



УДК 599.323.4:591.552

ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS ARVALIS* PALLAS, 1779) ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ «ARVALIS» И «OBSCURUS» В ТЕСТЕ «ПЕРЕГОРОДКА»

С.А. Саблина^{1*}, Е.П. Тихонова¹ и И.В. Белозерцева²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: sve-sablina@yandex.ru

²Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет имени академика И.П. Павлова» Министерства здравоохранения Российской Федерации, ул. Л. Толстого 6-8, 197022 Санкт-Петербург, Россия.

РЕЗЮМЕ

Сравнение социального и индивидуального поведения самцов хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» 46-хромосомной обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) было выполнено с использованием теста «перегородка», в котором исключен прямой физический контакт и травмы животных, однако сохраняется возможность видеть, слышать и воспринимать запахи оппонента, находящегося за перегородкой. В экспериментах были использованы животные из лабораторных популяций (Зоологический институт РАН), ведущих начало от полевок, отловленных в зоне соприкосновения ареалов хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» (Владимирская область). На независимых группах были выполнены два блока тестов с использованием оппонентов конспецифичной и гетероспецифичной форм: «своего» ($N=28$ для формы «arvalis»; $N=32$ для формы «obscurus») и «чужого» ($N=31$ для обеих форм). Длительность теста – 10 мин. Поведение полевок (последовательность появления и длительность элементов поведения) регистрировали по видеозаписям с помощью программы «Ethograph» (версия 2.07, RITEC, Россия). Было обнаружено, что двигательная активность самцов формы «obscurus» значимо выше, чем у самцов формы «arvalis». Уровень тревожности, оцениваемый по количеству оставленных в экспериментальной установке фекальных болюсов, был выше у самцов формы «arvalis». Статистически значимых различий агрессивного поведения «arvalis» и «obscurus» (длительность и частота бросков на перегородку и грызение сетки) не было выявлено, однако самцы обеих форм характеризовались большей враждебностью по отношению к особям гетероспецифичной хромосомной формы. Полученные данные в целом согласуются с опубликованными нами ранее сведениями о различиях поведения самцов обыкновенных полевок: активно-наступательного – у хромосомной формы «obscurus» и пассивного избегания (затаивание) – у «arvalis».

Ключевые слова: социальное поведение, тест «перегородка», хромосомные формы *Microtus arvalis*

BEHAVIOR OF ARVALIS AND OBSCURUS CHROMOSOMAL FORMS OF COMMON VOLE (*MICROTUS ARVALIS* PALLAS, 1779) MALES IN THE PARTITION TEST

S.A. Sablina^{1*}, E.P. Tikhonova¹ and I.V. Belozertseva²

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb.1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: sve-sablina@yandex.ru

²Pavlov First Saint Petersburg State Medical University, Russian Ministry of Health, Lev Tolstoy str. 6–8, 197022 Saint Petersburg, Russia.

ABSTRACT

To compare the social and individual behaviors of common vole (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) chromosomal forms («arvalis» and «obscurus») the Partition test was performed using different compositions of opponents (conspecific

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

or heterospecific). Tests were performed in «arvalis» and «obscurus» males kept in animal facilities of the Zoological Institute (St. Petersburg, Russia). Laboratory populations originate from animals caught in the hybrid zone of these chromosome forms of voles (Vladimir region). Independent groups of animals were used for test with conspecific ($N=28$ for «arvalis» form; $N=32$ for «obscurus» form) and/or heterospecific ($N=31$ for both chromosomal forms) opponent. Test duration – 10 min. The behavior of animals (consequence and duration of behavioral elements) was registered by video films with special computer program «Ethograph» (ver. 2.07, RITEC, Russia). It was established that locomotor activity was greater in «obscurus» males. The level of anxiety estimated by amount of fecal boluses was higher in «arvalis» males. There were no differences in aggressive behavior of vole's chromosomal forms, though both «arvalis» and «obscurus» were more aggressive towards individuals of heterospecific chromosomal form. The results of the present study confirm our previously published assumption about different behavioral strategies of common vole's chromosomal forms: active-offensive for «obscurus» and passive avoidance (hiding behavior) for «arvalis».

Key words: social behavior, Partition test, chromosomal forms *Microtus arvalis*

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время большое внимание уделяется изучению хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» 46-хромосомной обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1779). Большая часть работ посвящена географическому местоположению и мониторингу естественной гибридной зоны (Мейер и др. [Meyer et al.] 1997; Малыгин [Malygin] 2009; Баскевич и др. [Baskevich et al.] 2009, 2016; Лавренченко и др. [Lavrenchenko et al.] 2009; Golenishchev et al. 2001; Булатова и др. [Bulatova et al.] 2010, 2015; Громов и др. [Gromov et al.] 2015; Миронова и др. [Mironova et al.] 2016), цитогенетическим и молекулярно-генетическим характеристикам животных (Малыгин [Malygin] 1974; Лавренченко и др. [Lavrenchenko et al.] 2009; Потапов и др. [Potapov et al.] 2010; Голенищев и Родченкова [Golenishchev and Rodchenkova] 2011; Миронова и др. [Mironova et al.] 2015; Булатова и др. [Bulatova et al.] 2016; Баскевич и др. [Baskevich et al.] 2016; Громов и др. [Gromov et al.] 2016; Tougard et al. 2013), исследованию размножения и гибридизации (Малыгин [Malygin] 1983, 2010; Малыгин и Пантелейчук [Malygin and Panteleichuk] 2003; Мейер и др. [Meyer et al.] 1972; Саблина и Голенищев [Sablina and Golenishchev] 2015, 2016). В то же время работ, посвященных изучению этологических особенностей хромосомных форм обыкновенной полевки, недостаточно (Зоренко и др. [Zorenko et al.] 1989; Зоренко [Zorenko] 1994; Котенкова и др. [Kotenkova et al.] 2006; Тихонов и Тихонова [Tikhonov and Tikhonova] 2004; Тихонова и др. [Tikhonova et al.] 2003, 2008; Саблина и Белозерцева [Sablina

and Belozertseva] 2012). Между тем сравнение поведения близкородственных форм обыкновенных полевок не только расширяет представления о видовых этологических особенностях, но может свидетельствовать о накоплении поведенческих различий у хромосомных форм в зоне их совместного обитания, способствуя тем самым пониманию эволюции таксономически близких форм.

Тест «перегородка» широко используется физиологами для изучения общительности, тревожности, агрессивного и полового поведения мышей (Кудрявцева [Kudryavtseva] 2002), являясь аналогом теста социального взаимодействия, оценивающего реакцию животного на партнера, но без прямого физического контакта. Оппоненты помещаются в разные отсеки экспериментального бокса, разделенного пополам перегородкой с отверстиями, позволяющей видеть, слышать и воспринимать запахи друг друга, но предупреждающей травмы и смертность в результате прямых агонистических взаимодействий. Тест также дает возможность оценивать двигательную активность и эмоциональность животных.

Ранее в экспериментах Г.Н. Тихоновой и коллег [Tikhonova et al.] (2008) был отмечен более высокий уровень агрессивности самцов обыкновенной полевки формы «arvalis» при вторжении чужака «своей» хромосомной формы на освоенную резидентом территорию вольера. Однако в наших экспериментах (Саблина и Белозерцева [Sablina and Belozertseva] 2012) при проведении тестов на нейтральной территории после короткого периода адаптации к условиям новизны, большую агрессивность по отношению к особям, находящимся в сетчатых боксах, проявляли

самцы формы «obscurus». В связи с этим представляется интересным дальнейшее исследование ситуативной агрессии у данных хромосомных форм обыкновенной полевки.

Целью настоящей работы было изучение реакции самцов обыкновенной полевки хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» на особей своей и близкородственной формы в тесте «перегородка», позволяющем одновременно оценивать поведение обоих свободно двигающихся оппонентов. Сравнение поведения хромосомных форм обыкновенной полевки может способствовать пониманию особенностей их взаимоотношений в природе и распределения в зоне гибридизации. Данное исследование также может послужить уточнению таксономического статуса хромосомных форм *Microtus arvalis*, поскольку «роль поведения особенно велика на начальных стадиях дивергенции, когда дифференциация форм, скорее всего, идет не по морфологическим, а по поведенческим признакам» (Зоренко [Zorenko] 1990).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Животные

Работа выполнена в виварии ЗИН РАН с сентября 2012 г. по декабрь 2014 г. В экспериментах использовали самцов обыкновенных полевок в возрасте от 6 до 12 месяцев из лабораторных популяций, ведущих начало от животных, отловленных во Владимирской области (пос. Алексеевское – форма «arvalis» и пос. Шевинское – форма «obscurus»). Полевок содержали парами или небольшими семейными группами в стеклянных садках (50 x 25 x 30 см, $L \times W \times H$) с подстилочным материалом – опилками и сеном. Для кормления использовали стандартный рацион – овес, морковь, свеклу, траву (в летнее время). В помещении поддерживали световой режим 12 ч день/12 ч ночь. Перед тестом (в течение 10 дней) самцов содержали в индивидуальных боксах (цилиндр $d=15$ см, $h=25$ см), что позволяло снять предшествующий опыт групповых взаимоотношений у тестируемых животных.

Экспериментальная установка и процедура выполнения теста

Экспериментальный бокс из стекла (50 × 25 × 30 см, $L \times W \times H$) был разделен сетчатой

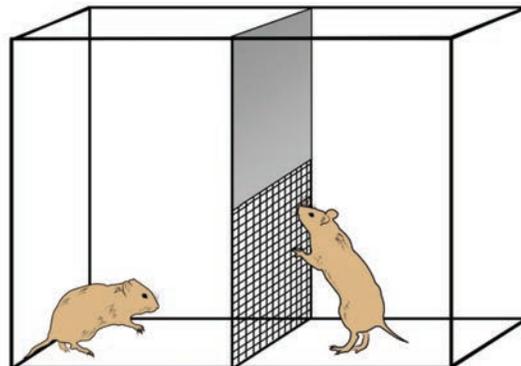


Рис. 1. Экспериментальный бокс для выполнения теста «перегородка».

Fig. 1. Experimental box for Partition test.

перегородкой на два равных отсека (Рис. 1). Тесты проводили в период утренней активности с 9 до 12 ч, пары формировали из самцов, близких по возрасту и размеру. Оппонентов одновременно помещали в противоположные отсеки бокса и в течение 10 мин записывали их поведение на видеокамеру (*Samsung, Full HD 1920x1080*). После каждого теста подсчитывали количество оставленных фекальных болюсов и мочевых точек, а затем поверхности бокса тщательно обрабатывали раствором $KMnO_4$ для устранения посторонних ольфакторных сигналов. Тесты с использованием «своего» (конспецифичной формы) и «чужого» (гетероспецифичной формы) оппонентов, находящихся за сетчатой перегородкой, были выполнены на независимых группах животных: самцах формы «arvalis» ($N=28$ – для ситуации «свой»; $N=31$ – для ситуации «чужой») и самцах формы «obscurus» ($N=32$ – для ситуации «свой»; $N=31$ – для ситуации «чужой»).

Регистрация поведения

Поведение полевок, находящихся за перегородкой, последовательно тестировали по видеозаписям с помощью программы «Ethograph» (версия 2.07, RITEC, Россия). Регистрировали последовательность появления и длительность следующих элементов/комплексов поведения: двигательной активности (бег, ходьба, вертикальные стойки, «циркуляция» – бег по кругу малого диаметра, рытье, «патрулирование» – перемеще-

ние вдоль перегородки); социального поведения – исследование партнера (принюхивание и сидение у сетки друг напротив друга) и агрессивные реакции (броски на сетку, грызение сетки, противостояние, вибрация хвостом); комфортного поведения (груминг и чесание); статичного поведения (сидение около сетки без ориентации на партнера и сидение в углах бокса).

Статистический анализ

Обработку полученных в эксперименте данных выполняли с использованием программы *SigmaPlot 12.5* (*Systat Software Inc.*, США). Все анализируемые показатели (абсолютная длительность и частота ряда элементов/комплексов поведения) не прошли проверку на нормальность распределения ($p < 0.05$, *тест Шапиро-Уилка*), поэтому двухфакторный дисперсионный анализ (*two-way ANOVA*) выполняли на ранжированных данных. Оценивали влияние факторов «Форма» (2 уровня – «*arvalis*» и «*obscurus*») и «Оппонент»

(2 уровня – «свой» и «чужой»), а также их взаимодействия. *Post-hoc* сравнения проводили используя *тест Бонферрони*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Двигательная активность

Длительность горизонтальных перемещений различалась у полевок разных хромосомных форм ($F_{1,118} = 9,37$; $p < 0.005$ – для фактора «Форма»), однако принадлежность оппонента к «своим» или «чужим» не влияла на уровень локомоции ($F_{1,118} = 0,005$; $p = 0,94$ – для фактора «Оппонент»; $F_{1,118} = 0,09$; $p = 0,76$ – для взаимодействия факторов). Представители формы «*obscurus*» двигались больше ($p > 0,05$) при нахождении за перегородкой «чужого» оппонента (Рис. 2А), а в ситуации, когда за перегородкой был «свой», эти различия только приближались к уровню значимости ($p = 0,056$, *тест Бонферрони*). Длительность патрулирования вдоль перегородки не отличалась ($p = 0,23$)

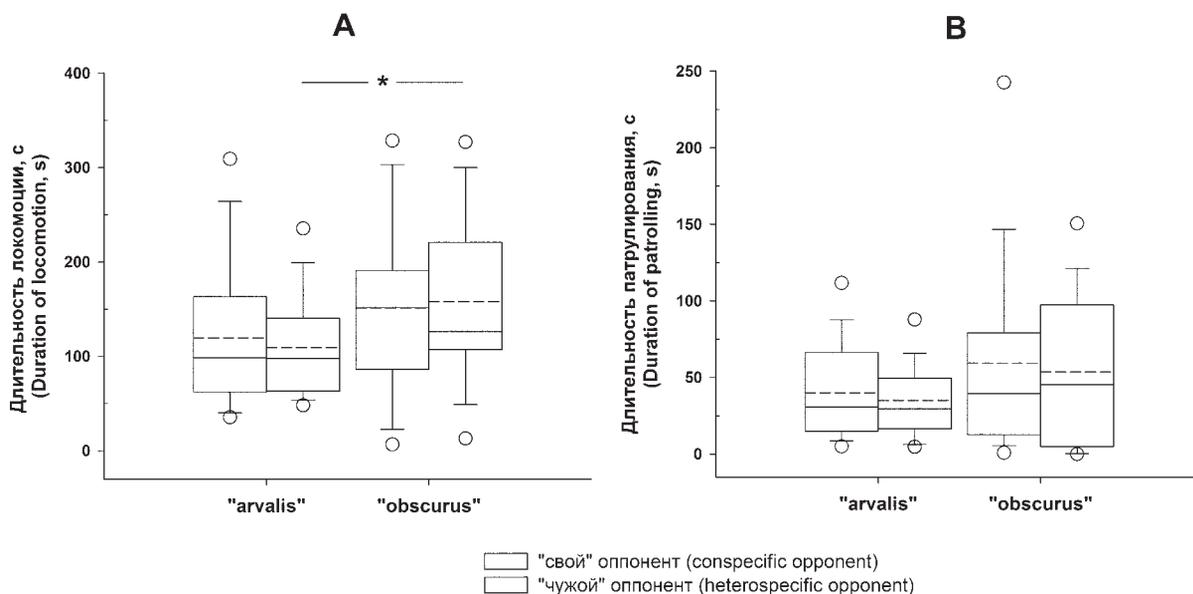


Рис. 2. Двигательная активность полевок: А – длительность локомоция; В – длительность патрулирования перегородки. Данные представлены в виде блочных диаграмм – «ящиков с усами», отражающих в центре ящиков среднее значение (*пунктирная линия*) и медиану (*сплошная линия*); 25%/75% квартили (*нижняя и верхняя кромки ящика*), 10-й и 90-й (*нижняя и верхняя засечки усов*) и 5-й и 95-й процентиля (*точки*). $N=28-32$ для каждой группы. * $p < 0.05$ (*тест Бонферрони*).

Fig. 2. Motor activity of voles: A – duration of locomotion; B – duration of patrolling near the partition. The data are presented as box-and-whiskers diagram, where boxes show the mean (*dotted line*), median (*solid line*) and 25th/75th quartiles; and whiskers – the 10th and 90th percentile; dots indicate 5th and 95th percentile. $N=28-32$ for each group. * $p < 0.05$ (*Bonferroni test*).

у полевок разных хромосомных форм (Рис. 2Б), хотя соотношение показателей было схожим с таковым для локомоции. Полученные результаты подтверждают обнаруженные ранее особенности поведения данных хромосомных форм. Так, в работе Г.Н. Тихоновой и др. [Tikhonova et al.] (2008), наблюдавших за полевками в вольерах, отмечено, что самцы формы «arvalis», впервые попадая на незнакомую территорию, более пугливы и менее подвижны, чем самцы «obscurus». В наших предыдущих экспериментах (тест предпочтения запаха экскретов, тест предпочтения особи, «открытое поле»), также была отмечена бóльшая подвижность и меньшая тревожность самцов формы «obscurus». В тесте «открытое поле» самцы формы «obscurus» меньше находились в углах установки, чаще выходили в центр поля и проводили там значимо больше времени, чем представители формы «arvalis» (Саблина и

Белозерцева [Sablina and Belozertseva] 2012). На основании полученных данных и с учетом результатов ранее выполненных экспериментов, можно утверждать, что в условиях умеренного стресса (новизна обстановки) самцы формы «obscurus» более активны. Можно также предположить, что в природных условиях, где системы троп животных в значительной степени перекрываются, активные представители хромосомной формы «obscurus» могут лидировать в индивидуализации участков обитания, ограничивая перемещения полевок формы «arvalis» и вытесняя их.

Эмоциональность

Принято считать, что уровень тревожности животного положительно связан с индексом эмоциональности – количеством фекальных болюсов, оставляемых животным в необычной

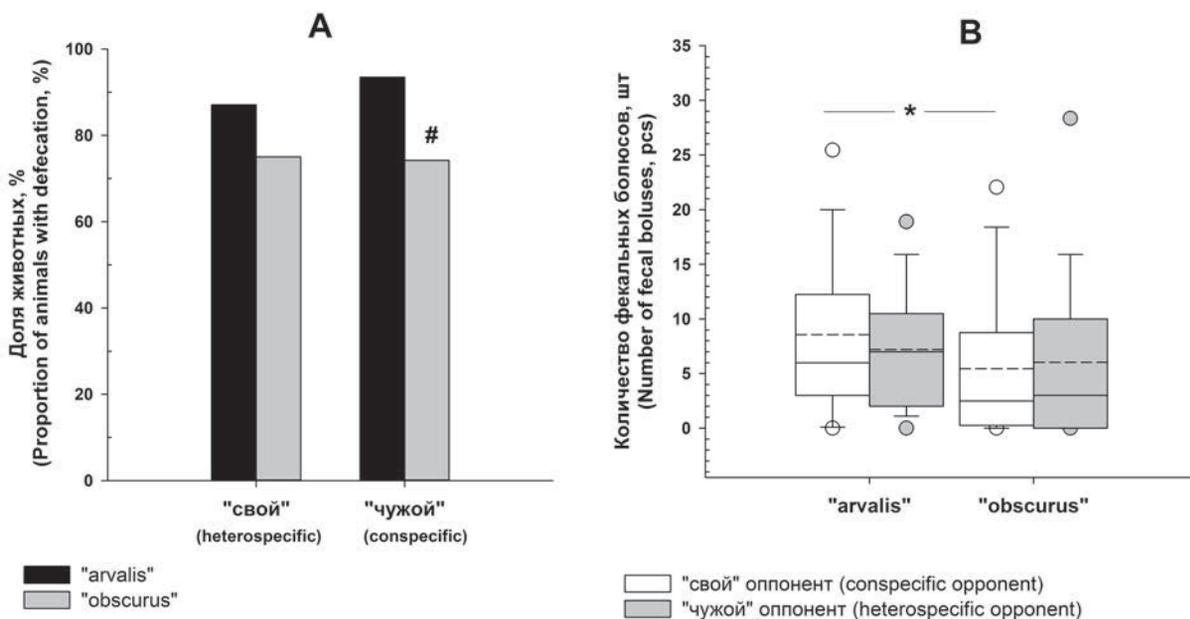


Рис. 3. «Эмоциональность» полевок: А – доля животных (%), оставивших фекальные болюсы; В – количество фекальных болюсов. Данные (В) представлены в виде блочных диаграмм – «ящичков с усами», отражающих в центре ящичков среднее значение (пунктирная линия) и медиану (сплошная линия); 25%/75% квантили (нижняя и верхняя кромки ящичка), 10-й и 90-й (нижняя и верхняя засечки усов) и 5-й и 95-й процентиля (точки). N=30–32 для каждой группы. # – $p < 0.05$ (точный критерий Фишера) от соответствующего показателя формы «arvalis»; * – $p < 0.05$ (тест Бонферрони).

Fig. 3. Emotionality of male voles: A – the proportion of defecated animals (%); B – number of fecal boluses. The data (B) are presented as box-and-whiskers diagram, where boxes show the mean (dotted line), median (solid line) and 25th/75th quartiles; and whiskers – the 10th and 90th percentile; dots indicate 5th and 95th percentile. N=28–32 for each group. # $p < 0.05$ (Fisher exact test) form «arvalis»; * $p < 0.05$ (Bonferroni test).

обстановке (Hall 1934). В тесте «перегородка» доля особей, у которых отмечена дефекация, была меньше у представителей формы «obscurus» (Рис. 3А): получены значимые различия для ситуации «чужой» оппонент ($p < 0.05$, *точный тест Фишера*) и близкие к таковым ($p = 0.085$), когда за перегородкой находился представитель «своей» формы. Двухфакторный дисперсионный анализ выявил значимое влияние фактора «Форма» ($F_{1,118} = 7,28$; $p < 0,01$) на количество оставленных за время теста фекальных болюсов (Рис. 3В). При этом в ситуации взаимодействия как со «своим», так и с «чужим» оппонентом ($p < 0.01$ и $p = 0.085$ соответственно, *тест Бонферрони*), количество оставленных болюсов было больше у представителей формы «arvalis».

Таким образом, можно предположить большую социальную тревожность самцов формы «arvalis» при получении визуальных, ольфакторных и акустических сигналов от незнакомого самца. Полученные показатели соответствуют установленной ранее обратной зависимости тревожности и исследовательского поведения у мышей (Кудрявцева [Kudryavtseva] 2002).

Социальное поведение

Длительность обнюхивания перегородки была значимо больше в случае, когда за ней находился «чужой» оппонент ($F_{1,118} = 22.43$; $p < 0.001$ – для фактора «Оппонент»), причем данную тенденцию наблюдали у представителей обеих хромосомных форм (Рис. 4А), которые в целом не различались по уровню исследования перегородки ($F_{1,118} = 1.36$; $p = 0.25$ – для фактора «Форма»; $F_{1,118} = 1.52$; $p = 0.22$ – для взаимодействия факторов «Форма» и «Оппонент»). Находясь в равных условиях на нейтральной территории, самцы форм «arvalis» и «obscurus» демонстрировали сходные уровни агрессии. Суммарное количество бросков на сетку и эпизодов ее грызения значимо не различалось, хотя и было несколько большим у формы «obscurus» в тестах с «чужим» оппонентом (Рис. 4С). В то же время близко к значимому ($F_{1,118} = 2.83$; $p = 0.095$) было влияние фактора «Оппонент» на суммарную длительность элементов агрессивного поведения (Рис. 4В), что может отражать большую враждебность самцов «arvalis» и/или «obscurus» по отношению к особям другой хромосомной формы. Ранее в тестах с предъявля-

нием оппонентов в сетчатых боксах (Саблина и Белозерцева [Sablina and Belozertseva] 2012) была выявлена большая суммарная длительность элементов агрессивного поведения у самцов формы «obscurus». Они активнее бегали вокруг садка с оппонентом, чаще совершали броски на него, залезали на крышу и/или грызли его стенки.

В то же время в экспериментах Г.Н. Тихоновой и коллег [Tikhonova et al.] (2008) было обнаружено, что самцы формы «arvalis» в условиях вольера более агрессивны при вторжении чужака своей формы на освоенную ими территорию. Более выраженная агрессия–защита формы «arvalis» также отмечена в тестах социального взаимодействия с восточноевропейской полевкой (Зоренко [Zorenko] 1984), в которых полевки «arvalis» старались избегать столкновений, больше угрожали и принимали защитные стойки еще до начала активных действий партнера. Амбивалентное поведение и упреждающая демонстрация защитных поз могут свидетельствовать о большей тревожности животных. Различия условий проведения вышеупомянутых тестов затрудняют сравнение их результатов с данными, полученными в нашем исследовании, поскольку именно условия определяют выраженность агрессивного поведения, которая может существенно меняться в зависимости от территории (домашняя или нейтральная), вида/формы оппонента и прочих факторов.

По классификации, предложенной В.С. Громыным [Gromov] (2008) на основе территориального распределения и социального поведения, у грызунов выделяют четыре сезонно-динамических типа пространственно-этологической структуры популяций: тип I – виды с системой обособленных индивидуальных участков обитания, тип II – виды с системой агрегаций индивидуальных участков, тип III – виды со слабо консолидированными семейными группами; тип IV – виды со структурированными семейными группами. В соответствии с данной классификацией обыкновенную полевку относят к III типу, т. е. к видам, имеющим систему индивидуальных и семейно-групповых участков обитания и характеризующихся слабыми парными связями и выраженной конкуренцией самцов за рецептивных самок в сезон размножения. Это косвенно свидетельствует о высоком уровне подвижности самцов данного вида полевок, а активность и подвижность в целом определяют конкурентоспособность (Montgomery 1978; Banks

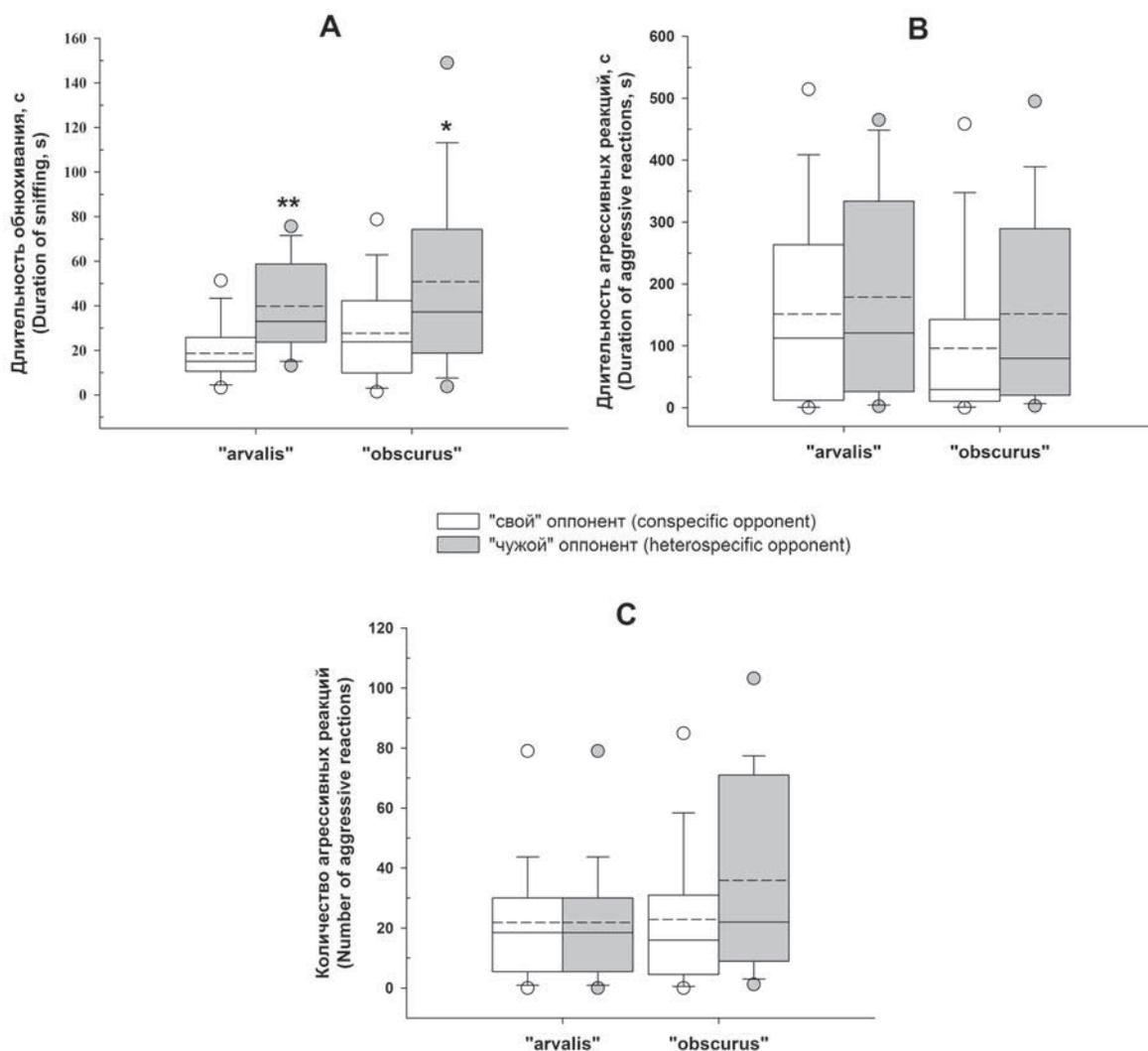


Рис. 4. Социальное поведение полевок: А – длительность обнюхивания перегородки; В – длительность агрессивных реакций – бросков на перегородку и грызения сетки; С – количество эпизодов агрессии. Распределение длительности/количества элементов поведения представлено в виде блочных диаграмм – «ящичков с усами», отражающих в центре ящичков среднее значение (*пунктирная линия*) и медиану (*сплошная линия*); 25%/75% квантили (*нижняя и верхняя кромки ящичка*), 10-й и 90-й (*нижняя и верхняя засечки усов*) и 5-й и 95-й процентиля (*точки*). $N=28-32$ для каждой группы. * $p<0.05$; ** $p<0.01$ (*тест Бонферрони*) от соответствующей группы при взаимодействии со «своим» оппонентом.

Fig. 4. Social behavior of voles: А – duration of partition sniffing; В – duration of aggressive reactions – throws on the partition and gnawing the mesh; С – number of episodes of aggression. The data are presented as box-and-whiskers diagram, where boxes show the mean (*dotted line*), median (*solid line*) and 25th/75th quartiles; and whiskers – the 10th and 90th percentile; dots indicate 5th and 95th percentile. $N=28-32$ for each group. * $p<0.05$ (*Bonferroni test*) from the corresponding group during interaction with conspecific opponent.

et al. 1979; Randall 1978) и репродуктивный успех. Учитывая отмеченную в нашей работе большую подвижность самцов формы «obscurus», можно предположить, что они будут лидировать во взаимодействии с представителями формы «arvalis».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в настоящем исследовании данные в целом согласуются с представленными ранее (Саблина и Белозерцева [Sablina and Belozertseva] 2012), когда по результатам нескольких тестов были сделаны выводы о разных стратегиях поведения самцов обыкновенных полевков: активно-наступательной – у формы «obscurus» и пассивного избегания (затаивания) – у формы «arvalis».

В тесте «перегородка» у самцов формы «obscurus» наблюдалась большая двигательная активность, а у самцов представителей формы «arvalis» – более выражена социальная тревожность. В целом обнаруживаемые различия поведения позволяют предположить доминирование самцов полевков формы «obscurus» над самцами формы «arvalis» в зонах контактов в природных условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Ф.Н. Голенищеву за предоставленную возможность проведения экспериментов, В.Г. Маликову – за помощь в содержании животных, А.А. Тихоновой – за участие в подготовке рукописи, Т.М. Саблиной – за работу с рисунками. Данное исследование было выполнено в рамках госзадания Зоологического института РАН (№ 0125-2016-004) и при частичной поддержке РФФИ № 16-04-00983-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Banks E.M., Huck U.W. and Mankovich N.J. 1979.** Interspecific aggression in captive male lemming. *Animal Behaviour*, 27(4): 1014–1021.
- Baskevich M.I., Potapov S.G., Okulova N.M., Sapelnikov S.F., Vlasov A.A., Oparin M.L., Mironova T.A. and Avilova E.A. 2009.** To distribution and variability of sibling species of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae) in Central Black Earth Region based on chromosome and molecular-genetic data. *Zoologicheskii zhurnal*, 88(4): 473–487. [In Russian].
- Baskevich M.I., Mironova T.A., Krivonogov D.M. and Cherepanova E.V. 2016.** Study of the parapatric contact zone and hybridization between 46-chromosomal forms *Microtus arvalis* s.l. (Rodentia, Arvicolinae) in Eastern Europe based on chromosomal typing of new discoveries in Nyzhny Novgorod region. Theriofauna of Russia and adjacent territories. International Conference X Congress of Russian Theriological Society RAS (1–5 February 2016, Moscow). KMK scientific press, Moscow: 36. [In Russian].
- Bulatova N.Sh., Golenishchev F.N., Kovalskaia Yu.M., Emelianova L.G., Bystrakova N.V., Pavlova S.V., Nadzhafova R.S. and Lavrenchenko L.A. 2010.** Cytogenetic study of the parapatric contact zone between two 46-chromosomal forms of the common vole in European Russia. *Genetika*, 46(4): 502–508. [In Russian].
- Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A., Pavlova S.V., Gromov A.R., Kostin D.C., Potapov S.G. and Golenishchev F.N. 2015.** Delimitation of species and hybridization in contact zone based on three cytotypes of common vole (*Microtus arvalis* group) on Russian Plain. The structure of mammalian species. Scientific conference 21–23 October 2015, Moscow. KMK scientific press, Moscow: 23. [In Russian].
- Bulatova N.Sh., Gromov A.R., Kostin D.C. and Lavrenchenko L.A. 2016.** Karyomorphs *arvalis* and *obscurus* of common vole as genetic species. Theriofauna of Russia and adjacent territories. International Conference X Congress of Russian Theriological Society RAS (1–5 February 2016, Moscow). KMK scientific press, Moscow: 61. [In Russian].
- Golenishchev F.N., Meyer M.N. and Bulatova N.Sh. 2001.** The hybride zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 289: 89–94.
- Golenishchev F. N. and Rodchenkova E.N. 2011.** Transgression of genetic markers in contact zone between two chromosomal forms of common vole *Microtus arvalis* in the Vladimir region. Theriofauna of Russia and adjacent territories (IX Congress of Russian Theriological Society). Materials of International Conference 1–4 February 2011, Moscow. KMK scientific press, Moscow: 116. [In Russian].
- Gromov V.S. 2008.** Regional and ethological structure of rodent's populations. KMK scientific press, Moscow, 581p. [In Russian].
- Gromov A.R., Bulatova N.Sh., Potapov S.G., Kostin D.C. and Lavrenchenko L.A. 2015.** Study of the hybride zone between 46-Chromosomal Forms of common vole in the Vladimir region. The structure of mammalian species. Scientific conference 21–23 October 2015, Moscow. KMK scientific press, Moscow: 29. [In Russian].
- Gromov A.R., Bulatova N.Sh., Potapov S.G., Kostin D.C., Mironova T.A., Krivonogov D.M., Shchegolkov A.V. and Lavrenchenko L.A. 2016.** Introgression of mitochondrial and nuclear markers in

- the hybride zone between semispecies of common vole. Theriofauna of Russia and adjacent territories. International Conference X Congress of Russian Theriological Society RAS (1–5 February 2016, Moscow). KMK scientific press, Moscow: 95. [In Russian].
- Hall C.S. 1934.** Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, **18**: 385–403.
- Kotenkova E.V., Golenishchev F.N., Bulatova N.Sh., Ambaryan A.V., Petkova K. and Lipina N.S. 2006.** Role of smell in choosing the sexual partner based on voles of “*arvalis*” group. Population ecology of animals. Materials of International Conference “Problems in population ecology of animals”. Tomsk: 140–142. [In Russian].
- Kudryavtseva N.N. 2002.** Application of the «Partition» test in behavioural and pharmacological experiments. *Russian Journal of Physiology* (formerly I.M. Sechenov Physiological Journal), **88**(1): 90–105. [In Russian].
- Lavrenchenko L.A., Potapov S.G., Bulatova N.Sh. and Golenishchev F.N. 2009.** A genetic study of natural hybridization between two forms of the common vole (*Microtus arvalis*) with the use of molecular and cytogenetic methods. *Doklady Biological Sciences*, **426**(1): 222–224. [In Russian].
- Malygin V.M. 1974.** A comparative morphometric analysis of karyotypes in two geographical forms of 46-chromosome common vole *Microtus arvalis*. *Zoologicheskii zhurnal*, **53**(5): 769–777. [In Russian].
- Malygin V.M. 1983.** Systematics of common voles. Moscow, 207 p. [In Russian].
- Malygin V.M. 2009.** Zoogeographical factor in evolution of voles («*arvalis*» group). In: Modern problems in zoo- and philogeography of mammals. Materials of Conference 15–29 мая 2009, Penza. Moscow: 52. [In Russian].
- Malygin V.M. 2010.** Review on taxonomic status of two karyomorphs of common vole (*Microtus arvalis*) based on results of experimental hybridization. In: materials of conference “Species integrity of mammals (isolation barriers and hybridization)”. KMK scientific press, Moscow: 55. [In Russian].
- Malygin V.M. and Panteleichuk Santos Luis T.M. 2003.** Efficiency of reproductive isolation mechanisms in six species of common voles (*Microtus*, *Rodentia*). In: Problems of evolution. 5. Vladivostok: 198–206. [In Russian].
- Meyer M.N., Orlov V.N. and Skholl E.D. 1972.** Sibling species in the group *Microtus arvalis* (*Rodentia*, *Cricetidae*). *Zoologicheskii zhurnal*, **51**(5): 724–738. [In Russian].
- Meyer M.N., Golenishchev F.N., Bulatova N. Sh. and Artobolevskiy G.V. 1997.** On distribution of two *Microtus arvalis* chromosomal forms in European Russia. *Zoologicheskii zhurnal*, **76**(4): 487–493. [In Russian].
- Mironova T.A., Baskevich T.A., Krivonogov D.M., Potapov S.G. and Lavrenchenko L.A. 2015.** Dynamics of development and ways of formation of isolating mechanisms in uneven-aged hybrid zones (based on example of common voles in supra-specific complex *Microtus arvalis*). The structure of mammalian species. Scientific conference 21–23 October 2015, Moscow. KMK scientific press, Moscow: 58. [In Russian].
- Mironova T.A., Baskevich T.A., Krivonogov D.M. and Lavrenchenko L.A. 2016.** Intensity of gene flow and structure of hybrid populations of common voles in supra-specific complex *Microtus arvalis*. Theriofauna of Russia and adjacent territories. International Conference X Congress of Russian Theriological Society RAS (1–5 February 2016, Moscow). KMK scientific press, Moscow: 267. [In Russian].
- Montgomery W.I. 1978.** Intra- and interspecific interactions of *Apodemus sylvaticus* L. and *A. flavicollis* Melchoir under laboratory conditions. *Animal Behaviour*, **26**(4): 1247–1254.
- Potapov S.G., Bulatova N. Sh., Lavrenchenko L.A. and Golenishchev F.N. 2010.** Molecular and genetic characteristics of natural hybridization zone of two common voles (*Microtus arvalis*) forms in the Vladimir region. Materials of conference «Species integrity of mammals (isolation barriers and hybridization)». KMK scientific press, Moscow: 68. [In Russian].
- Randall J.A. 1978.** Behavioral mechanisms of habitat segregation between sympatric species of *Microtus*: habitat preference and interspecific dominance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **3**(2): 187–202.
- Sablina S.A. and Belozertseva I.V. 2012.** Behavior of *arvalis* and *obscurus* chromosomal forms of common vole (*Microtus arvalis*) males in tests of olfactory preference and open field. *Zoologicheskii zhurnal*, **91**(2): 208–218. [In Russian].
- Sablina S.A. and Golenishchev F.N. 2015.** Effect of partial blocking of gene flow between geographically removed karyomorphs *Microtus arvalis*. The structure of mammalian species. Scientific conference 21–23 October 2015, Moscow. KMK scientific press, Moscow: 72. [In Russian].
- Sablina S.A. and Golenishchev F.N. 2016.** Formation of reproductive isolation between geographically removed karyomorphs *Microtus arvalis*. Theriofauna of Russia and adjacent territories. International Conference X Congress of Russian Theriological Society RAS (1–5 February 2016, Moscow). KMK scientific press, Moscow: 369. [In Russian].
- Tikhonov I.A. and Tikhonova G.N. 2004.** The Role of Olfaction, Sight, and Vibrissal Sense in the Exploratory Behavior of *Microtus arvalis* s.l. Sibling Species. *Zoologicheskii zhurnal*, **83**(5): 1–8. [In Russian].
- Tikhonova G.N., Tikhonov I.A., Davydova L.V. and Osipova O.V. 2003.** Intraspecific relationships between Sibling Species of the Common Vole under Ex-

- perimental Conditions. *Zoologicheskii zhurnal*, **82**(8): 986–997. [In Russian].
- Tikhonova G.N., Tikhonov I.A. and Osipova O.V. 2008.** Some features *Microtus arvalis arvalis* and *Microtus arvalis obscurus* behavior in family groups in experiment. *Biology bulletin*, **5**: 561–568. [In Russian].
- Tougard Chr., Montuire S., Volobouev V., Markova E., Contet Ju., Aniskin V. and Quere J.-P. 2013.** Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **108**: 434–452.
- Zorenko T.A. 1984.** Social behavior in the sibling species of the common vole in relation to intra- and interspecific competition. In: N.A. Sloka (Ed.). Faunistic, ecological and ethological studies of animals of the Latvian SSR. Riga: 167–192. [In Russian].
- Zorenko T.A. 1990.** Ethological analysis in rodents systematics based on example of voles of Microtini tribe from USSR fauna. Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Leningrad, 41p. [In Russian].
- Zorenko T.A. 1994.** Ethology In: V.E. Sokolov and N.V. Bashenina (Eds.). Common Vole: The Sibling-Species. Nauka, Moscow: 299–320. [In Russian].
- Zorenko T.A., Zakharov K.V. and Berezina R.Yu. 1989.** Exploratory behavior of voles: taxonomical and microevolution aspects of problem. In: T.A. Zorenko (Ed.). Actual problems of Zoology. Riga: 57–110. [In Russian].

Представлена 19 января 2017; принята 25 апреля 2017.