between sibling *Microtus ochrogaster* // Journal of Mammalogy. V. 62. № 1. P. 213–215.
- Potts W.K., Manning C.J., Wakeland E.K., 1994. The role of infectious disease, inbreeding and mating preferences in maintaining MHC genetic diversity: an experimental test // Philosophical Transactions of The Royal Society. Biological Sciences. V. 346. № 1317. P. 1471–2970.
- Potts W.K., Wakeland E.K., 1993. Evolution of MHC genetic diversity: a tale of incest, pestilence and sexual preference // Trends in Genetics. V. 9. Issue 12. P. 408–412.
- Pugh S.R., Tamarin R.H., 1988. Inbreeding in a population of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* // Canadian Journal of Zoology. V. 66. Issue 8. P. 1831–1834.
- Pusey A., Wolf M., 1996. Inbreeding avoidance in animals // Trends in Ecology and Evolution. V. 11. № 5. P. 201–206.
- Radwan J., Biedrzycka A., Babik W., 2010. Does reduced MHC diversity decrease viability of vertebrate populations? // Biological Conservation. V. 143. P. 537–544.
- Schadler M.H., 1983. Male siblings inhibit reproductive activity in female pine voles, *Microtus pinetorum* // Biology of Reproduction. V. 28. P. 1137–1139.
- Smorkatcheva A.V., Bulatova E.V., Bychenkova T.N., 2008. Reproduction, postnatal development and parental care in captive yellow steppe lemmings (*Eolagurus luteus*) // Proceedings of the 11-th International Conference on Rodent Biology, Myshkin, Russia, 24–28 July 2008. P. 110.
- Sommer S., 2005. The importance of immune gene variability (MHC) in evolutionary ecology and conservation // Frontiers in Zoology. V. 2. Issue 16. 18 p.
- Streltsov V.V., Smorkatcheva A.V., 2021. Social regulation of female reproduction in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // Mammal Research. V. 66. Issue 3. P. 457–465.
- Tast J., 1966. The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an inhabitant of seasonally flooded lands // Annales Zoologici Fennici. V. 3. P. 127–171.
- Thomas M.A., Chen Ch.-F., Jensen-Seaman M.I., Tonelato P.J., Twigger S.N., 2003. Phylogenetics of rat inbred strains // Mammalian Genome. V. 14. P. 61–64.
- Wolff J.O., Dunlap A.S., Ritchhart E., 2001. Adult female prairie voles and meadow voles do not suppress reproduction in their daughters // Behavioural Processes. V. 55. P. 157–162.

THE EFFECT OF INBREEDING ON THE REPRODUCTIVE RATE OF YELLOW STEPPE LEMMINGS (*EOLAGURUS LUTEUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) IN A LABORATORY COLONY

V. V. Streltsov^{1, *}, O. G. Ilchenko², E. V. Kotenkova^{1, **}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Moscow Zoo, Moscow, 123242 Russia*

**e-mail: v.streltsov.95@gmail.com*

***e-mail: evkotenkova@yandex.ru*

Archive data were analyzed concerning the reproduction of yellow steppe lemmings (*Eolagurus luteus*) in the Moscow Zoo. We used information referring to *E. luteus* pairs that existed during two periods: 2008–2013 (first colony) and 2017–2020 (second colony). All breeding partners in the first colony had at least one common ancestor (they originated from two females and one male) and thus were closely related to each other. The degree of relatedness of partners in the second colony was much lower. The founders of that colony were five females and five males originated from four pairs of unrelated individuals live-trapped in the Zaisan Basin. We conducted a comparative assessment of the life expectancy and reproductive parameters of adult yellow steppe lemmings and the survival of their offspring in two colonies, that is, the effect of different degrees of inbreeding on such parameters. We also assessed the effect of female age on those values. We assigned the females to two age categories: younger (age of 15–59 days by the time of pair establishment) and older (age of 60–701 days) category. The results of statistical analysis confirmed the significant influence of the degree of relatedness of partners on the proportion of reproduced females, the number of litters per pair, the number of survived pups per pair, the mean number of pups per litter, the inter-birth interval, the female life expectancy, and the period of pair existence. The influence of female age on these parameters was insignificant. Our data provide evidence for a pronounced inbreeding depression in the first yellow steppe lemming captive colony.

Keywords: yellow steppe lemming, *Eolagurus luteus*, reproduction, inbreeding depression, monogamy