

## КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 575.222.5: 575.222.7:575.222.78:599.323.43

doi: 10.17223/19988591/70/7

### Гетерозисный эффект в двух поколениях экспериментального скрещивания линий степной пеструшки *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia)

Михаил Анатольевич Потапов<sup>1</sup>, Ольга Федоровна Потапова<sup>2</sup>,  
Павел Александрович Задубровский<sup>3</sup>,  
Инна Валерьевна Задубровская<sup>4</sup>

<sup>1, 2, 3, 4</sup> *Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Новосибирск, Россия*

<sup>3, 4</sup> *Новосибирский государственный педагогический университет,  
Новосибирск, Россия*

<sup>1</sup> *vopatop@gmail.com*

<sup>4</sup> *inna\_zadubrovskaya@mail.ru*

**Аннотация.** Разведение животных под контролем человека ввиду малочисленности выборок часто осуществляется путем близкородственного скрещивания и сопровождается его вредными последствиями. Выходом для снижения негативных последствий инбридинга могла бы стать гибридизация. Для изучения влияния инбридинга и последующей гибридизации, а также материнского эффекта на репродуктивные, поведенческие и морфологические характеристики животных провели 4 последовательных цикла инбредного разведения степной пеструшки из двух мест обитания с последующим реципрокным скрещиванием полученных сток в двух поколениях. При инбридинге наблюдали ожидаемое снижение ряда репродуктивных показателей. Гибридизация в первом поколении сопровождалась положительным гетерозисом. При этом эффекты, аналогичные гетерозису, проявлялись также у гибридов второго поколения, полученных при скрещивании гибридов первого поколения между собой, что, по-видимому, определяется материнским влиянием на потомство.

**Ключевые слова:** инбридинг, гибридизация, гетерозис, репродуктивный потенциал, степная пеструшка

**Источник финансирования:** работа выполнена при поддержке Программы ФНИ № FWGS-2021-003.

**Благодарности:** авторы благодарны учителю, проф. Вадиму Ивановичу Евсикову, инициировавшему данное исследование и успешному при жизни участвовать в нем, а также Кокеновой Гульмире Толегеновне, при участии которой проводили работу с животными.

**Для цитирования:** Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Задубровская И.В. Гетерозисный эффект в двух поколениях экспериментального скрещивания линий степной пеструшки *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 70. С. 124–142. doi: 10.17223/19988591/70/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/70/7

## Heterotic effect in two generations of experimental crossing of lines of steppe lemming, *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia)

Michael A. Potapov<sup>1</sup>, Olga F. Potapova<sup>2</sup>, Pavel A. Zadubrovskiy<sup>3</sup>,  
Inna V. Zadubrovskaya<sup>4</sup>

<sup>1, 2, 3, 4</sup> *Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia*

<sup>3, 4</sup> *Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia*

<sup>1</sup> *vopatop@gmail.com*

<sup>4</sup> *inna\_zadubrovskaya@mail.ru*

**Summary.** Both in natural environments and during controlled breeding, animals encounter situations involving inbreeding and hybridization of inbred forms. The effects of inbreeding on individual components of fitness, such as viability and fertility, have primarily been studied in economically significant species. However, as we recognize that contrast to existing ideas about the ongoing evolution of the biosphere, degradation of the biosphere is occurring, it is essential to reevaluate the strategies for human interaction with nature. These strategies should be designed to preserve systemic organization and maintain intra- and inter-population diversity at optimal levels. When applied correctly, hybridization can serve both to establish and substantiate the species status of difficult-to-distinguish forms and to enhance valuable traits in economically important breeds while preserving the genetic diversity of domesticated animals, including rare species. To investigate the influence of intraspecific hybridization on the reproductive, behavioral, and morphological characteristics of animals, four successive cycles of inbred breeding (iF1-iF4) of the steppe lemming (*Lagurus lagurus*) from two distinct habitats were conducted, followed by reciprocal crossing of the resulting stocks in the hF1 and hF2 generations. Under laboratory conditions, two lines of steppe lemmings were established, bred according to a standard brother-sister scheme. The founders of these lines were descendants of animals captured in Novosibirsk Oblast: line K was sourced from the Karasuk district (forest-steppe zone of Northern Kulunda), while line CH was sourced from the Zdvinsk district (steppe areas of the Barabinskaya lowland near Lake Chany). Animals bred within each of the drains, with a random selection of pairs serving as controls, were studied. After being separated from their parents, young animals were housed in same-sex sibling groups. At the age of 1 to 1.5 months, they were individually housed. Animals that were two months old were used for breeding. The female was placed in the male's cage, and the appearance of the cubs was monitored. Each breeding pair was given the opportunity to produce up to two broods. Experimental animals were bred inbred over four successive generations. To obtain first-generation hybrids (hF1), reciprocal crossing of the descendants from two lines of the fourth generation was conducted, resulting in the formation of 32 pairs. To obtain second-generation hybrids (hF2), 20 pairs were formed among the hF1 hybrids. The weight of females, the number of live and still-born cubs, and the growth and survival of litters until the end of the feeding period were recorded. The day after the birth of the first litter, both the female and male were assessed for parental care for 10 minutes. They were removed from the cage, and the young were relocated from the nest to the opposite corner (approximately 20 cm away). Each parent was then placed sequentially in the nest, and the time until the first pup was returned to the nest was measured. After completing double reproduction (at the age of 3 to 4 months), the animals were removed from the experiment. Body

length and weight, as well as the weight of internal organs, were determined posthumously. For calculations, indices were utilized, specifically the ratio of the mass of internal organs to body weight.

During inbreeding, the number of live births and the number of cubs raised to independence decreased compared to the control group, primarily due to an increase in juvenile mortality (see Fig. 1). In contrast, when two lines of steppe lemmings were hybridized, fertility increased significantly, as evidenced by a rise in both the number of live births and the number of pups raised to independence compared to those that produced inbred offspring. Body condition indicators were highest in inbred animals, which may be attributed to “favourable” housing conditions (see Fig. 5). However, reproductive rates for both males and females declined. In inbred breeding, the proportion of successfully reproducing pairs decreased significantly compared to the control group. During hybridization, this proportion returned to initial values (see Table 2). Additionally, a decrease in the relative weight of the testes in inbred males was observed, which we attribute, on one hand, to the negative effects of inbreeding and, on the other hand, to the conditions of captivity (see Fig. 4).

Parental care did not diminish over four generations of inbreeding; in fact, it increased in the first two generations for both females and males when compared to the control group (see Fig. 3). This enhancement in parental care may have improved the survival chances of offspring from parents with reduced reproductive rates.

*The article contains 5 Figures, 2 Tables, 39 References.*

**Keywords:** inbreeding, hybridization, heterosis, reproductive potential, steppe lemming

**Fundings:** this work was partially supported by the FNI Program No. FWGS-2021-003.

**Acknowledgments:** the authors are grateful to the teacher, Prof. Vadim Ivanovich Evsikov, who initiated this research and managed to participate in it during his lifetime, and Gulmira Tolegenovna Kokenova, with whose participation the work with animals was carried out.

**For citation:** Potapov MA, Potapova OF, Zadubrovskiy PA, Zadubrovskaya IV. Heterotic effect in two generations of experimental crossing of lines of steppe lemming, *Lagurus lagurus* (Rodentia, Mammalia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;70:124-142. doi: 10.17223/19988591/70/7

## Введение

И в природных условиях, и при разведении под контролем человека животные сталкиваются с ситуациями инбридинга и гибридизации инбредных форм. Влияние инбридинга на отдельные компоненты приспособленности (жизнеспособность и плодовитость) изучали в основном на хозяйственно значимых животных. И только сейчас, когда «в противовес существующим представлениям о продолжающейся эволюции биосферы происходит деградация биосферы» [1], нужно пересмотреть стратегию взаимодействия человека и природы и строить его таким образом, чтобы не разрушалась системная организация, а внутри- и межпопуляционное разнообразие удерживалось на оптимальном уровне [2].

Важно выявить эффекты близкородственного скрещивания и последующей гибридизации инбредных форм на жизненно важные характеристики

животных как для выяснения механизмов адаптации и поддержания природного популяционного гомеостаза, так и для планирования и разработки схем их разведения в практической деятельности человека. Актуальным представляется также исследование влияния материнской среды не только на прямых потомков, но и на потомков последующих поколений, что позволит рационально подбирать репродуктивные пары для более полного использования воспроизводительного потенциала популяции.

Известно, что популяция, основанная малым числом особей, менее адаптирована к быстро изменяющимся условиям среды [3]. Вредное воздействие близкородственных спариваний выражается в «инбредной депрессии»: отклонениях развития, сниженной плодовитости и жизнеспособности [4, 5].

Вместе с тем существует и положительная сторона инбридинга для популяции в целом, заключающаяся в освобождении от «мутационного груза». При этом некоторые находящиеся до этого в рецессивном состоянии гены могут оказаться полезными и закрепиться, что увеличивает приспособленность популяции к условиям среды. Сведения о влиянии инбридинга на приспособленность мелких млекопитающих противоречивы, остается не до конца изученным его адаптивное значение для вида [6–8].

Показано, что у млекопитающих фактическая плодовитость инбредных самок существенно повышается при их скрещивании с самцами другой линии, а судьба новорожденных гибридного потомства зависит от генетико-физиологических особенностей материнского организма. Показано также, что плодовитость гибридных самок первого поколения значительно выше, чем инбредных, и зависит при этом от генотипа матери. Выявлены причины и механизмы проявления гибридной силы, зависящие от материнского организма и особенностей его генетико-иммунологического взаимодействия с потомством [9–12].

Гибридизация – при её грамотном использовании – может применяться как для установления и обоснования видового статуса трудноразличимых форм [13], так и для увеличения ценных признаков хозяйственно важных пород и поддержания генетического разнообразия животных, разводимых под контролем человека, в том числе редких видов.

В настоящей работе под гибридизацией подразумевается скрещивание генетически разнородных линий одного вида, основатели которых отловлены в разных экологических условиях. Объектом исследования служила степная пеструшка *Lagurus lagurus* Pallas, 1773 – вид, достаточно легко разводимый в неволе [14, 15]. В природе степная пеструшка, предпочитающая открытые степные биотопы, встречается в основном семейными парами с потомством, иногда разновозрастным [16]. Размножение идет с апреля по ноябрь, в благоприятные годы и под снегом. Перезимовавшие самки приносят до 7 выводков в год, а сеголетки – до 3. Средняя плодовитость взрослых самок – 7,5 эмбриона, а молодых – 4,6. Структура семейных группировок степной пеструшки меняется в зависимости от плотности населения [17]. В заботе о потомстве принимают участие как самцы, так и самки [18].

С целью изучения влияния внутривидовой гибридизации на репродуктивные, поведенческие и морфологические характеристики животных провели 4 последовательных цикла инбредного разведения (iF1–iF4) степной пеструшки из двух мест обитания с последующим реципрокным скрещиванием полученных стоков в поколениях hF1 и hF2.

### **Материалы и методы**

Работу начали в 2003 г., по её результатам защищена кандидатская диссертация [19], часть материала которой опубликована [20], однако основной результат остался неопубликованным. Между тем полученные данные по сей день представляют научную ценность для понимания механизмов поддержания жизнеспособности природных популяций, связанных с инбридингом и внутривидовой гибридизацией.

*Экспериментальные животные.* В 2003 г. в лаборатории популяционной экологии и генетики животных ИСиЭЖ СО РАН (ныне – лаборатория структуры и динамики популяций животных) в виварных условиях были заложены две линии степной пеструшки, разводимые по стандартной братско-сестринской схеме [19, 21]. Основателями линий стали потомки животных, отловленных в Новосибирской области: линия К – в Карасукском р-не (лесостепь Северной Кулунды), западнее г. Карасука на 15 км и восточнее с. Троицкого на 4 км. Географическую изоляцию обеспечивают оз. Малое Черное с севера и оз. Кротова Ляга с юга. Отсюда изъяли 16 взрослых и 13 ювенильных зверьков, которые основали линию.

Линия Ч – в Здвинском р-не (Барабинская низменность), западнее г. Здвинска на 40 км. Географическую изоляцию обеспечивают оз. Фадиха с одной стороны, дельта рек Каргат и Чулым – с другой, и ещё с двух сторон – искусственные протоки. Здесь были отловлены 2 самки – беременная и ювенильная. Эти самки и потомство, рождённое беременной самкой, дали начало 6 парам, которые стали основателями линии.

Внешне животные двух линий различаются: зверьки линии Ч отличаются короткой гладкой шерстью, а у зверьков линии К она более длинная и взъерошенная.

Животных содержали в стандартных клетках (20 × 30 × 10 см) при постоянном световом режиме (14 ч света : 10 ч темноты) и свободном доступе к сочному композитному корму, что позволило не учитывать сезонный фактор. В качестве подстилочного материала использовали древесные опилки.

*Схема эксперимента.* После отсадки от родителей молодых зверьков содержали однополыми sibсовыми группами. В возрасте 1–1,5 месяца рассаживали индивидуально. Для размножения использовали животных 2-месячного возраста. Самку подсаживали в клетку самца и следили за парой, пока не появлялись детеныши. Каждой размножающейся паре предоставляли возможность принести до двух выводков. Экспериментальных животных размножали инбредно на протяжении четырех последовательных поколений. Контролем служили особи, отловленные в природе, и их потомки первого поколения, разводимые аутбредно в пределах каждого из

стоков. Проанализированы показатели 166 инбредных и 54 контрольных пар.

Для получения гибридов первого поколения (hF1) проводили реци-прокное скрещивание потомков двух линий четвертого поколения. Сформировано 32 пары. Для получения гибридов второго поколения (hF2) сформировано 20 пар среди гибридов hF1.

*Репродуктивные характеристики.* Самок взвешивали в день формирования пары и после первых родов. Прирост массы тела за время беременности характеризует метаболические запасы для нужд последующей лактации [22, 23]. Учитывали число живых и мертворожденных детенышей (доля последних – показатель перинатальной смертности), рост и выживаемость выводков до окончания выкармливания. Молодых животных отсаживали от матерей на 21-й день от рождения. Молочность самок оценивали по приросту суммарной массы тела всего выводка ко дню отсадки по отношению к таковому на день рождения [24, 25].

*Родительская забота.* На следующий день после рождения первого выводка самку и самца тестировали на проявление родительской заботы в течение 10 мин. Их отсаживали из клетки, а детенышей перемещали из гнезда в противоположный угол (около 20 см). Затем каждого родителя последовательно помещали в гнездо и определяли время до доставки в гнездо первого детеныша [23].

*Морфологические показатели.* Животных после окончания двукратного размножения (в возрасте 3–4 мес.) выводили из эксперимента дислокацией шейных позвонков. Посмертно определяли длину и массу тела, массу внутренних органов. Для расчетов использовали индексы – отношения массы внутренних органов к массе тела.

Для оценки упитанности животных использовали индекс физического состояния тела (*BCI*, body condition index):  $BCI = W/W_E$ , где  $W$  – масса тела,  $W_E = b/L^3$  – ожидаемая масса тела ( $L$  – длина тела,  $L^3$  – показатель объема тела,  $b$  – коэффициент регрессии массы тела на показатель объема, предварительно рассчитанный на выборке контрольных животных) [26]. Ранее нами установлено, что относительная масса околосеменникового (прилежащего к эпидидимису) жира у самцов положительно коррелирует с *BCI* ( $r_{16} = +0,64$ ,  $p < 0,004$ ), что дало нам возможность в дальнейшем использовать его в качестве показателя упитанности самцов.

*Математические методы.* Математический анализ проводили с помощью критериев Стьюдента,  $\chi^2$ , дисперсионного анализа ANOVA и теста LSD из его арсенала. Данные в тексте и на рисунках представлены в виде средних и ошибок средних. Различия считали достоверными при  $p < 0,05$ . При отсутствии достоверных различий между анализируемыми группами соответствующие статистические данные объединены.

Данные, полученные в ходе эксперимента, не были опубликованы в рецензируемых изданиях, при этом не утратили свою актуальность и значи-

мость для понимания механизмов поддержания жизнеспособности природных популяций.

### Результаты исследования

Наблюдалось повышение параметров размножения и лучшее развитие потомков во втором цикле гибридизации у гибридов hF2.

*Репродуктивные характеристики.* При инбредном разведении доля успешно размножающихся пар значительно снижалась по сравнению с контролем. При гибридизации этот показатель возрастал до исходных значений (табл. 1).

При инбридинге число живорожденных и выращенных до самостоятельности детенышей снижалось по сравнению с контролем за счет увеличения ювенильной смертности. Особенно большая смертность наблюдалась в 3–4-м цикле, что, видимо, связано с инбредной депрессией. При гибридизации двух линий степных пеструшек плодовитость резко возрастала за счет увеличения как числа живорожденных, так и выкормленных до самостоятельности детенышей по сравнению с животными, родившими инбредное потомство (рис. 1).

Прирост массы тела самок за время первой беременности по сравнению с контролем снижался в 1–2-м поколениях братско-сестринского разведения в 2 раза, а в 3–4-м – почти в 3 раза. При гибридизации этот показатель восстанавливался (табл. 2).

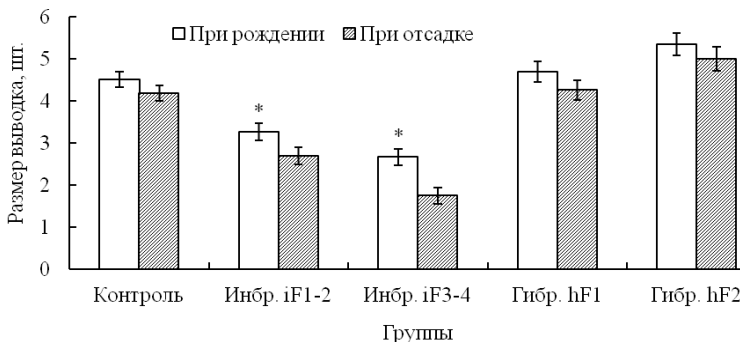
Таблица 1 [Table 1]

**Доля размножающихся пар степной пеструшки в контроле, при инбредном разведении и гибридизации**  
**[Proportion of breeding pairs of steppe lemming in control, inbred breeding and hybridization]**

Поколения разведения [Generations of breeding]	Доля размножающихся, % [Proportion of reproducing, %]	Всего пар [Total pairs]
Контроль [Control]	73,5	34
Основатели линий [Founders of the lines]	19,0*	42
Инбредные iF1-2 [Inbred iF1-2]	37,0*	46
Инбредные iF3-4 [Inbred iF3-4]	36,8*	57
Гибридизация hF1 [Hybridization hF1]	84,4**	32
Гибридизация hF2 (hF1×hF1) [Hybridization hF2 (hF1×hF1)]	100,0**	20

*Примечание.* \* Достоверные отличия от контроля  $p < 0,05$ , \*\* достоверные отличия от инбредных  $p < 0,05$ .

[Note. \* Significant differences from control  $p < 0.05$ , \*\* significant differences from inbred  $p < 0.05$ ].



**Рис. 1.** Размер выводков при контрольном и инбредном разведении и при гибридизации. \* Достоверные отличия поколений инбредного разведения от контроля и от гибридов hF1 и hF2 (от  $p < 0,05$  до  $p < 0,001$ )

**[Fig. 1.** Brood size in control and inbred breeding and hybridization. \* Significant differences between generations of inbred breeding from the control and from the hF1 and hF2 hybrids (from  $p < 0.05$  to  $p < 0.001$ )

Увеличение неонатальной смертности потомков при инбридинге связано, вероятно, не только со снижением их собственной жизнеспособности, но и с ухудшением состояния инбредных самок, не накопивших достаточного энергетического ресурса для совмещения лактации с беременностью.

Отмечено также снижение средней массы тела выкормленных детенышей при инбредном разведении по сравнению с контролем. Средняя масса тела при отсадке гибридных потомков как первого, так и второго поколения превышает таковую контроля (рис. 2).

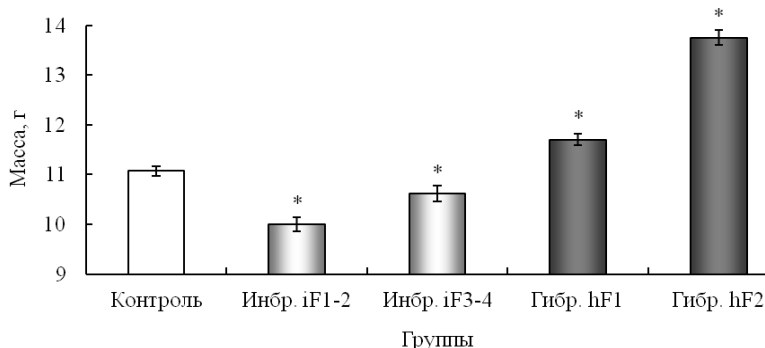
Таблица 2 [Table 2]

**Прирост массы тела самок за время беременности в контроле, при инбредном разведении и гибридизации (в скобках приведено число самок)**  
**[Body weight gain in females during pregnancy in control, inbred breeding and hybridization (the number of females is given in parentheses)]**

Поколения разведения [Generations of breeding]	Прирост массы, г [weight gain, g]
Контроль [Control]	6,4 ± 0,5 (49)
Инбредные iF1-2 [Inbred iF1-2]	3,2 ± 0,5 (32)*
Инбредные iF3-4 [Inbred iF3-4]	2,2 ± 0,5 (25)*
Гибридизация hF1 [Hybridization hF1]	7,2 ± 0,6 (25)
Гибридизация hF2 [Hybridization hF2]	7,2 ± 0,7 (19)

*Примечание.* \* Достоверные отличия от контроля и гибридизации,  $p < 0,05$ .  
 [Note. \* Significant differences from control and hybridization  $p < 0.05$ ].





**Рис. 2.** Масса тела детенышей при отсадке от родителей (21-й день) в контроле, при инбредном разведении и гибридизации. \* Достоверные отличия от контроля (от  $p < 0,05$  до  $p < 0,0001$ )

[Fig. 2. Body weight of cubs when leaving their parents (21<sup>st</sup> day) in the control, with inbred breeding and hybridization. \* Significant differences from control (from  $p < 0.05$  to  $p < 0.0001$ )]

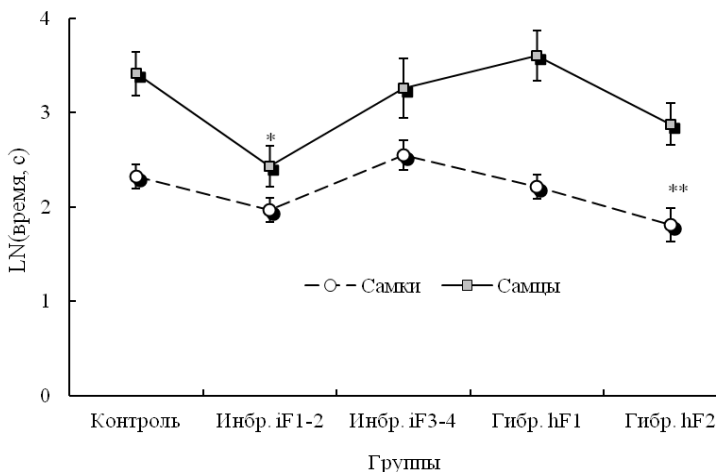
При сравнении массы тела потомков в каждой из групп к 21-му дню (день отсадки от родительских особей) наибольшие показатели зафиксированы у гибридов hF2. Они набирают наибольшую массу тела, благодаря тому, что выращены гибридными hF1 «гетерозисными» родителями. Набор массы тела гибридных детенышей обеспечивается лучшей молочностью самок, которая определяется по приросту массы приплода за подсосный период [24, 25].

Родительская забота в течение четырех поколений инбридинга не уменьшалась и даже возрастала в 1–2-м поколениях как у самок, так и у самцов по сравнению с контролем. Инбредные особи первых поколений разведения, становясь родителями, быстрее доставляли в гнездо детенышей, переложивших в дальний угол клетки. Это, возможно, увеличивало шансы на выживание у потомков от родителей со сниженными репродуктивными показателями. А самки-гибриды hF2 более заботливы по сравнению с инбредными iF3-4 (рис. 3).

Изучение морфологических репродуктивных характеристик показало, что у инбредных самцов степной пеструшки достоверно снижался индекс семенников. Гибридизация же приводила к тому, что самцы гибриды hF2 достигали по уровню этого показателя контрольных значений (рис. 4).

В то же время индекс упитанности животных (как самок, так и самцов) до 3–4-го поколения инбредного разведения значительно повышался. При этом у инбредных самцов он отрицательно коррелировал с индексом семенников ( $r_{481} = -0,34$ ,  $p < 0,001$ ) и на 20% выше у особей обоего пола с признаками ожирения и не оставивших потомства по сравнению с успешно размножившимися ( $p < 0,01$ ).

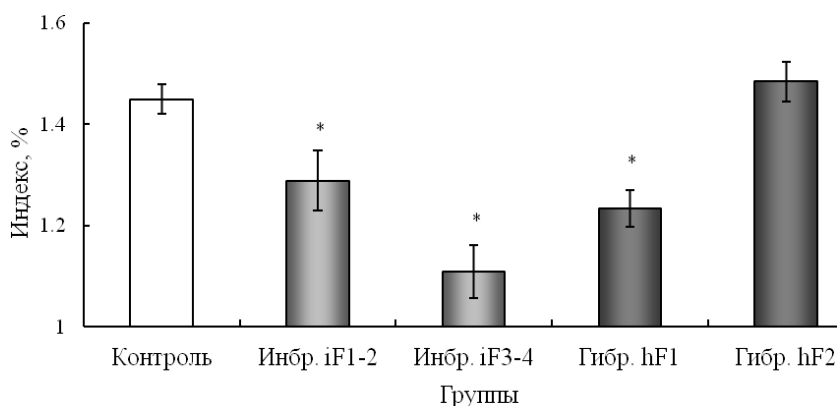
Индекс упитанности у гибридных самцов (hF1 и hF2) достоверно ниже, чем у инбредных iF1-2 и iF3-4 поколений ( $p < 0,01$ ), и не отличался от такового контрольных животных (рис. 5).



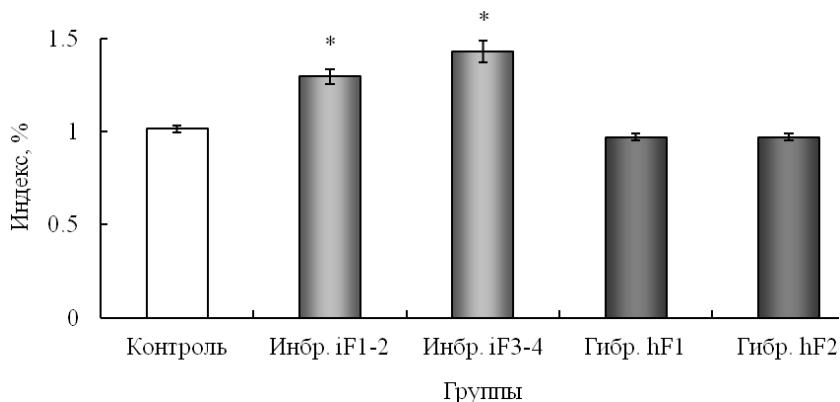
**Рис. 3.** Родительская забота (логарифм времени доставки детеныша в гнездо) при инбредном разведении и гибридизации. \* Достоверные отличия от контроля у самок ( $p < 0,04$ ) и самцов ( $p < 0,01$ ) инбредного разведения iF1-2; \*\* достоверные отличия от инбредных самок iF3-4 поколения и самок-гибридов hF1 ( $p < 0,05$ )

[Fig. 3. Parental care (logarithm of the time of delivery of the cub to the nest) during inbred breeding and hybridization. \* Significant differences from the control in females ( $p < 0.04$ ) and males ( $p < 0.01$ ) of inbred breeding iF1-2; \*\* significant differences from inbred females iF3-4 generations and hybrid females hF1 ( $p < 0.05$ )]

Таким образом, при скрещивании двух стокв степных пеструшек, которые до этого прошли 4 поколения инбредного разведения, произошли положительные сдвиги в репродукции гибридов. Особенно это было



**Рис. 4.** Изменение индекса семенников при инбридинге и гибридизации. \* Достоверные отличия от контроля и гибридов hF2 (от  $p < 0,05$  до  $p < 0,001$ ). [Fig. 4. Changes in the testes index during inbreeding and hybridization. \* Significant differences from the control and hF2 hybrids (from  $p < 0.05$  to  $p < 0.001$ )]



**Рис. 5.** Изменение индекса упитанности (BCI) при инбридинге и гибридизации.

\* Достоверные отличия от контроля и гибридов hF1 и hF2,  $p < 0,01$

[Fig. 5. Changes in body condition index (BCI) during inbreeding and hybridization.

\* Significant differences from the control and hybrids hF1 and hF2,  $p < 0.01$ ]

заметно у гибридов hF2, когда во втором цикле гибридизации усилился эффект гетерозиса, что выразилось в повышении репродуктивных показателей и лучшем качестве потомков.

### Обсуждение результатов

Эволюционная ценность жёсткого инбридинга в экстремальных условиях окружающей среды для процессов формирования адаптивного генетического полиморфизма и видообразования проявляется, в частности, в парадоксальных эффектах структурной и функциональной перестройки генома репродуктивной системы [27–31]. В силу разных экологических причин разреженные природные популяции иногда вынуждены прибегать к близкородственному размножению, приобретая при этом механизмы, компенсирующие снижение показателей репродукции. Один из таких механизмов – интенсификация размножения, наиболее полно реализующаяся у моногамов. Кроме того, вклад в сохранность и лучшее развитие детёнышей вносит активное вовлечение самца в охрану общей гнездовой территории и заботу о потомстве.

Отсутствие запрета на инбридинг показано для некоторых видов грызунов и куньих и подтверждено следующими экспериментами, проводимыми в условиях вивария. Самки свистящей крысы *Parotomys littledalei* предпочитают запах своих сибсов или полусибсов, а репродуктивные показатели инбредных и аутбредных пар не отличаются, как и рост выводков [7]. Отсутствие инцест табу экспериментально показано и для некоторых видов, живущих семейными группами. Например, для узкочерепной полевки *Lasiopodomys gregalis* – вида с семейно-групповой организацией [32], и степной пеструшки, которые не дифференцируют половых партнеров по степени родства к ним [33].

В лабораторных семьях степной пеструшки из разреженной популяции со стабильно низкой численностью отцы способны покрывать своих рано созревающих дочерей при совместном содержании до их отсадки от родителей.

Отсутствие запрета на близкородственное скрещивание отмечено у горноста *Mustela erminea* – вида с длительной эмбриональной диапаузой. Слепые ювенильные самки в возрасте 2 недель покрываются отцом. Это повышает гарантию оплодотворения самок, что особенно целесообразно в годы депрессии численности [34].

Изучение влияния инбридинга у степной пеструшки в четырех последовательных поколениях показало, что доля размножающихся пар среди родственных особей ниже, чем в контроле, что согласуется с данными литературы [15]. Однако при общем снижении репродуктивных параметров самок и самцов родительская забота у обоих родителей оставалась на характерном для вида высоком уровне. Родительское поведение гибридных матерей превосходило даже контрольные значения. У моногамного белоногого хомячка *Peromyscus polionotus* инбридинг снижал отцовскую заботу, не влияя при этом негативно на материнскую [35].

Инбредное разведение привело к морфофизиологическим изменениям у степной пеструшки. В частности, выявлено уменьшение относительной массы семенников у самцов, что мы связываем, с одной стороны, с негативным влиянием инбридинга, с другой – с обитанием в условиях неволи.

Показатели упитанности максимальны у инбредных животных. Однако при этом снизились репродуктивные показатели как самцов, так и самок. Нельзя отрицать и влияние на физическое состояние особей близкородственных скрещиваний, поскольку контрольные зверьки, содержащиеся в тех же условиях, не набирают избыточной массы тела.

Таким образом, при интенсивном инбридинге в контролируемых условиях у степных пеструшек происходят направленные изменения морфофизиологических характеристик, видимо, связанные не только с инбридингом как таковым, но и с приспособлением к условиям неволи. В частности, показанная нами редукция относительной массы семенников и увеличение показателя упитанности скорее отрицательно сказываются на размножении полевок [13]. У гибридов индексы упитанности и индексы семенников (у самцов hF2) не отличаются от «нормы»: значений, характерных для контрольных животных, что, очевидно, взаимосвязано с их высокими репродуктивными кондициями.

Гибридизация у млекопитающих приводит к запуску физиологических механизмов у матерей, способствующих эффективному развитию генетически чужеродных потомков во внутриутробный и подсосный периоды [8, 36, 37]. В нашей работе межлинейные скрещивания увеличивали материнский вклад в потомство самок, прошедших 4 поколения инбридинга.

Особое внимание стоит уделить обнаруженному феномену сохранения и даже преумножения гетерозисного эффекта во втором поколении гибридизации, который выражается в превосходстве гибридным потомством родительских особей. Эффект прослеживается не только в увеличении мо-

лочности матерей и лучшим физическом состоянии гибридов первого поколения, но и в повышенной плодовитости и молочности гибридных дочерей (hF1), выращивающих гибридов второго поколения (hF2). У самцов гетерозисный эффект проявлялся в изменении морфофизиологических характеристик, в частности, в увеличении относительной массы семенников (наиболее отчетливом в hF2) и в улучшении репродуктивных качеств, в том числе и за счет нормализации индекса упитанности. Показано, что плодовитость самок hF1 значительно повышается и зависит при этом от генотипа матери [38].

Однако более важными являются взаимоотношения в системе «мать – потомки», эффективность которых определяет степень проявления эффекта гетерозиса у млекопитающих. Так, самки hF1 проявляют свою «гибридную силу» в повышенной молочности и лучшей заботе о потомках, что и сказывается на проявлении эффектов, аналогичных гетерозису, во втором поколении гибридов. Эти эффекты логично объясняются, если исходить из представлений, сформулированных нами, о материнском влиянии на формирование адаптивных характеристик потомков у млекопитающих [8, 36, 38]. Материнский эффект определяется цитоплазматической наследственностью, влиянием материнского организма. В большинстве опытов по реципрокному скрещиванию, в частности в животноводстве, установлено заметное преобладание влияния материнской породы на наследование целого ряда признаков [39].

Наши данные подтверждают представления о влиянии материнской среды и об особенностях проявления гетерозиса у млекопитающих. Именно у них при полной физиологической зависимости плода от матери в течение внутриутробного, а затем и раннего постнатального периода необходимым условием гетерозиса является увеличение материнского вклада в потомков, связанное с появлением благоприятных физиологических модификаций у матерей [8]. У инбредных самок степных пеструшек благоприятные модификации (увеличение плодовитости и молочности), запускающиеся при рождении гибридных потомков, полностью реализуются через поколение – еще большим увеличением плодовитости и молочности их дочерей. Улучшение материнских качеств самок при гибридизации показывает и тот факт, что, несмотря на увеличение количества рожденных детенышей, преимущество в приросте массы за время лактации получает как весь выводок, так и каждый детеныш в отдельности – вопреки известной обратной зависимости между величиной помета и индивидуальной массой потомков.

### **Заключение**

Таким образом, гибридное потомство действительно более успешно и полно использует благоприятные модификации материнского организма, происходящие при гибридизации, а самки степных пеструшек способны повысить не только свою плодовитость, но и материнские качества, такие как количество молока (молочность) и забота о потомстве. Положительные эффекты гибридизации, особенно во втором поколении скрещиваний, не

только на репродуктивные, но и на морфологические показатели животных позволяют приближаться к цели сохранения и поддержания гено- и фенотипически полноценных особей в условиях неволи для последующей репатриации их в природу. При разведении диких животных в искусственных условиях знание в первую очередь системы брачных отношений и выраженности заботы о потомстве, реакции на инбридинг поможет грамотно реализовать различные программы по поддержанию малочисленных популяций с пополнением их животными, выращенными под контролем человека.

### Соблюдение этических стандартов

Все эксперименты на грызунах проводили в соответствии с правилами, принятыми Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых в экспериментальных и других научных целях. Протокол эксперимента одобрен комитетом по биоэтике института Систематики и экологии животных СО РАН (протокол № 1 от 14 апреля 2014 г.).

### Список источников

1. Алтухов Ю.П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Природа. 1995. № 2. С. 27–42.
2. Willi Y., Kristensen T.N., Sgrò C.M., Weeks A.R., Ørsted M., Hoffmann A.A. Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species // Proc. Natl. Acad. Sci. 2022. Vol. 119 (1). e2105076119. doi: 10.1073/pnas.2105076119
3. Reed D.H., Bryant E.H. Experimental tests of minimum viable population size // Anim. Conserv. 2000. Vol. 3 (1). 7. doi: 10.1111/j.1469-1795.2000.tb00082.x
4. Hedrick P.W., Kalinowski S.T. Inbreeding depression in conservation biology // Ann. Rev. of Ecol. and Systematics. 2000. Vol. 31. PP. 139–162. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.139
5. Keller L.F., Waller D.M. Inbreeding effects in wild populations // Trends Ecol Evol. 2002. Vol. 17 (5). PP. 230–241. doi: S0169-5347(02)02489-8
6. Lacy R.C., Ballou J.D. Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding // Evolution. 1998. Vol. 52. PP. 900–909. doi: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb03715.x
7. Pillay N. Inbreeding in Littledale's whistling rat *Parotomys littledalei* // J. Exp. Zool. 2002. Vol. 293. PP. 171–178. doi: 10.1002/jez.10107
8. Стрельцов В.В., Ильченко О.Г., Котенкова Е.В. Влияние инбридинга на репродуктивные показатели желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae) в лабораторной колонии // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 9. С. 1039–1047. doi: 10.31857/S0044513422090112.
9. 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. Boston, MA : Springer, 1999. PP. 399–406. doi: 10.1007/978-1-4615-4733-4\_34
10. 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. 2000. С. 277–293.
11. Потапов М.А., Потапова О.Ф., Бахвалова В.Н., Евсиков В.И. Увеличение материнского вклада как один из механизмов гетерозиса у млекопитающих // Сб. тезисов

- XII Международного совещания и V школы по эволюционной физиологии, Санкт-Петербург. СПб., 2001. С. 25–28.
12. Gerlinskaya L.A., Evsikov V.I. Influence of genetic dissimilarity of mother and fetus on progesterone concentrations in pregnant mice and adaptive features of offspring // *Reproduction*. 2001. Vol. 121. PP. 409–417. doi: 10.1530/rep.0.1210409
  13. Мейер М.Н. Метод гибридизации в систематике животных // *Зоологический журнал*. 1986. Т. 65, № 11. С. 1605–1613.
  14. Башенина Н.В. К вопросу о кормлении степных пеструшек при разведении их в неволе // *Зоологический журнал*. 1957. Т. 36, № 12. С. 1882–1895.
  15. Ченцова Н.Ю. Об адаптивном значении инбридинга для мелких грызунов // *Зоологический журнал*. 1969. Т. 48, № 5. С. 734–745.
  16. Литвинов Ю.Н. Элементы территориального поведения степных пеструшек, осваивающих новые станции в эксперименте // *Поведение животных в сообществах: материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных*. М., 1983. С. 101–103.
  17. Малькова М.Г., Пальчех Н.А., Якименко В.В., Кузьмин И.В. Пространственно-временная структура популяций грызунов в степной зоне Западной Сибири // *Экология*. 2004. № 1. С. 34–42.
  18. Громов В.С. Взаимодействие партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях // *Сибирский экологический журнал*. 2010. № 1. С. 181–189.
  19. Кокеннова Г.Т. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2007. 22 с.
  20. Евсиков В.И., Кокеннова Г.Т., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Потапов М.А. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки *Lagurus lagurus* Pallas) // *Доклады Академии наук*. 2006. Т. 411, № 5. С. 501–503.
  21. Бландова З.К., Душкин В.А., Малащенко А.М., Шмидт Е.Ф. Линии лабораторных животных для медико-биологических исследований. М.: Наука, 1983. 189 с.
  22. Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние метаболических ресурсов в период беременности у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) на вторичное соотношение полов // *Зоологический журнал*. 2004. Т. 83, № 12. С. 1488–1494.
  23. Евсиков В.И., Потапов М.А., Потапова О.Ф. Эффекты отбора по запаховым предпочтениям в инбредной линии мышей // *Доклады Академии наук*. 2001. Т. 380. С. 496–498.
  24. Nagai J., Lee A.J., Hickman C.G. Prewaning growth of inbred, F1 hybrid, and random-bred mice as a measure of mother's lactation // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 1971. Vol. 13. PP. 20–28. doi: 10.1139/g71-004
  25. Плотников В.Г., Фирсова Н.М. Разведение, кормление и содержание кроликов. М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
  26. Васеньков Д.А., Потапов М.А. Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) // *Plecotus et al*. 2007. Т. 10. С. 21–31.
  27. Стегний В.Н. Жесткий инбридинг при экстремальных режимах внешней среды – важнейший фактор микроэволюции и видообразования // *Генетика*. 2017. Т. 53, № 7. С. 785–794.
  28. Hedrick P.W., Garcia-Dorado A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue // *Trends Ecol. Evol*. 2016. Vol. 31 (12). PP. 940–952. doi: 10.1016/j.tree.2016.09.005
  29. Dorsey O.C., Rosenthal G.G. A taste for the familiar: explaining the inbreeding paradox // *Trends Ecol. Evol*. 2023. Vol. 38 (2). PP. 132–142. doi 10.1016/j.tree.2022.09.007
  30. Nagy I., Nguyen T.A. Characterizing and Eliminating the Inbreeding Load // *Vet Sci*. 2024. Vol. 11 (1). PP. 1–17. doi: 10.3390/vetsci11010008

31. Etherington G.J., Ciezarek A., Shaw R., Michaux J., Croose E., Haerty W., Di Palma F. Extensive genome introgression between domestic ferret and European polecat during population recovery in Great Britain // *J. Hered.* 2022. Vol. 113 (5). PP. 500–515. doi: 10.1093/jhered/esac038
32. Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2008. 582 с.
33. Потапов М.А., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Евсиков В.И. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // *Экология*. 2012. № 1. С. 40–44.
34. Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1994. 223 с.
35. Margulis S.W. Relationship among parental inbreeding, parental behaviour and offspring viability in old field mice // *Anim. Behav.* 1998. Vol. 55. PP. 427–438. doi: 10.1006/anbe.1997.0618
36. Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовиности млекопитающих (на примере норок) // *Генетика*. 1987. Т. 23. С. 988–1002.
37. Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Осетрова Т.Д., Потапов М.А. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // *Онтогенез*. 1998. Т. 29, № 6. С. 405–417.
38. Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние физического состояния матери в период беременности и лактации на постнатальный рост и репродуктивный успех потомков у водяной полевки *Arvicola terrestris* L // *Онтогенез*. 2008. Т. 39, № 2. С. 125–133.
39. Четвертакова Е.В. Теоретические основы селекции. Красноярск: Изд. Красноярск. гос. аграр. ун-та, 2018. 156 с.

#### References

1. Altukhov JuP. Genetika populjatsiy i sokhranenie bioraznoobraziya [Population genetics and biodiversity conservation]. *Priroda*. 1995;2:27-42. In Russian
2. Willi Y, Kristensen TN, Sgrò CM, Weeks AR, Ørsted M, Hoffmann AA. Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2022;119(1):e2105076119. doi: 10.1073/pnas.2105076119
3. Reed DH, Bryant EH. Experimental tests of minimum viable population size. *Anim. Conserv.* 2000;3(1):7. doi: 10.1111/j.1469-1795.2000.tb00082.x
4. Hedrick PW, Kalinowski ST. Inbreeding depression in conservation biology. *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*. 2000;31:139-162. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.139
5. Keller LF, Waller DM. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol*. 2002;17(5):230-241. doi: S0169-5347(02)02489-8
6. Lacy RC, Ballou JD. Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding. *Evolution*. 1998;52:900-909. doi: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb03715.x
7. Pillay N. Inbreeding in Littledale's whistling rat *Parotomys littledalei*. *J. Exp. Zool*. 2002;293:171-178. doi: 10.1002/jez.10107
8. Streltsov VV, Ilchenko OG, Kotenkova EV. The effect of inbreeding on the reproductive rate of yellow steppe lemmings (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae) in a laboratory colony. *Zool. Zh.* 2022;101(9):1039-1047. In Russian
9. Potapov MA, Potapova OF, Evsikov VI. Interstrain odor preferences and factors influencing growth rates of two strains of mice and their hybrids. In: *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. Boston, MA: Springer; 1999. pp. 399-406. doi: 10.1007/978-1-4615-4733-4\_34
10. Potapov MA, Evsikov VI. Genetiko-fiziologicheskie vzaimootnosheniya mat'-plod i ikh vliyanie na adaptivnye priznaki potomkov: Vzgljad s tret'ey storony [Genetics-



- physiological relationships between mother and fetus and their influence on the adaptive traits of offspring: A third-party perspective]. In: *Sovremennye kontseptsii evolyutsionnoy genetiki* [Modern concepts of evolutionary genetics]. Shumnyi VK, Markel' AL, editors. Novosibirsk: ITsiG SO RAN Publ.; 2000. pp. 277-293. In Russian
11. Potapov MA, Potapova OF, Bakhvalova VN, Evsikov VI. Uvelichenie materinskogo vklada kak odin iz mekhanizmov geterozisa u mlekopitayushchikh [Increased maternal investment as one of the mechanisms of heterosis in mammals]. In: *XII Mezhdunarodnoe soveshchanie i V shkola po evolyutsionnoy fiziologii*. Materialy nauch. konf. [XII International Meeting and V School on Evolutionary Physiology. Proc. of the Sci. Conf. (Saint Petersburg, Russia, 19-25 November, 2001)]. Saint Petersburg: IEFiB RAN Publ.; 2001. pp. 5-28. In Russian
  12. Gerlinskaya LA, Evsikov VI. Influence of genetic dissimilarity of mother and fetus on progesterone concentrations in pregnant mice and adaptive features of offspring. *Reproduction*. 2001;121:409-417. doi: 10.1530/rep.0.1210409
  13. Meyer MN. Metod gibridizatsii v sistematike zhivotnykh [Method of hybridization in animal taxonomy]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1986;65(11):1605-1613. In Russian
  14. Bashenina NV. K voprosu o kormlenii stepnykh pestrushek pri razvedenii ikh v nevole [On the issue of feeding steppe peds when breeding them in captivity]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1957;36(12):1882-1895. In Russian
  15. Chentsova NYu. Ob adaptivnom znachenii inbridinga dlya melkikh gryzunov [On the adaptive significance of inbreeding for small rodents]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1969; 48(5):734-745. In Russian
  16. Litvinov YuN. Elementy territorial'nogo povedeniya stepnykh pestrushek, osvayayushchikh novye statsii v eksperimente [Elements of territorial behavior of steppe peds colonizing new stations in the experiment]. In: *Povedenie zhivotnykh v soobshchestvakh*. Materialy nauch. konf. [Animal behavior in communities. Proc. of the Sci. Conf.]. M.: Nauka; 1983. pp. 101-103. In Russian
  17. Mal'kova MG, Pal'chekh NA, Yakimenko VV, Kuz'min IV. The spatiotemporal structure of rodent populations in the steppe zone of Western Siberia. *Russian Journal of Ecology*. 2004;35(1):34-42. In Russian
  18. Gromov VS. Interactions in family pairs and parental care in captive steppe lemming (*Lagurus lagurus*). *Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3(1):133-139. In Russian
  19. Kokenova GT. Vliyanie brachnogo podbora i dlitel'nogo inbrednogo razvedeniya na reproduktivnye kharakteristiki stepnoy pestrushki (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773) [The influence of mating selection and long-term inbred breeding on the reproductive characteristics of the steppe lemming (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773)] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Novosibirsk: Institute of Animal Systematics and Ecology; 2007. 22 p. In Russian
  20. Evsikov VI, Kokenova GT, Zadubrovskii PA, Potapova OF, Potapov MA. Monogamy as one of the ways of realization of the adaptive potential in mammals as exemplified by the steppe lemming *Lagurus lagurus* Pallas. *Doklady Biological Sciences*. 2006;411(1):501-503. In Russian
  21. Blandova ZK, Dushkin VA, Malashenko AM, Shmidt EF. Linii laboratornykh zhivotnykh dlya medico-biologicheskikh issledovaniy [Laboratory animal lines for biomedical research]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 189 p. In Russian
  22. Nazarova GG, Evsikov VI. The influence of metabolic resources of pregnant water voles (*Arvicola terrestris*) on secondary sex proportion. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2004;83(12): 1488-1494. In Russian
  23. Evsikov VI, Potapov MA, Potapova OF. Effects of selection for olfactory preferences in an inbred mouse strain. *Doklady Biological Sciences*. 2001;380(1-6):496-498. In Russian
  24. Nagai J, Lee AJ, Hickman CG. Prewearing growth of inbred, F1 hybrid, and random-bred mice as a measure of mother's lactation. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 1971;13:20-28. doi 10.1139/g71-004

25. Plotnikov VG, Firsova NM. Razvedenie, kormlenie i sodержanie krolikov [Breeding, feeding and keeping rabbits]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1989. 223 p. In Russian
26. Vasen'kov D.A., Potapov M.A. Primenenie indeksa upitannosti v izuchenii ekologii rukokrylykh (Mammalia, Chiroptera) [Application of the fatness index in the study of the ecology of chiropterans]. *Plecotus et al.* 2007;10:21-31. In Russian
27. Stegnyy VN. Hard inbreeding under extreme environmental conditions is the most important factor of microevolution and speciation. *Russian Journal of Genetics.* 2017;53(7): 757-765. In Russian
28. Hedrick PW, Garcia-Dorado A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue. *Trends Ecol. Evol.* 2016;31(12):940-952. doi: 10.1016/j.tree.2016.09.005
29. Dorsey OC, Rosenthal GG. A taste for the familiar: explaining the inbreeding paradox. *Trends Ecol. Evol.* 2023;38(2):132-142. doi: 10.1016/j.tree.2022.09.007
30. Nagy I, Nguyen TA. Characterizing and Eliminating the Inbreeding Load. *Vet Sci.* 2023;11(1):8. doi: 10.3390/vetsci11010008
31. Etherington GJ, Ciezarek A, Shaw R, Michaux J, Croose E, Haerty W, Di Palma F. Extensive genome introgression between domestic ferret and European polecat during population recovery in Great Britain. *J. Hered.* 2022;113(5):500-515. doi: 10.1093/jhered/esac038
32. Gromov VS. Prostranstvenno-etologicheskaya struktura populyatsiy gryzunov [Spatio-ethological structure of rodent populations]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK; 2008. 582 p. In Russian
33. Potapov MA, Zadubrovskaya IV, Zadubrovskii PA, Potapova OF, Evsikov VI. Mating systems in the steppe lemming (*Lagurus lagurus*) and narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*) from the northern Kulunda steppe. *Russian Journal of Ecology.* 2012;43(1):40-44. In Russian
34. Ternovskiy DV, Ternovskaya YuG. Ekologiya kunitseobraznykh [Ecology of martens]. Novosibirsk: Nauka; 1994. 223 p. In Russian
35. Margulis SW. Relationship among parental inbreeding, parental behaviour and offspring viability in old field mice. *Anim. Behav.* 1998;55:427-438. doi: 10.1006/anbe.1997.0618
36. Evsikov VI. Genetiko-evolyutsionnye aspekty problemy gomeostaza plodovitosti mleko-pitayushchikh (na primere norok) [Genetic-evolutionary aspects of the problem of mammalian fertility homeostasis (using the example of minks)]. *Genetika.* 1987;23:988-1002. In Russian
37. Evsikov VI, Gerlinskaya LA, Moshkin MP. Genetic-Physiological Relationship between Mother and Fetus and the Effect of These Relations on Adaptive Characteristics of the Offspring. *Ontogenez.* 1998;29(6):415-417. In Russian
38. Nazarova GG, Evsikov VI. Effect of mother's physical condition during pregnancy and lactation on postnatal growth and reproductive success of offspring in water vole *Arvicola terrestris*. *Russian Journal of Developmental Biology.* 2008;39(2):100-107. In Russian
39. Chetvertakova EV. Teoreticheskie osnovy selektsii [Theoretical foundations of selection]. Krasnoyarsk: Izd. Krasnoyarsk gos. agrar. univer.; 2018. 156 p. In Russian

**Информация об авторах:**

**Потапов Михаил Анатольевич**, в.н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: vopator@gmail.com

**Потапова Ольга Федоровна**, н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: ofpotapova@yandex.ru

**Задубровский Павел Александрович**, с.н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: etolog@mail.com

**Задубровская Инна Валерьевна**, с.н.с. лаборатории структуры и динамики популяций позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

E-mail: inna\_zadubrovskaya@mail.ru

*Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.*

**Information about the authors:**

**Mikhail A. Potapov**, leading researcher at the Laboratory of structure and dynamics of populations of vertebrate animals, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: vopatop@gmail.com

**Olga F. Potapova**, researcher at the Laboratory of structure and dynamics of vertebrate animal populations, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: ofpotapova@yandex.ru

**Pavel A. Zadubrovskiy**, senior researcher at the Laboratory of structure and dynamics of vertebrate animal populations, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: etolog@mail.com

**Inna V. Zadubrovskaya**, senior researcher at the Laboratory of structure and dynamics of vertebrate animal populations, Institute of systematics and ecology of animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: inna\_zadubrovskaya@mail.ru

*The Authors declare no conflict of interest.*

*Статья поступила в редакцию 02.02.2024;  
одобрена после рецензирования 14.03.2024; принята к публикации 19.05.2025*

*The article was submitted 02.02.2024;  
approved after reviewing 14.03.2024; accepted for publication 19.05.2025*