



УДК 599.323.4:591.552

## Поведение самцов обыкновенной полевки хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» в тесте форсированного плавания

С.А. Саблина<sup>1\*</sup> и И.В. Белозерцева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт Российской Академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: sve-sablina@yandex.ru

<sup>2</sup>Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет имени академика И.П. Павлова Минздрава России, ул. Л. Толстого 6–8, 197022 Санкт-Петербург, Россия

### РЕЗЮМЕ

Для определения различий реакции на физический стресс хромосомных форм обыкновенной полевки в тесте форсированного плавания оценивали поведение половозрелых (6–12 месяцев) самцов «arvalis» и «obscurus» из лабораторных популяций. Во время теста полевок аккуратно помещали в стеклянные цилиндры ( $d=12$  см,  $h=20$  см), заполненные водой ( $h=15$  см;  $24\pm 1^\circ\text{C}$ ), и в течение 6 мин записывали их действия на видеокамеру для последующей регистрации поведения (Ethograph, ver. 2.7, RITEC, Россия). Сравнивали продолжительность ряда элементов: плавание и гребля (ориентирование); дрейфование (неподвижность) и клаймбинг – залезание на стенку (избавление). Было выполнено 2 серии экспериментов (в мае 2016 и в июне 2017 гг.) с использованием независимых групп: «arvalis» ( $N=9$  для каждого года) и «obscurus» ( $N=9$  и  $N=22$  по годам, соответственно). Представители хромосомных форм обыкновенной полевки существенно различались по реакции на стрессовую ситуацию. Более 35% самцов формы «obscurus» не смогли завершить тест, его прекращали в среднем через 3 мин во избежание гибели животных. Напротив, все полевки формы «arvalis» выполнили тест (значимые различия по точному критерию Фишера). Самцы «arvalis» дольше пытались выбраться из цилиндра ( $F(1.14)=3.5$ ;  $P=0.08$  – для первой,  $F(1.20)=15.6$ ;  $P<0.001$  – для второй серии эксперимента), меньше демонстрировали плавание и греблю (значимо в первой серии эксперимента –  $F(1.14)=14.3$ ;  $P<0.005$ ), меньше находились в неподвижном состоянии (значимо во второй серии эксперимента –  $F(1.20)=6.1$ ;  $P<0.001$ ). Полученные результаты свидетельствуют о существенных отличиях поведенческой реакции полевок двух хромосомных форм на стресс. В тесте форсированного плавания самцы «arvalis» демонстрируют большую выносливость, включая большую длительность активных попыток избегания по сравнению с самцами «obscurus». В дальнейшем следует оценить реакции хромосомных форм *Microtus arvalis* на другие стрессовые факторы и на водную среду в целом. Последнее может играть важную роль в миграции полевок при встрече водных преград в естественной среде обитания.

**Ключевые слова:** обыкновенная полевка, поведение, стресс, тест форсированное плавание, хромосомные формы, *Microtus arvalis*

## Behavior of “arvalis” and “obscurus” chromosomal forms of common vole males in the forced swim test

S.A. Sablina<sup>1\*</sup> and I.V. Belozertseva<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Paolov First Saint Petersburg State Medical University, Russian Ministry of Health, Lev Tolstoy Str. 6–8, 197022 St. Petersburg, Russia

### ABSTRACT

To determine the difference in stress response between two chromosomal forms of a common vole, the “arvalis” and “obscurus”, the behavior of adult (6–12 months) lab-born vole males were evaluated in a forced swim test. During the test, they were carefully placed into glass cylinders (d=12 cm, h=20 cm) filled with water (h=15 cm, 24±1°C) and remained there for up to 6 min. Their behavioral patterns were video recorded and continuously monitored (Ethograph, ver. 2.7, RITEC, Russia) to document the duration of swimming and paddling (orientation), floating (immobility) and climbing (escape). Two series of experiments were performed, in May 2016 and June 2017, with independent groups: “arvalis” (N=9 each year) and “obscurus” (N=9 and 22 each year, respectively). The «arvalis» and «obscurus» significantly differed in their responses to the stress test. Over 35% of obscurus males (2 of 9 in 2016 and 9 of 22 in 2017) failed to complete the test, within 3 min these animals had to be rescued to prevent drowning (significant differences from “arvalis” according to Fisher’s exact test). “Arvalis” voles displayed higher duration of escape attempts (F(1.14)=3.5; P=0.08 – for first; F(1.20)=15.6; P<0.001 – for second series of experiment), shorter duration of swimming and paddling (significantly in the first series – F(1.14)=14.3; P<0.005), and shorter duration of immobility (significantly in the second series – (F(1.20)=6.1; P<0.001). The results suggest that two chromosomal forms of common vole have major differences in stress response behavior. In the forced swim test, the “arvalis” voles are displaying higher endurance, associated with active escape behavior, when compared to “obscurus” animals. Further studies need to address their responses to other stress paradigms and to water environment, in general. The latter may play a major role in vole migration when they meet water barriers in their natural environment.

**Key words:** common vole, behavior, stress, forced swim test, chromosomal forms, *Microtus arvalis*

### ВВЕДЕНИЕ

У обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas, 1779 (2n=46) выделяют две формы, отличающиеся строением 6 пар мелких аутосом («arvalis» NF = 84, «obscurus» NF = 72) и морфологией Y хромосомы (Малыгин [Malygin] 1974). Разные авторы в разное время считали их: формами спорного таксономического ранга (Орлов и Малыгин [Orlov and Malygin] 1969; Мейер и др. [Meyer et al.] 1972, 1997); формами, находящимися на стадии хромосомного видообразования (Загороднюк [Zagorodnyuk] 1990) и видового становления (Малыгин [Malygin] 2010); хромосомными расами (Котенкова и Вознесенская [Kotenkova and Voznessenskaya] 2005); полувидами (Потапов и др. [Potapov et al.] 2007); видами (Macdonald 2002; Потапов и др. [Potapov et al.] 2010); генетическими видами

(Булатова и др. [Bulatova et al.] 2016); 46-хромосомными видами-двойниками (Малыгин и др. [Malygin et al.] 2019). После обнаружения естественной гибридной зоны во Владимирской области (Golenishchev et al. 2001) бóльшая часть работ посвящена изучению ее географического местоположения и мониторингу (Малыгин [Malygin] 2009; Баскевич и др. [Baskevich et al.] 2009, 2016, 2018; Лавренченко и др. [Lavrenchenko et al.] 2009; Булатова и др. [Bulatova et al.] 2010, 2017; Громов и др. [Gromov et al.] 2015; Миронова и др. [Mironova et al.] 2016; Малыгин и др. [Malygin et al.] 2019).

Настоящая работа продолжает цикл исследований, посвященных сравнению поведения представителей хромосомных форм обыкновенной полевки. Всестороннее изучение особенностей биологии форм «arvalis» и «obscurus» будет способствовать определению

уровня их дивергенции и уточнению таксономического статуса.

На данный момент этому вопросу посвящен ряд экспериментальных работ (Зоренко и др. [Zorenko et al.] 1989; Зоренко [Zorenko] 1994; Meyer et al. 2000; Тихонова и др. [Tikhonova et al.] 2003; Тихонов и Тихонова [Tikhonov and Tikhonova] 2004; Котенкова и др. [Kotenkova et al.] 2006; Тихонова и др. [Tikhonova et al.] 2008; Саблина и Белозерцева [Sablina and Belozertseva] 2012; Саблина и др. [Sablina et al.] 2017), и обнаружены существенные отличия в поведении хромосомных форм обыкновенной полевки при освоении нового пространства. Г.Н. Тихонова с коллегами [Tikhonova et al.] (2008), наблюдая поведение полевок в вольере, отметили большую пугливость и меньшую подвижность у представителей формы «arvalis» по сравнению с формой «obscurus». Нами в более ранних работах (в тестах предпочтения запахов и особей разных форм и видов; «открытом поле»; тесте «перегородка») получены аналогичные данные и выделены две стратегии, характерные для самцов хромосомных форм обыкновенных полевок: активно-наступательная – у формы «obscurus» и пассивного избегания (затаивания) – у формы «arvalis» (Саблина и Белозерцева [Sablina and Belozertseva] 2012). Также было высказано предположение о возможном доминировании самцов формы «obscurus» в местах совместного обитания с формой «arvalis» на границе их ареалов (Golenishchev et al. 2001; Саблина и др. [Sablina et al.] 2017). Изучение отношения полевок к воде и их способности плавать, несомненно, интересно, поскольку могут способствовать пониманию, в какой степени реки могут являться для этих полевок географическим барьером (Hickman and Machine 1986; Duplantier and Bâ K. 2001; Bohdal et al. 2016).

Целью настоящей работы был сравнительный анализ реакции самцов обыкновенной полевки хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» на стресс, связанный с невозможностью избежать аверсивное воздействие водной среды в тесте форсированного плавания.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животные. В тестах использовали половозрелых самцов обыкновенных полевок (6–12

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 (50×25×30 см) с подстилочным материалом – опилками и сеном. Для кормления использовали овес, морковь, свеклу, в летнее время – траву. В помещении для содержания животных поддерживали световой режим 12 ч. день / 12 ч. ночь. Были выполнены 2 серии эксперимента (в мае 2016 г. и в июне 2017 г.) на независимых группах животных: самцах формы «arvalis» (N=9 в каждый год) и «obscurus» (N=7 и N=22 по годам, соответственно).

Тест форсированного плавания. Изначально тест форсированного плавания был создан для оценки антидепрессивного действия фармакологических агентов у лабораторных крыс (Porsolt et al. 1977a) и мышей (Porsolt et al. 1977b), однако позднее его успешно использовали для *Psammomys obessus* (Krivisky et al. 2011), *Arvicanthis niloticus* (Leach et al. 2013), *Phodopus sungorus* (Aubrecht et al. 2014), *Microtus ochrogaster* (Sun et al. 2014) и других видов грызунов. В настоящее время он, в частности, используется для оценки активных и пассивных поведенческих стратегий, позволяющих животным справиться со стрессом (Kloet and Molendijk 2016).

Для выполнения теста были использованы стеклянные цилиндры (d=12 см, h=20 см), заполненные водой (24±1°C) на высоту 15 см, чтобы животные не касались лапами дна. Полевку аккуратно опускали в воду и записывали ее поведение на цифровую видеокамеру (Samsung Full HD 1920×1080) в течение 6 минут. После каждого теста меняли воду и мыли цилиндр для устранения ольфакторных сигналов тревоги, которые могли оставить предшествующие животные.

По видеозаписям регистрировали («Ethograph», версия 2.7, RITEC, Россия) последовательность и длительность следующих элементов поведения: дрейфование (неподвижность – выполнение мелких движений конечностями и хвостом для удержания головы на поверхности воды; floating), плавание (ориентирование, сопровождающееся совершением активных движений

всеми конечностями; swimming), гребля (ориентирование при ритмичной работе только задних конечностей; paddling), залезание на стенку (попытки избавления – тело в вертикальном положении, а передние конечности выбрасываются над поверхностью воды с касанием стенки цилиндра; climbing), а также отряхивание (комфортное поведение; shaking) и погружение (пассивное погружение ниже уровня воды; sinking). В случаях возникновения опасности гибели животного тест прекращали.

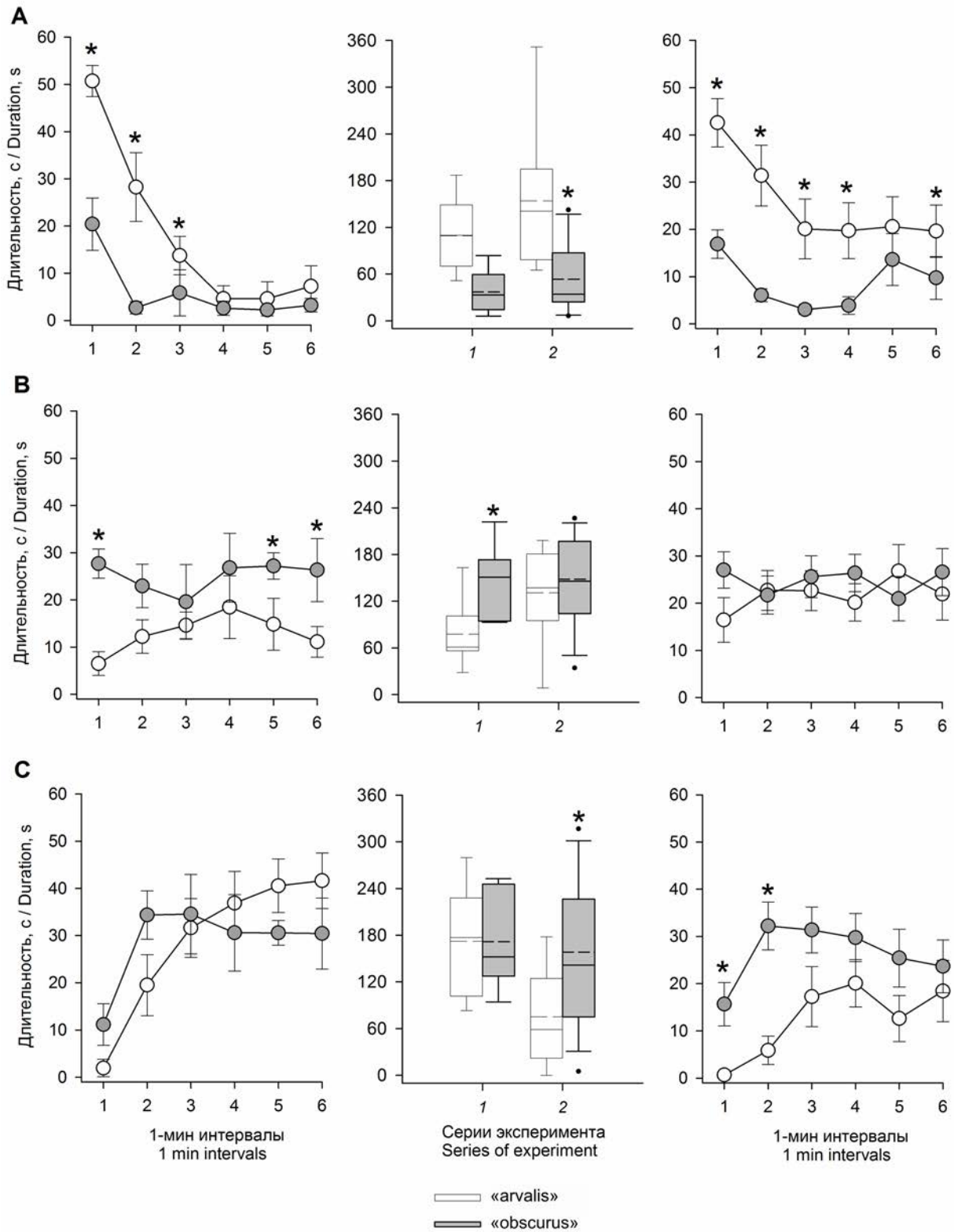
Оценка шерстного покрова. Для определения возможного влияния особенностей шерстного покрова на успех удержания животного на поверхности воды было выполнено сравнение толщины различных типов волос у полевок исследуемых хромосомных форм. Образцы шерсти с боков тела полевок забирали при помощи пинцета ( $N=15$  для каждой хромосомной формы, 3–5 волос каждого типа) и затем в капле воды измеряли диаметр волос используя световой микроскоп «МББ – 1А» (АО «Ломо», Россия), применяя оригинальное увеличение насадки АУ-26 – 2.5; окуляры –  $\times 7$  и объективы –  $\times 40$ .

Статистический анализ. Данные, полученные в тесте форсированного плавания, обрабатывали с помощью программы *SigmaPlot 12.5* (*Systat Software Inc.*, США), первоначально проверяя нормальность их распределения (тест Шапиро-Уилка), и далее, в зависимости от выявленного распределения, проводили парные сравнения с использованием *t*-теста и/или критерия Манна-Уитни. Для оценки изменения поведения в ходе теста применяли двухфакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями (*two-way RM ANOVA*), который в случае ненормального распределения данных выполняли на рангах. Оценивали влияние факторов «Форма» (2 уровня – «arvalis» и «obscurus») и «Интервал» (6 интервалов по 1 мин). Различия считали значимыми при  $p < 0.05$ . Сравнение пропорций прошедших и не прошедших тест животных выполняли, используя точный критерий Фишера (*Fisher Exact Test*). В соответствии с последними рекомендациями для графического представления экспериментальных данных были использованы диаграммы размаха («ящики с усами»), которые, в отличие от использования

средних значений и ошибок средних, позволяют адекватно оценивать разброс данных при любом типе их распределения (Motulsky 2014).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обыкновенные полевки хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» кардинально различались по плавательным способностям и адаптации к нахождению в водной среде, как в первой, так и во второй серии экспериментов. Только среди самцов «obscurus» были животные, которые начинали тонуть до окончания 6 мин теста (2 из 9 в первой серии эксперимента и 9 из 22 – во второй). Во избежание затопления животных тест прекращали в среднем через 3 мин. Сравнение доли животных, выполнивших тест (в обе серии эксперимента), показало значимое ( $p=0.004$ , точный критерий Фишера) различие у представителей форм «arvalis» и «obscurus». В целом, более 35% самцов «obscurus» не справились с задачей теста, и их данные были исключены из дальнейшего анализа поведения. Из-за статистических различий показателей поведения полевок при выполнении тестов в разные годы объединение данных, полученных в двух сериях эксперимента, представляется некорректным. Тем не менее, характер различий поведения самцов обыкновенной полевки хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» был сходен. Как в первой, так и во второй серии эксперимента различия поведения были более выражены в первой половине теста (Рис. 1). Самцы «arvalis» в целом дольше пытались выбраться из цилиндра, карабкаясь на стенку (Рис. 1А,  $F(1.14)=3.5$ ;  $P=0.08$  – для первой,  $F(1.20)=15.6$ ;  $P<0.001$  – для второй серии эксперимента), при этом ни одна из полевок не пыталась нырнуть. Длительность ориентирования (плавания и гребли, Рис. 1В) была больше у самцов «obscurus», достигая уровня значимости в первой серии эксперимента ( $F(1.14)=14.3$ ;  $P<0.005$ ). Общее время «дрейфования» также было больше у представителей хромосомной формы «obscurus» (Рис. 1С;  $F(1.20)=6.1$ ;  $P<0.001$ ), при этом как в первой, так и во второй серии эксперимента дисперсионный анализ (*two-way RM ANOVA*), выполненный на ранжированных данных, выявил значимое влияние взаимодействия факторов «Форма» и «Интервал» ( $F(5.70)=2.4$ ;



$P < 0.05$  – для первой серии,  $F(5.100) = 3.4$ ;  $P < 0.01$  – для второй). Это означает, что поминутное изменение длительности дрейфования в ходе теста происходило по-разному у полевок двух хромосомных форм: нарастало у самцов «arvalis» и сохранялось на относительно стабильном высоком уровне у самцов «obscurus» (Рис. 1С).

Среди факторов, оказывающих влияние на плавательные способности мелких млекопитающих, в настоящее время называются: 1) физические; 2) географические; 3) этологические. Так, например, считается, что успешность удержания на поверхности воды находится в отрицательной зависимости от размера и массы тела грызунов (Hickman and Machiné 1986; Giannoni et al. 1994). Представители хромосомных форм обыкновенной полевки «arvalis» и «obscurus» из популяции ЗИН РАН в годовалом возрасте не имели значимых отличий по длине ( $105.2 \pm 1.77$  и  $108.9 \pm 1.63$  мм, соответственно) и массе тела ( $27.7 \pm 1.78$  и  $28.6 \pm 1.46$  мм;  $N = 16$  и  $12$ , соответственно). Сходство размеров полевок этих хромосомных форм отмечалось в ряде ранних работ, при этом указывалась также их макроморфологическая неотличимость (Мейер и др. [Meuer et al.] 1996). Показано, что используя традиционные морфологические признаки достаточно сложно распознавать данные формы (Иванов и др. [Ivanov et al.] 2007): даже при сравнении 17 краниометрических показателей у форм «arvalis» и «obscurus» из пяти географических пунктов было установлено, что уровень их дифференциации не превышает отличий между популяциями в пределах каждой хромосомной формы.

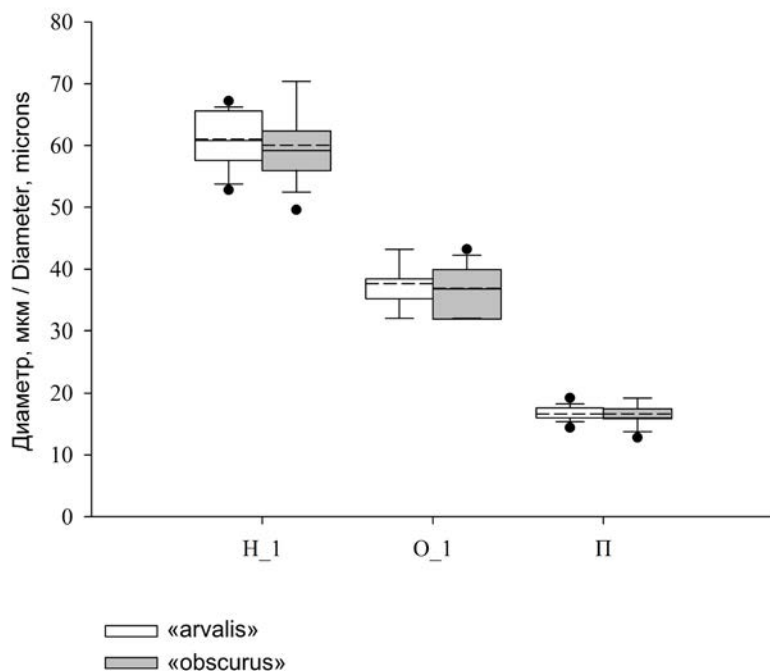
В ряде работ также показано, что водостойкость меха (плавучесть) положительно связана с успехом плавания мелких млекопитающих (Ивлев [Ivlev] 1985; Hickman and Machiné 1986;

Giannoni et al. 1994; Giannoni et al. 2001; Кокшайский [Kokshaysky] 2008; Ивлев [Ivlev] 2018). «Чем больше объемная доля волос и меньше их диаметр, тем в среднем меньше расстояния между волосами и тем сильнее капиллярные эффекты препятствуют проникновению воды внутрь покрова» (Ивлев [Ivlev] 1995). На настоящий момент сравнительно-морфологический анализ шерстного покрова исследованных хромосомных форм отсутствует. Общие сведения особенностей морфологии волосяного покрова *M. arvalis* представлены В.Е. Соколовым [Sokolov] (1973), который выделяет направляющие волосы I и II порядка, остевые I и II порядка, промежуточные волосы и пуховые. Поскольку прижизненно оценить количество волос на каждой поверхности не представлялось возможным, для первичного сравнения шерстного покрова форм «arvalis» и «obscurus» нами был измерен диаметр утолщенной части направляющих I порядка, остевых волос I порядка и диаметр пуховых волос, составляющих основную массу шерсти полевок. Полученные данные (Рис. 2) свидетельствуют об отсутствии различий в толщине волос у самцов исследованных форм, что исключает заметное влияние особенностей меха на способность животных удерживаться на поверхности воды.

Ранее подчеркивали, что фактор географического распространения может определять плавательные способности животных, при этом отмечали, что виды из влажных областей обитания плавают значимо лучше (Hickman and Machiné 1986; Cook et al. 2001; Nicolas and Colyn 2006). Полевки хромосомных форм «arvalis» и «obscurus», использованные в настоящей работе, были добыты в зоне соприкосновения их ареалов и исходно жили в одинаковых климати-

**Рис. 1.** Поведение полевок в тесте форсированного плавания, длительность: А – избегания (карабканье на стенку); В – ориентирования (плавание и гребля); С – неподвижности (дрейфование). Данные представлены в виде  $M \pm S.E.M.$  (левая и правая панели – первая и вторая серии экспериментов, соответственно) и диаграмм размаха (средняя панель), где нижняя и верхняя границы «ящиков» соответствуют 25-ому и 75-ому перцентилю, пересекающие линии отражают медиану (сплошная линия) и среднее значение (пунктирная линия), а нижняя и верхняя засечки усов – 10-й и 90-й перцентили.  $N = 7-13$  для каждой группы. \* – значимые отличия (тест Бонферрони, левая и правая панели); тест Стьюдента / Манна-Уитни (средняя панель),  $p < 0.05$ .

**Fig. 1.** Behavior of voles in forced swim test, duration of: A – escape (climbing); B – orientation (swimming and paddling); C – immobility (floating). Values are shown as means  $\pm$  S.E.M. (left and right panels – the first and second series of experiment, respectively) or box and whiskers diagram (central panel), where boxes show the mean (dotted line), median (solid line) and 25th/75th percentiles; and whiskers – the 10th and 90th percentiles.  $N = 7-13$  for each group. \* indicates significant differences (Bonferroni's test, left and right panels); t-test or Mann-Whitney test (central panel),  $p < 0.05$ .



**Рис. 2.** Толщина волос полевок: направляющих I порядка (H<sub>1</sub>), остевых I порядка (O<sub>1</sub>) и пуха (II). Данные представлены в виде диаграмм размаха, где нижняя и верхняя границы «ящиков» соответствуют 25-ому и 75-ому процентилю, пересекающие линии отражают медиану (сплошная линия) и среднее значение (пунктирная линия), а нижняя и верхняя засечки усов – 10-й и 90-й процентиля. N=15 для каждой группы.

**Fig. 2.** The thickness of the voles hair: first-order guide hair (H<sub>1</sub>), first-order guard hair (O<sub>1</sub>) and down hair (II). Data are shown as box and whiskers diagram, where boxes show the mean (dotted line), median (solid line) and 25th/75th percentiles; and whiskers – the 10th and 90th percentiles. N=15 for each group.

ческих условиях, занимая сходные экологические ниши. Животные были пойманы на зарастающих полях с идентичной растительностью и влажностью почвы, а разрыв между местами поимки/обитания составлял около 6 км (Мейер и др. [Meyer et. al.] 1997).

Можно предположить, что отличия реакции на воду у данных форм полевок связаны с историей их становления и эволюции. Известно, что единый ареал *M. arvalis* был разделен во время Днепровского оледенения как минимум на две части (Загороднюк [Zagorodnyuk] 1991). В период межледниковья полевки распространялись на север двумя разными маршрутами, а в дальнейшем ареалы этих отдельно дивергировавших форм вновь сомкнулись (Голенищев [Golenishchev] 2001; Tougardt et al. 2013; Малыгин и др. [Malygin et al.] 2019). Форма «obscurus» длительное время занимала юго-восточную часть ареала с более сухим континентальным климатом. Отмечается, что полевки данной формы, скорее всего более теплолюбивы, поскольку клетки их мышечной ткани имеют несколько большую (различия не достигают уровня значимости,  $P=0.09$ ) теплоустойчивость (Meyer et. al. 1972). Таким образом,

занимая более сухие области, форма «obscurus» могла реже сталкиваться с водными преградами и, вероятно, поэтому вода для нее может быть более аверсивным фактором. Для выяснения правильности данного предположения требуются дополнительные эксперименты как по сравнительной оценке реакций полевок хромосомных форм «arvalis» и «obscurus» на стрессорирующие воздействия (включая водные условия), так и по оценке форсированного плавания у видов полевок, живущих в более аридных условиях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Условия теста форсированного плавания (водная среда, ограниченность пространства, невозможность избегания данной ситуации) более аверсивны для представителей хромосомной формы «obscurus»: свыше 35% самцов полевок данной формы не справились с задачей теста (он был прекращен из-за угрозы затопления животных). Прошедшие тест самцы полевок формы «obscurus» были менее активны в своих попытках избежать стрессовые условия

теста (длительность залезания на стенку), чем самцы формы «arvalis». Полученные результаты свидетельствуют о разном отношении полевых форм «obscurus» и «arvalis» к условиям водной среды, что может играть важную роль в природных миграциях при встрече водных преград. Поведение в условиях не избегаемого стресса форсированного плавания подтверждает дивергенцию поведения этих близких форм 46-хромосомной обыкновенной полевки из зоны соприкосновения их ареалов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ф.Н. Голенищеву за предоставленную возможность работать с лабораторными популяциями животных и ценные замечания, В.Г. Маликову за помощь в содержании животных, Н.К. Бродской за помощь в выполнении морфологического сравнения шерстного покрова. Исследование выполнено в рамках госзадания лаборатории териологии ЗИН РАН № АААА-А19-119032590102-7 «Филология, морфология и систематика плацентарных млекопитающих» и при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 19-04-00557-а).

## ЛИТЕРАТУРА

- Aubrecht T.G., Weil Z.M. and Nelson R.J. 2014. Melatonin treatment during early life interacts with restraint to alter neuronal morphology and provoke depressive-like responses. *Behavioural Brain Research*, **263**: 90–97. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.01.025>
- 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., Cherepanova E.V. and Krivonogov D.M. 2016. New data on chromosomal variability, distribution of sibling species, and hybridization of 46-chromosomal forms of *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) in the Upper Volga basin. *Biology Bulletin*, **43**(9): 1281–1291. <https://doi.org/10.1134/s1062359016110042>
- Baskevich M.I., Khlyap L.A., Mironova T.A., Bogdanov A.S., Malygin V.M., Gadzhiev A.H., Litvinova E.M. and Sapelnikov S. F. 2018. Role of genetic approaches in studying of areal borders of cryptic species and forms of grey voles in Eastern Europe. Materials of the International Conference: Topical issues of biogeography (9–12 October 2018, Saint Petersburg). Publishing House of Saint Petersburg State University, Saint Petersburg: 36–38. [In Russian].
- Bohdal T., Navrátil J. and Sedláček F. 2016. Small terrestrial mammals living along streams acting as natural landscape barriers. *Ekológia (Bratislava)*, **35**(2): 191–204. <https://doi.org/10.1515/eko-2016-0015>
- 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): 443–448. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/s1022795410040095>
- 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].
- Bulatova, N.Sh., Pavlova, S.V., Potapov S.G. and Gromov A.R. 2017. Nucleolar organizing regions (NORs) of common vole chromosomes as nuclear markers of genome differentiation in data from a hybrid zone of two karyoforms, *arvalis* and *obscurus*. *Genetika*, **53**(6): 736–739. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/s1022795417060035>
- Cook W.M., Timm R.M. and Hyman D.E. 2001. Swimming ability in three Costa Rican dry forest rodents. *Revista de Biología Tropical*, **49**(3–4): 1177–1181.
- Duplantier J.M. and Bâ K. 2001. Swimming ability in six West-African rodents under laboratory conditions: evaluation of their potentialities to invade islands. In: C. Denys, L. Granjon and A. Poulet (Eds). African small mammals. IRD, Paris: 331–342.
- Giannoni S.M., Borghi C.E. and Martinez-Rica J.P. 1994. Swimming ability of the Mediterranean pine vole *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*. *Acta Theriologica*, **39**(3): 257–265. <https://doi.org/10.4098/at.arch.94-29>
- Giannoni S.M., Borghi C.E. and Laconi M.R. 2001. Swimming ability of the European fossorial vole *Microtus (T.) gerbei* under different laboratory conditions. *Mammalia*, **65**(2): 143–150. <https://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.2.143>
- Golenishchev F.N., Meyer M.N. and Bulatova N.Sh. 2001. The hybrid zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **289**: 89–94.
- Gromov A.R., Bulatova N.Sh., Potapov S.G., Kostin D.C. and Lavrenchenko L.A. 2015. Study of the hybrid 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].
- Hickman G.C. and Machiné C. 1986.** Swimming behaviour in six species of African Rodents (Cricetidae, Muridae). *Acta Theriologica*, **31**(33): 449–466. <https://doi.org/10.4098/at.arch.86-41>
- Ivanov N.B., Markova E.A., Golenishchev F.N. and Malygin V.M. 2007.** Morphological variability and taxonomic status of the kariforms of the common vole *Microtus arvalis*. Materials of the international meeting: Teriofauna of Russia and adjacent territories. VII Congress of the Theriological society (31 January – 2 February 2007, Moscow). Nauka, Moscow: 173. [In Russian].
- Ivlev Yu.F. 1985.** To the method of determining the air layer in the hair of mammals in the water. *Zoologicheskii zhurnal*, **64**(11): 1727–1731. [In Russian].
- Ivlev Yu.F. 1995.** Functional properties of hair follicles of semi-aquatic mammals (by the example of water voles). Abstract of the Candidate of Biological Sciences. Moscow, 216 p. [In Russian].
- Ivlev Yu. F. 2018.** Biomechanical analysis of fur as a tool for the study of thermal insulation in semi-aquatic mammals. *Zoologicheskii Zhurnal*, **97**(8): 1055–1074. [In Russian].
- Kloet E.R. and Molendijk M.L. 2016.** Coping with the forced swim stressor: Towards understanding an adaptive mechanism. *Neural Plasticity*, **2016**: 1–13. <https://doi.org/10.1155/2016/6503162>
- Kokshaysky N.V. 2008.** Selected works. KMK scientific press, Moscow, 410 p. [In Russian].
- 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 State University, Tomsk: 140–142. [In Russian].
- Kotenkova E.V. and Voznessenskaya V.V. 2005.** Mechanisms of isolation in rodents: from behavior to receptors. Behavior and behavioral ecology of mammals: proceedings of the scientific conference (4–8 October 2005, Chernogolovka). KMK scientific press, Moscow: 324–326. [In Russian].
- Krivisky K., Ashkenazy T., Kronfeld-Schor N. and Einat H. 2011.** Antidepressants reverse short-photoperiod-induced, forced swim test depression-like behavior in the diurnal fat sand rat: further support for the utilization of diurnal rodents for modeling affective disorders. *Neuropsychobiology*, **63**(3): 191–196. <https://doi.org/10.1159/000321805>
- 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 cyto-genetic methods. *Doklady Biological Sciences*, **426**(1): 222–224. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/s0012496609030090>
- Leach G., Adidharma W. and Yan L. 2013.** Depression-like responses induced by daytime light deficiency in the diurnal grass rat (*Arvicanthis niloticus*). *PLoS ONE* **8**(2): e57115. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057115>
- Macdonald D. 2002.** The new encyclopedia of mammals. University Press, Oxford: 455 p.
- 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. 2009.** Zoogeographical factor in evolution of voles (“*arvalis*” group). Modern problems in zoo- and phylogeography of mammals. Materials of Conference (15–29 May 2009). KMK Scientific Press, Penza: 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. Materials of Conference: Species integrity of mammals (isolation barriers and hybridization). KMK Scientific Press, Moscow: 55. [In Russian].
- Malygin V.M., Baskevich M.I. and Khlyap L.A. 2019.** The invasions of the common vole sibling species. *Russian Journal of Biological Invasions*, **4**: 71–93. [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., Radjably S.I. and Sablina O.V. 1996.** Voles (subgenus *Microtus* Schrank) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **232**: 1–320. [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].
- Meyer, M.N., Golenishchev, F.N., Bulatova, N.Sh. and Pakevich E.S. 2000.** The reproductive isolation between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae). In: A.K. Agadjanian and V.N. Orlov (Eds). Systematic and Phylogeny of the Rodents and Lagomorphs. Russian Academy of Sciences, Moscow: 114–116.
- 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*. Teriofauna of Russia and adjacent territories. International Con-

- ference X Congress of Russian Theriological Society RAS (1–5 February 2016, Moscow). KMK Scientific Press, Moscow: 267. [In Russian].
- Motulsky H.J. 2014.** Common misconceptions about data analysis and statistics. *Naunyn-Schmiedeberg's Archives of Pharmacology*, **387**: 1017–1023. <https://doi.org/10.1007/s00210-014-1037-6>
- Nicolas V. and Colyn M. 2006.** Swimming ability of 5 species of African rainforest murid rodents in relation to their habitat preferences. *Zoological Studies*, **45**(2): 264–268.
- Orlov V.N. and Malygin V.M. 1969.** Two forms of 46-chromosome common vole, *Microtus arvalis*. Materials of the 2 all-Union meeting on mammals. Siberian Branch of USSR Academy of Sciences, Novosibirsk: 143–144. [In Russian].
- Porsolt R.D., Le Pichon M. and Jalfre M. 1977a.** Depression: a new animal model sensitive to antidepressant treatments. *Nature*, **266**: 730–732. <https://doi.org/10.1038/266730a0>
- Porsolt R.D., Bertin A. and Jalfre M. 1977b.** Behavioral despair in mice: a primary screening test for antidepressants. *Archives Internationales de Pharmacodynamie et de Thérapie*, **229**(2): 327–336.
- Potapov S.G., Okulova N.M. and Baskevich M.I. 2007.** Molecular genetic research (RAPD-analysis) of *Microtus arvalis s. l.* (Rodentia, Arvicolidae) on the Russian plain. Proceedings of the all-Russian meeting: Molecular genetic bases of conservation of Holarctic mammal biodiversity (26–30 November 2007, Chernogolovka). KMK Scientific Press, Moscow: 213–220. [In Russian].
- Potapov S.G., Bulatova N. Sh., Lavrechenko 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) (12–17 May 2010, Peterhof). KMK Scientific Press, Moscow: 68. [In Russian].
- 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., Tikhonova E.P. and Belozertseva I.V. 2017.** Behavior of *arvalis* and *obscurus* chromosomal forms of common vole (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) males in the partition test. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **321**(2): 218–227. [In Russian].
- Sokolov V.E. 1973.** Mammal skin. Nauka, Moscow, 487 p. [In Russian].
- Sun P., Smith A.S., Lei K., Liu Y. and Wang Z. 2014.** Breaking bonds in male prairie vole: long-term effects on emotional and social behavior, physiology, and neurochemistry. *Behavioural Brain Research*, **265**: 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.02.016>
- 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 experimental conditions. *Zoologicheskii zhurnal*, **82**(8): 986–997. [In Russian].
- Tikhonova G.N., Tikhonov I.A. and Osipova O.V. 2008.** Some behavioral characteristics of common voles *Microtus arvalis arvalis* and *Microtus arvalis obscurus* in family groups under experimental conditions. *Biology Bulletin*, **5**: 561–568. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/s1062359008050087>
- Tougardt Ch., Montuire S., Volobouev V., Markova E., Contet J., 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. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.02034.x>
- Zagorodnyuk I.V. 1990.** Karyotypic variability and systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 1. Species and chromosomal numbers. *Vestnik zoologii*, **2**: 26–37. [In Russian].
- Zagorodnyuk I.V. 1991.** Karyotypic variability of 46-chromosome voles of the *Microtus arvalis* group (Rodentia); taxonomic interpretation. *Vestnik zoologii*, **1**: 36–45. [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. Latvian State University, Riga: 57–110. [In Russian].

Представлена 27 февраля 2020, принята 11 апреля 2020.