

КОММЕНТАРИИ К СТАТЬЯМ П. А. МАНТЕЙФЕЛЯ «О БЛИЗКОРОДСТВЕННОМ СПАРИВАНИИ ЗВЕРЕЙ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ» И С. А. АБАШКИНА «ИНБРИДИНГ И АУТБРИДИНГ В ПРИРОДЕ», ПОСВЯЩЕННЫМ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫМ МЕХАНИЗМАМ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ.

Статья П. А. Мантейфеля опубликована в середине прошлого столетия, в период, когда объяснений причин динамики численности животных только абиотическими факторами оказалось недостаточным. Распространенные в то время представления не учитывали взаимоотношения между особями и их роль в регуляции воспроизводства. Ими было трудно объяснить причины резкого уменьшения численности мелких млекопитающих после пика численности, когда ресурсы среды не представляли угрозы существованию особей. Сокращение воспроизводства начиналось еще до их исчерпания, что указывало на какие-то дополнительные факторы, влияющие на его ограничение. Появление статьи Д. Кристиана (Christian, 1950), привлекшего представления об общем адаптационном синдроме организма как реакции на повышенную плотность населения, угнетающей процессы размножения у мелких млекопитающих, послужило началом многочисленных исследований в этом направлении, которые продолжаются и поныне. Внутривидовые отношения привлекли внимание исследователей динамики численности животных и справедливо были признаны одним из факторов, управляющим численностью популяций. Изучение влияния стресса на жизнедеятельность организмов первоначально получило развитие в Северной Америке и в Западной Европе. В Советском Союзе в середине прошлого столетия господствовали представления академика Т. Д. Лысенко и его сторонников, отрицавших внутривидовую борьбу в природе, роль взаимоотношений между особями как фактора регулирования воспроизводства. Зарубежная научная литература была труднодоступной для отечественных зоологов. Поэтому направление исследований роли стресса в экологических исследованиях у них в те времена не получило развитие. Сейчас известно, что регуляция численности животных в природе, осуществляется разными популяционными механизмами, и роль стресса среди них не представляется решающей или универсальной.

Эйфория, охватившая умы многих ученых от оригинальных объяснений причин сокращений численности млекопитающих с использованием представлений о роли стресса в переуплотненных группировках, надолго отвлекла их внимание от других направлений изучения этого вопроса. Между тем, одновременно с Д. Кристианом в том же 1950 г. в отечественном журнале «Каракулеводство и звероводство» № 5 в рубрике «Вопросы общей биологии» была опубликована статья советского биолога-охотоведа, профессора П. А. Мантейфеля, заведующего кафедрой биотехники Московского пушно-мехового института «О близкородственном спаривании зверей в природных условиях». В ней он объяснял снижение воспроизводства охотничьих животных следствием инбредной депрессии. П. А. Мантейфель соглашается с очевидными результатами предшествующих исследований, показывающих влияние недостатка кормов, плохой погоды на выживаемость молодых и взрослых особей. Вместе с тем, он обращает внимание на то, что в замкнутых водоемах после нескольких обильных «урожаев» и удачных промыслов популяции ондатры начинали затухать и в благоприятных условиях обитания. В результате «ондатра существует в них как зоологический вид, не достигающий плотности промысловой популяции» (Мантейфель, 1950, с. 60).

Причину данного явления он видит в близкородственном разведении животных: «В замкнутых водоемах мы имеем, очевидно, дело с узкородственным, близкородственным разведением ондатры, теряющей жизнестойкость и способность к размножению. Небольшой срок, после которого начинает проявляться инбридинг, объясняется быстротой размножения ондатры, дающей в лето до 3–4 выводков, а в сумме свыше 20 молодых. Ослабленная инбридингом популяция, теряющая иммунные свойства, легко заражается всеми болезнями» (Мантейфель, 1950, с. 60).

В подтверждение своих предположений он приводит примеры снижения рождаемости у некоторых видов. «Не потому ли у бобров Воронежского, Кондо-Сосвинского заповедников, происшедших от нескольких пар, размножаемость явно понижена? Не потому ли сокращается (или не прирастает) численность сурков-байбаков, вселенных в западные степи «Аскании-Нова» на Украине? Вернее всего по этой же причине погибло недавно большое стадо (около 1000) антилоп-джейранов, которое народилось от нескольких голов, выпущенных в 1929 г. на маленький остров Барса-Кельмес в Аральском море. В то же время стадо сайгаков, освежившееся новыми животными, перешедшими по льду на этот остров с материка, осталось целым (сообщил зоолог М. Д. Зверев). Подобных примеров можно привести много» (Мантейфель, 1950, с. 60).

Правильность предположений П. А. Мантейфеля подтверждается последующими наблюдениями. Выпущенные в Аскании-Нова в 1934 г. степные сурки исчезли к 1955 году, прожив в сформированных поселениях 21 год. Повторные выпуски сурков в асканийскую степь в 1967 и 1972 гг. вначале привели к росту численности и образованию 24 поселений (Веденьков и др. 1997). Но с начала 1990-х гг. их количество в условиях заповедного режима и отсутствия врагов снижалась (Полищук, 2006). По сообщениям сотрудников заповедника к 2018 г. сохранились 1–2 семьи, которые, вероятно, уже также исчезли. В течение двух десятков лет поселения бурно развивались, а в последующие десятилетия деградировали и исчезали. Таким же путем со временем вымирают на заповедных территориях и другие виды млекопитающих (Лобков, 2016, 2019).

П. А. Мантейфель не только объясняет снижение рождаемости у инбредных особей, но и предлагает пути устранения инбредной депрессии в популяциях диких животных: «В природе инбридинг у животных не так редок, как принято думать, и человек мог бы заметно укреплять популяции путем подсадок новых производителей» (Мантейфель, 1950, с. 60). Идеи профессора П. А. Мантейфеля были приняты к исполнению практическими работниками охотничьего хозяйства. Однако масштабные переселения животных в 1950-х – 1960-х гг. не принесли заметных результатов, а внимание исследователей динамики численности животных отвлекли успехи зарубежных ученых, занимавшихся изучением физиологических механизмов регулирования воспроизводства и смертности. Их работы становятся все более доступными для советских исследователей, «лысенковщина» осуждена на научном уровне, а инакомыслие в науке уже не признается государственным злом. Работа П. А. Мантейфеля послужила началом генетического направления в изучении и объяснении изменений численности животных. Но в середине XX столетия еще не хватало знаний по генетическим эффектам разных типов спариваний, хотя уже признавалась положительная роль гетерозиготности в поддержании повышенной жизнеспособности и плодовитости особей (Перелешин, 1956). В более поздних обзорах, посвященных внутривидовой регуляции численности животных, идеи и статья П. А. Мантейфеля (1950) не упоминаются и не обсуждаются (Башенина, 1977; Шилов, 1977; Фолитарек, 1980; Роговин, Мошкин, 2007). Одной из вероятных причин не восприятия учеными П. А. Мантейфеля является его приверженность идеям модной в те годы «лысенковщины», постулаты которой об отсутствии внутривидовой борьбы, о необходимости мичуринского преобразования природы и др. приводятся в тексте рассматриваемой статьи. Они были отвергнуты научным сообществом, вместе с их сторонниками, поэтому некоторые перспективные гипотезы оказались скомпрометированными и забытыми.

Следующий шаг в развитии генетического направления в изучении механизмов динамики численности животных был сделан отечественным исследователем, сотрудником Биологического института СО АН СССР С. А. Абашкиным. В 1974 г. в журнале «Охота и охотничье хозяйство» № 3 под рубрикой «В порядке обсуждения» выходит его статья «Инбридинг и аутбридинг в природе». Подобно П. А. Мантейфелю он обращается к практике разведения домашних животных. При скрещивании родителей, принадлежащих к разным инбредным линиям, у потомков не только увеличивается гетерозиготность, но и проявляется т.н. гетерозис (как соматический, так и репродуктивный), благодаря которому они превосходят своих родителей по размерам и плодовитости. Одна из особенностей существования популяций диких животных – периодические изменения численно-

сти. При глубоком ее разрежении наблюдается «сильнейшая разрозненность особей всех видов». Потомки размножающихся пар оказываются изолированными пространством от других особей своего вида и вынуждены спариваться с родственниками, обитающими поблизости. Так формируются инбредные линии в природе. В дикой природе родственное скрещивание животных, подобно линиям домашних животных закрепляет определенные признаки, способствующие существованию в сложившихся условиях обитания.

Скрещивание инбредных линий, считает С. А. Абашкин, происходит при образовании свободных мест обитания. В Барабинской низменности обводненность территории периодически изменяется. Когда образуется много новых озер, ондатры выселяются из прежних местообитаний и заселяют появившиеся угодья. При этом встречаются родители, принадлежащие к разным инбредным линиям. Их потомки несут проявления соматического и репродуктивного гетерозиса и за счет резко повышенной плодовитости быстро увеличивают численность. Явления увеличения числа детенышей в пометах, ранней беременности самок, укрупнения особей часто наблюдали в первые годы акклиматизации ондатры. В Барабинской низменности аналогично происходят колебания численности водяной полевки и зайца беляка. Первая, как и ондатра увеличивается в числе в периоды наибольшей обводненности угодий, а подъемы численности зайца беляка, наоборот, отмечаются в годы расширения сухих территорий.

Переход от близкородственного скрещивания к скрещиванию инбредных линий характерен для наступления периода массового размножения, считает С. А. Абашкин. Однако причины снижения воспроизводства после достижения максимальной численности он трактует менее определенно: «Дальнейшее размножение гетерозиготных особей приводит к появлению разнообразных форм, большинство из которых менее приспособлено к определенным условиям среды, что таит в себе причину их гибели» (Абашкин, 1974, с. 17). Снижение воспроизводства в данном случае объяснимо особенностями гетерозиса. Известно, что он проявляется только в первом поколении, а в последующих – затухает (Иванова, Кравченко, 1967). Снижение приростов со временем, происходит из-за отмирания особей наиболее плодовитых поколений по причине старения их организма (Лобков, 2018). Менее плодовитые их потомки не могут компенсировать потерю, и численность населения, поэтому убывает. В конце фазы снижения численности вновь возрастает разобщенность особей, возникают условия для инбридинга и формирования инбредных линий.

С. А. Абашкин считает, что: «периодическую смену инбридинга аутбридингом следует рассматривать как фактор эволюции. В каждом из этих случаев генетические изменения популяции оказываются наиболее целесообразными для выживания вида. Они обеспечивают не только возможности наилучшего приспособления животных к конкретным условиям среды. При снижении численности популяций они циклически освобождаются от рецессивных мутаций, а при подъемах массовое поголовье поставляет материал для естественного отбора» (Абашкин, 1974, с. 17).

Заканчивая статью С. А. Абашкин пишет: «... существование вида в форме инбредных линий является, видимо, одним из факторов быстрого восстановления его численности на территориях, где наблюдается интенсивная элиминация. Это происходит путем естественного заселения освобожденных территорий инбридированными особями с последующей внутривидовой их гибридизацией. Описанное явление может быть использовано в охотничьем хозяйстве. Необходимость его теоретической и экспериментальной разработки очевидна» (Абашкин, 1974, с. 17).

Нам известна еще одна работа С. А. Абашкина (1976), опубликованная в Докладах II Всесоюзной конференции по поведению животных. В ней тезисно излагаются приведенные выше материалы. Автор распространяет свои выводы на других млекопитающих, считая, что чередование инбридинга, обусловленного социальным поведением с периодически возникающей гибридизацией между родителями, происходящими из разных инбредных линий, представляет собой одну из принципиальных моделей функционирования популяций.

Анализ современных материалов по экологии животных показывает правильность представлений П. А. Мантейфеля и С. А. Абашкина. Родственные спаривания учащаются не только

при глубоком разрежении плотности населения, но и на фазе увеличения численности у животных, ведущих оседлый образ жизни. Несмотря на то, что с нарастанием плотности населения увеличивается миграционная активность части молодых особей, другая их часть при благоприятных условиях остается в месте рождения и обеспечивает родственные спаривания между сибсами, детей с родителями и с соседями-родственниками. Так, взрослые крапчатые суслики (*Spermophilus suslicus* Guld.) в условиях хорошего обеспечения кормом и убежищами ведут оседлый образ жизни. Некоторые сеголетки поселяются поблизости от места рождения. Их количество увеличивается с ростом плотности населения, что установлено мечением особей (Лобков, 2016). При повышенной плотности малых сусликов (*S. pygmaeus* Pall.) в пределах выводковых участков поселялось от 52,7% до 81,5% сеголеток (Солдатова, 1966). 61% окольцованных серых сурков в течение 4 лет встречали повторно в 100 м от места мечения (Бибиков, 1980). В пределах одних и тех же участков 80% ондатр оставались 2 года (Корсаков, 1980). Большинство особей европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) регистрировалось повторно в радиусе 1–3 км (Тимофеева, 1985). Возможно, что именно по этой причине самцы косули нередко спариваются с дочерьми (Данилкин, 1999), а при недостатке взрослых секачей в размножении диких свиней (*Sus scrofa* L.) участвуют сеголетки, которые вследствие своих малых размеров могут спариваться только с сестрами (Волох, 2014). Так представления П. А. Мантейфеля и С. А. Абашкина о вероятности близкородственного спаривания животных в природных условиях оказались подтвержденными последующими исследованиями.

Негативное влияние инбредной депрессии сказывается на плодовитости уже во 2–3 поколениях у домашних свиней (Mc Phee et al., 1931), овец (Глембоцкий и др., 1956), диких кроликов (*Oryctolagus cuniculus* L.) (наши данные). Однако практика т.н. «освежения крови» не дала заметных результатов (Чесноков, 1989). Для увеличения приростов за счет повышения рождаемости необходимо проявление репродуктивного гетерозиса у потомков. Но, как показали наши исследования на крапчатом суслике, проявления гетерозиса возможны только в условиях разрушенной пространственной структуры при очень низкой плотности населения. В структурированных поселениях сусликов гетерозис не проявляется даже у потомков родителей, происходящих из разных инбредных линий (Лобков, 2011). А выпуски особей охотничьих видов из других популяций проводили в еще достаточно многочисленные структурированные группировки, что препятствовало проявлению репродуктивного гетерозиса даже у аутбредных особей. Кроме того, он проявляется только у особей первого поколения, поэтому увеличенные приросты могли наблюдаться в течение короткого времени пока жили и размножались плодовитые самки, поэтому часто оставались незамеченными охотоведами.

Согласно представлениям С. А. Абашкина (1974, 1976) для интенсификации размножения достаточно периодически глубоко сокращать плотность населения пространственных группировок, либо иными путями вызывать массовые переселения особей, происходящих из разных инбредных линий, в результате чего будут увеличиваться плодовитость их потомков, а, значит, и величина приростов. Известные случаи быстрого увеличения численности степного сурка (*Marmota bobak* Mull.), крапчатого и малого сусликов, ондатры, лося (*Alces alces* L.), других видов объясняются предшествующими глубокими разрежениями плотности населения или преобразованиями местообитаний (Лобков, 2016).

П. А. Мантейфель (1950) и С. А. Абашкин (1974, 1976) еще во второй половине XX столетия первыми обосновали гипотезу о механизмах внутривидовой регуляции численности диких животных, основанную на генетических эффектах разных типов спаривания. В отличие от гипотезы, предложенной Д. Кристианом (Christian, 1950) она является более универсальной, так как применима ко всем видам, размножающимся половым путем, в том числе птицам и рептилиям. Физиологическая регуляция воспроизводства и смертности, обусловленная стрессом, в природе происходит только у мелких млекопитающих, которые обитают в условиях высокой плотности населения и частых контактов между особями. С. А. Абашкин (1974) впервые обратил внимание

на явление гетерозиса, которое обуславливает временное повышение рождаемости в формирующихся пространственных группировках. В последние годы за рубежом появляются исследования, посвященные роли гетерозиготности и близкородственного скрещивания в популяциях диких животных. Переизданные нашим журналом статьи П. А. Мантейфеля и С. А. Абашкина напоминают о приоритете отечественных ученых в разработке генетического направления в изучении механизмов внутривидовой регуляции численности диких животных, основанных на генетических эффектах разных типов спаривания.

Литература

- Абашкин С. Инбридинг и аутбридинг в природе // Охота и охотничье хозяйство. – 1974. – № 3. – С. 16-17.
- Абашкин С. А. Поведение и организация популяций животных // Групповое поведение животных. Доклады II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1976. – С. 3-5.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. – М.: «Наука», 1977. – 354 с.
- Бибиков Д. И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. – М.: Наука, 1967. – 199 с.
- Веденьков Е. П., Реут Ю. А., Полищук И. К. Степной сурок в Аскании-Нова // Памяти профессора Александра Александровича Браунера (1857-1941). – Одесса: Астропринт, 1997. – С. 119-123.
- Волох А. М. Охотничьи звери степной Украины. Книга первая – Херсон: ФЛП Гринь Д. С. – 2014. – 411 с.
- Глембоцкий Я. Л. Использование инбридинга в племенной работе с тонкорунными овцами // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., – 1956. – Т. 61, вып. 4. – С. 23-36.
- Данилкин А. А. Олени (CERVIDAE). – М.: ГЕОС, 1999. – 552 с.
- Иванова О. А., Кравченко Н. А. Генетика. – М.: Изд-во «Колос», 1967. 415 с.
- Корсаков Г. К. Ондатра // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 259-271.
- Лобков В. А. Закономерности существования изолированных поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) в Северо-Западном Причерноморье. 2. Внутривидовая регуляция численности // Зоол. журн., 2011. Т. 90, № 3. – С. 342-350.
- Лобков В. А. Внутривидовая регуляция численности млекопитающих. – Одесса: Одесский университет имени И. И. Мечникова, 2016. – 237 с.
- Лобков В. А. О циклах и цикличности в динамике численности млекопитающих // Вестник охотоведения, 2018. – Т. 15, № 2. – С. 68-89.
- Лобков В. А. Об итогах и перспективах заповедного дела и сохранения редких видов животных и растений // Вісті Біосферного заповідника «Асканія Нова», 2019. – Т. 21. – С. 73-79.
- Мантейфель П. А. О близкородственном спаривании зверей в природных условиях // Каракулеводство и звероводство, 1950. – № 5. – С. 59-61.
- Перелешин С. Д. Основные вопросы охотничьего хозяйства СССР. – М.: Изд. МГУ, 1956. – 199 с.
- Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии, 2007. – Т. 68, № 4. – С. 244-267.
- Солдатова А. Я. Влияние плотности населения и погодных условий на характер передвижений малого суслика // Биол. науки., 1966. – № 1. – С. 37-42.
- Тимофеева Е. К. Косуля // Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 8. – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. – 224 с.
- Фолитарек С. С. Теоретические основы биотехнии и обзор работ Карасукской биотехнической станции // Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. – С. 8-81.
- Чесноков Н. И. Дикие животные меняют адреса. – М.: Мысль, 1989. – 219 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 261 с.
- Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. – 1950. – № 31(3). – P. 247-259.
- Mc. Phee H. S., Russel E. Z., Zeller J. An inbreeding experiment with Poland China swine – J. Hered. – 1931. – 22. – P. 383-403.

В. А. Лобков
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова

Поступила в редакцию 3.02.1920 г.