

## Поведение неполовозрелых скальных полевков двух видов (*Alticola strelzowi* и *A. tuvinicus*) в тесте “открытое поле”

П. А. ЗАДУБРОВСКИЙ<sup>1</sup>, А. В. СТЕПАНОВА<sup>2</sup>, Н. В. ЛОПАТИНА<sup>1</sup>, Ю. Н. ЛИТВИНОВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: etolog@mail.ru

<sup>2</sup> Новосибирский государственный университет  
630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2

Статья поступила 11.06.2016

Принята к печати 23.11.2016

### АННОТАЦИЯ

Исследовано поведение неполовозрелых сеголеток плоскочерепной и тувинской полевков в тесте “открытое поле” с использованием арен диаметром 50 и 63 см. Установлено, что на арене большего диаметра особи обоих видов демонстрируют большую скорость передвижения и проходят большую дистанцию по периферии и в арене в целом. Межвидовые различия в поведении выявлены только в арене диаметром 63 см. Показано, что сеголетки плоскочерепной полевки более подвижны и менее тревожны в условиях теста, чем сеголетки тувинской. Предложены гипотезы об особенностях экологии этих видов, нашедших отражение в их поведении.

**Ключевые слова:** открытое поле, плоскочерепная полевка, *Alticola strelzowi*, тувинская полевка, *Alticola tuvinicus*.

Плоскочерепная (*Alticola strelzowi* Kastschenko, 1899) и тувинская (*A. tuvinicus* Ognev, 1950) полевки – два близких вида, принадлежащих специализированному роду скальных полевков *Alticola*, объединяющему 12 видов [Павлинов, 2006]. Оба вида сходны по морфологическим признакам, отличаясь особенностями экологии (выбор местообитаний и активность). Другие характеристики биологии видов (продолжительность жизни, особенности размножения и поведения и т. п.) мало исследованы как в природных, так и в экспериментальных условиях.

К настоящему времени известно, что для изучаемых видов характерны: приурочен-

ность к каменистым биотопам в горностепных ландшафтах, колониальный образ жизни семейными группами, запасание корма на зимний период, позднее половое созревание молодняка (весной следующего после рождения года) [Покровский, Большаков, 1979; Лопатина и др., 2016]. Учитывая относительно продолжительный препубертатный период, особый интерес представляет изучение особенностей данного возрастного интервала. В частности, авторов интересовали показатели двигательной активности и тревожности сеголеток, имеющие значение для расселения, последующего прокормления и выживания.

Тест “открытое поле” (ОП) разработан для оценки общей (локомоторной) активности и исследовательской активности [Hall, 1934, 1936]. Сейчас он широко применяется также для определения психофизиологических характеристик животных, таких как тревожность, страх в новой обстановке, оперативная и долговременная память, когнитивные способности и т. п. Особенности поведения (как качественные, так и количественные) представляют собой видовые адаптации, формирующиеся под действием естественного отбора. Сравнительные исследования поведения близких видов могут использоваться для проверки гипотез об эволюции форм поведения и их адаптивной роли, особенно для слабо изученных видов животных. На сегодняшний день известны лишь две статьи [Вигоров, 1980, 2002], в которых проведено сравнение поведения нескольких видов скальных полевков в тесте ОП, однако фактические данные в указанной литературе отсутствуют. Ю. Л. Вигоровым [1980, 2002] показано, что в тесте ОП большинству видов рода *Alticola* присуща “бурная” активность в первые 2 из 6 мин теста; внутри- и межвидовая изменчивость у рода *Alticola* проявляется в большей степени в ориентировочно-исследовательском, но не в оборонительном поведении, при этом наименьшая внутривидовая изменчивость характерна для плоскочерепной полевки. Тувинская полевка в данных работах не упомянута.

Ввиду того, что одним из параметров, влияющих на поведение животных в ОП, является размер арены [Walsh, Cummins, 1976], цель настоящего исследования – оценить влияние размера арены ОП на такие характеристики, как пройденная за время теста дистанция, скорость перемещения и другие показатели поведения сеголетов плоскочерепной и тувинской полевков, и провести межвидовой анализ особенностей поведения.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на неполовозрелых животных первого поколения (F1), от родителей, пойманных в природе в 2014 г. Тувинская полевка отловлена в Ширинском р-не Республики Хакасия, плоскочерепная – в Кош-Агачском р-не Республики Алтай. Ро-

дившихся животных содержали в клетках (26 × 36 × 20 см) sibсовыми группами при естественном световом режиме, температуре +22 °С и свободном доступе к воде и корму. Всего протестировано пять выводков от трех пар каждого вида: 16 особей (восемь самцов, восемь самок) плоскочерепных и 22 особи (12 самцов, 10 самок) тувинских полевков в возрасте 3–4 мес., среднего веса тела  $35,7 \pm 0,9$  и  $36,6 \pm 0,7$  г и средней длины тела  $9,7 \pm 0,6$  и  $10,5 \pm 0,8$  см соответственно.

В природных условиях в теплый период скальные полевки активны как в ночное, так и в дневное время суток [Покровский, Большаков, 1979]. Учитывая это, исследование проводили в третьей декаде августа с 10:00 до 16:00 ч. При этом использовали две модификации круглой арены высотой 30 см, отличающиеся диаметром: 50 см (авторского изготовления) и 63 см (изготовитель НПК “Открытая Наука”, Россия). Пол и стенки арены изготовлены из белого пластика, пол расчерчен на центральный круг и два кольца секторов (6 и 12 соответственно). Центральный круг и прилегающий к нему ряд секторов отнесены к центральной зоне, а сектора вдоль борта арены – к периферической. Освещенность арены являлась равномерной и составляла 300 лк (значение люксметра Testo 540). В арене диаметром 50 см протестировано по одному выводку от двух пар особей каждого вида. В арене диаметром 63 см протестировано по одному выводку от трех пар тувинской полевки и три выводка от двух пар плоскочерепной. Соотношение полов в каждой выборке подбиралось примерно одинаковым. Каждого зверька тестировали однократно в течение 3 мин, помещая в центральный круг арены в затемненном пластиковом цилиндрическом садке ( $D = 8$  см,  $h = 15$  см). Для нейтрализации запаховых стимулов после каждого теста арену и садок протирали последовательно влажной, смоченной 96%-м спиртом и сухой ветошью.

Поведение животных фиксировали на видеокамеру (Panasonic HC-V720M), расположенную над ареной на высоте 1,5 м, с обязательным включением в кадр стенок арены. Полученный видеоматериал анализировали с помощью программы EthoVision 3.1 (Noldus Information Technology, Нидерланды), позволяющей фиксировать и сохранять траекто-

рию перемещения животного в виде координат с частотой 12,5 кадра/с. Исходя из полученной траектории, программа в автоматическом режиме рассчитывала латентное время выхода из центральной зоны арены, количество переходов из центральной части в периферическую и обратно, среднюю скорость перемещения, а также отдельно для центра и периферии арены общую дистанцию (см), пройденную животным (горизонтальная двигательная активность). Число и продолжительность вертикальных стоек (вертикальная двигательная активность) и груминга, количество прыжков, отряхиваний, актов дефекации и уринации определяли по характеру изображения животного, используя программу EthoVision. Дополнительно рассчитывали показатель интенсивности стоек и прыжков – отношение их числа к длине пройденного пути.

Полученные данные не имели нормального распределения, поэтому для оценки влияния пола, родительской пары и сибсовой группы использовали непараметрический критерий Краскала – Уоллеса. Для попарного соотнесения внутри- и межвидовых выборок использовали непараметрический критерий Манна – Уитни. Критическим уровнем значимости принято значение  $p < 0,05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияния на большинство основных параметров поведения ни пола, ни родительской пары, ни принадлежности к сибсовой группе не выявлено. Соответствующие данные объединены.

Полевки двух исследованных видов по-разному передвигались в ОП разного размера (табл. 1). У тувинских полевок пройденный путь увеличился пропорционально увеличению диаметра (в 1,26 раза), а скорость – площади (в 1,58). У плоскочерепных полевок эти показатели возросли сильнее (см. табл. 1). В большей арене только они чаще поднимались в стойки ( $U = 2$ ;  $p < 0,01$ ), их показатель интенсивности стоек и прыжков мало зависел от размеров арены (см. табл. 1). У тувинских полевок с увеличением диаметра интенсивность стоек снижалась ( $U = 3$ ;  $p < 0,01$ ). Зависимости между числом прыжков, отряхиваний и груминга и размером арены не выявлено. Также сходным оказался уровень дефекации (см. табл. 1). Уринация отмечена в единичных случаях.

Распределение активности в периферической и центральной зонах арены различалось. Полевки проводили в периферической зоне

Т а б л и ц а 1

Некоторые характеристики траекторий полевок в аренах разного размера

Параметр	<i>A. strelzowi</i>		<i>A. tuvinicus</i>	
	<i>D</i> = 50 см	<i>D</i> = 63 см	<i>D</i> = 50 см	<i>D</i> = 63 см
Средняя скорость, см/с	9 ± 0,5	17,4 ± 0,5###	8,7 ± 1,5	13,3 ± 0,9**#
Пройденный путь, см	1507,4 ± 122,8	3098,3 ± 101,1###	1513,1 ± 235,7	2365,3 ± 155,9**#
Длина пути, отнесенная к диаметру, см	30,1 ± 2,5	49,2 ± 1,6###	30,3 ± 4,75	37,5 ± 2,5**
Длина пути, отнесенная к площади, см <sup>2</sup>	0,8 ± 0,06	1 ± 0,03#	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,05 **
Количество стоек	25,4 ± 3	48,1 ± 3,6##	22 ± 4,5	20,8 ± 1,9***
Количество стоек, отнесенное к диаметру	0,5 ± 0,06	0,8 ± 0,06##	0,4 ± 0,09	0,3 ± 0,03***
Количество стоек, отнесенное к площади × 10 <sup>3</sup>	1,3 ± 0,15	1,5 ± 0,1	0,9 ± 0,1	0,7 ± 0,06***
Интенсивность стоек: количество стоек/длина пути, см	1,7 ± 0,2	1,5 ± 0,08	1,5 ± 0,1	0,9 ± 0,05***##
Количество прыжков	7,4 ± 2,4	10,5 ± 2,7	1,6 ± 1,6*	0,5 ± 0,4***
Количество прыжков, отнесенное к диаметру	0,1 ± 0,05	0,2 ± 0,04	0,03 ± 0,03*	0,008 ± 0,007***
Количество прыжков, отнесенное к площади × 10 <sup>3</sup>	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,09	0,08 ± 0,08	0,02 ± 0,01***
Интенсивность прыжков: количество прыжков /длина пути, см	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,09	0,07 ± 0,07	0,02 ± 0,015***

П р и м е ч а н и е. Звездочками обозначен уровень значимости межвидовых отличий, решеткой – внутривидовые отличия в разных аренах по критерию Манна – Уитни: \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

## Особенности двигательной активности полевок в разных зонах арен

Параметр	<i>A. strelzowi</i>				<i>A. tuviticus</i>			
	D = 50 см, n = 8		D = 63 см, n = 8		D = 50 см, n = 5		D = 63 см, n = 17	
	центр	периферия	центр	периферия	центр	периферия	центр	периферия
Количество переходов из центра на периферию	14,9 ± 2,3		22,8 ± 1,3#		22,3 ± 3,9		22,8 ± 2	
Латентное время захода на периферию	1,6 ± 0,3		1,9 ± 0,5		4,1 ± 2		2,6 ± 0,4	
Время пребывания в зоне, с	26,3 ± 4,5	144,5 ± 7,4	37,4 ± 5,1	142,5 ± 5,1	49,2 ± 7,2	130,8 ± 7,2	43,1 ± 3,6	136,8 ± 3,6
Пройденная дистанция в зоне, см	380,3 ± 61,7	1127,1 ± 78,8	723,1 ± 60,6##	2375,2 ± 112,9##	659 ± 127,1	854,1 ± 123,1	751,3 ± 73,4	1614 ± 91,9***##
Средняя скорость животного за тест, см/с	9,0 ± 0,5		17,4 ± 0,5		8,7 ± 1,5		13,3 ± 0,9	
Средняя скорость животного в зоне, см/с	15,7 ± 1,8	8 ± 0,4	21,3 ± 1,9#	16,8 ± 0,7##	13,8 ± 1,1	6,91 ± 1,3	18 ± 1,2 #	12,1 ± 0,8***#
Количество вертикальных стоек в зоне	2,5 ± 1,2	23,6 ± 2,2	8,4 ± 2,5	42,4 ± 3,2 ##	5,6 ± 1,7	20,4 ± 3,1	2,2 ± 0,6***	20 ± 1,9***
Длительность вертикальных стоек в зоне, с	1 ± 0,6	14,4 ± 1,6	3 ± 0,9#	20,9 ± 2,3#	1,96 ± 0,6	15,4 ± 2,1	0,7 ± 0,2***#	10,5 ± 1***
Количество груминга в зоне	0	1,6 ± 0,4	0,63 ± 0,38	1,6 ± 0,7	1,8 ± 0,6	2,2 ± 0,5	1,1 ± 0,2	3,1 ± 0,3*
Длительность груминга в зоне	0	9,7 ± 3,6	1,2 ± 0,7	2,4 ± 0,9	3,4 ± 1,3	19,6 ± 11,3	1,6 ± 0,7	18,7 ± 4,8*
Количество прыжков в зоне	0,8 ± 0,4	6,9 ± 2,2	1,5 ± 0,5	9,3 ± 2,7	0,8 ± 0,8	0,8 ± 0,8	0,06 ± 0,06*	0,5 ± 0,4***
Количество отряхиваний	0,4 ± 0,2		0,5 ± 0,2		1,2 ± 0,5		2,9 ± 0,5***	

П р и м е ч а н и е. Звездочками обозначен уровень значимости межвидовых отличий, решеткой – внутривидовые отличия в разных аренах по критерию Манна – Уитни: \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

больше времени и проходили в ней большие расстояния вне зависимости от размера арены (табл. 2). Несмотря на увеличение размера поля, латентное время захода в периферическую зону, а также время пребывания в каждой из зон у этих видов не менялись, а частота перемещения между центральной и периферической зонами возрастала только у плоскочерепной полевки ( $U = 8,5; p < 0,05$ ). Средняя скорость животных в центре арены более высокая, чем на периферии, при этом с увеличением диаметра существенно возрастала и скорость в этих зонах. Количество вертикальных стоек и их продолжительность в периферической зоне оказались больше, чем в центральной у плоскочерепной и тувинской полевки. В числе и длительности актов груминга и отряхивания в разных зонах представленных арен внутривидовых значимых различий не выявлено.

В арене диаметром 50 см тувинские полевки демонстрируют большее время пребывания в центральной зоне ( $U = 6; p < 0,05$ ), а также большее число и длительность груминга в ней ( $U = 4; p < 0,05$  и  $U = 4; p < 0,05$  соответственно), но уступают по числу прыжков ( $U = 6; p < 0,05$ ) плоскочерепным. В большей арене плоскочерепные полевки проявляют большую двигательную активность по сравнению с тувинскими по таким параметрам, как пройденная дистанция ( $U = 22; p < 0,01$ ) и средняя скорость животного на периферии ( $U = 16; p < 0,01$ ), количество и интенсивность прыжков и вертикальных стоек и их длительность во всех зонах. При этом плоскочерепные уступают тувинским полевкам по числу и длительности груминга ( $U = 25; p < 0,05$  и  $U = 8,5; p < 0,001$  соответственно), а также по количеству отряхиваний ( $U = 16; p < 0,01$ ).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Плоскочерепные и тувинские полевки активно передвигались в аренах ОП, что согласуется с данными о характерном для представителей рода *Alticola* высоком уровне исследовательской активности [Вигоров, 2002].

Повышение активности с увеличением размеров установки ОП ранее показано на разных линиях лабораторных мышей [Blizard, 1971; Krsiak, Janku, 1971; Лебедев и др.,

2012], крысах и монгольских песчанках [Walsh, Cummins, 1976], полевках Гюнтера [Eilam, 2003; Eilam et al., 2003]. В настоящей работе на исследованных видах показана та же зависимость. С увеличением диаметра арены увеличивается площадь открытого пространства, что оказывается стимулом для исследования новых территорий, с одной стороны, и повышает уровень тревожности – с другой. Один из механизмов, способствующий появлению устойчивых индивидуальных и, скорее всего, видовых стратегий – “адаптивные конфликты” (trade-offs) между различными типами поведения [Wolf et al., 2007]. При этом пройденную дистанцию следует рассматривать как компромисс между исследовательской мотивацией и уровнем тревожности. В нашем случае напряженность конфликта тем выше, чем больше площадь арены. Повышение горизонтальной активности – результат как более активного исследования новой территории, так и более активного поиска выхода из стрессовой ситуации. Адаптивные конфликты могут способствовать поддержанию различий в поведении посредством отбора, поскольку в этом случае самые разные поведенческие тактики имеют сходную приспособленность [Wolf et al., 2007].

Более высокую активность плоскочерепной полевки по сравнению с тувинской можно объяснить различиями в экологии видов. Например, различия в подготовке к зиме, выраженные в запасах сена. Плоскочерепная полевка запасает 3–8 кг на семью [Шубин, 1959], в то время как у тувинских отмечали запасы лишь в размере от нескольких пучков [Глозов, 1962] до 1,9 кг [Маркина, Телегин, 1962]. Само по себе запасательное поведение должно увеличивать двигательную и исследовательскую активность. При этом, чтобы запастись большее количество корма (как плоскочерепная полевка), животные должны иметь более крупные по площади кормовые участки, чем животные с менее выраженным запасательным поведением (тувинская полевка).

Одними из наиболее ярких маркеров эмоционального состояния животного в тесте ОП считаются частоты актов дефекации и урикации [Буреш и др., 1991]. Однако оба вида полевки продемонстрировали весьма невысокий уровень этих проявлений в экспериментах, что является скорее отражением фи-

зиологической специфики данных видов вследствие адаптации к суровым высокогорным условиям и особенностей питания, а не их низкой эмоциональной реактивности.

Как известно, груминг может иметь разное функциональное значение: очищение шерстного покрова, самоуспокоение [Spruijt et al., 1992], смещенная активность в условиях конфликта мотиваций. Однако чаще всего увеличение длительности и частоты груминга в периферической зоне ОП расценивают как маркер стрессовой ситуации [Kalueff, 2004], особенно это касается грызунов, для которых характерен выраженный тигмотаксис в ОП [Walsh, Cummins, 1976] поскольку, вероятно, область около стенки воспринимается ими как более комфортная. Отмеченные у плоскочерепных полевок меньшие значения продолжительности и частоты груминга в периферической зоне ОП свидетельствуют о меньшей тревожности этого вида в тесте.

Кроме того, о более высоком уровне тревожности можно судить и по совокупности таких параметров, как общая низкая подвижность, пространственное предпочтение периферической зоны, редкие выходы в центр и высокие скорости передвижения в ней, малое количество стоек, длительные и частые груминги и отряхивания. Описанные характеристики поведения в большей степени типичны для тувинской полевки по сравнению с плоскочерепной, из чего можно сделать вывод, что сеголетки плоскочерепной полевки, вероятно, менее тревожны в условиях теста “открытое поле”, чем сеголетки тувинской. Возможно, повышенная осторожность тувинской и более выраженная подвижность плоскочерепной полевок связаны с различиями в предпочитаемых местообитаниях этих видов. Для тувинской полевки – это сланцевые выходы в степи и крупноглыбчатые осыпи с кустарниковыми зарослями. Для плоскочерепной полевки – это открытые каменистые осыпи и останцы с горизонтальными щелями [Литвинов и др., 2014]. Как показано для рыб, смелые особи предпочитают потенциально опасные открытые биотопы и отличаются слабо выраженным групповым поведением. Пугливые же рыбы, как правило, предпочитают находиться в группах конспецифичных особей поблизости от зарослей [Wilson et al., 1993; Budaev, 1997]. Вероятно,

подобная закономерность может оказаться справедлива и для грызунов.

Полученные межвидовые различия в уровнях тревожности и двигательной активности можно объяснить также разной нагрузкой хищников на популяции исследуемых видов полевок. В недавних исследованиях авторов не выявлено совместного обитания других симпатричных видов грызунов с тувинской полевкой [Литвинов и др., 2014], поэтому последняя является единственной добычей для местных хищников. Плоскочерепная же полевка обычно разделяет местообитания с 5–6 видами грызунов [Литвинов и др., 2014].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлено, что для межвидового анализа поведения в тесте “открытое поле” у представленных видов более эффективно использовать арену диаметром 63 см, чем 50 см. Установлено, что неполовозрелые сеголетки плоскочерепной полевки демонстрируют более высокие показатели двигательной активности и низкой тревожности по сравнению с тувинскими. Вероятно, полученные закономерности можно связать с особенностями экологии этих видов, в частности, плоскочерепные полевки предпочитают более открытые местообитания, чем тувинские, и имеют более крупные кормовые участки, а их природные популяции подвергаются меньшему прессу хищников. Однако ввиду слабой изученности полевой экологии этих видов, предложенные гипотезы требуют проверки на свободно живущих популяциях этих грызунов.

Отлов, содержание и разведение животных проводилось на средства гранта РФФИ № 14-04-00121 А. Исследования поведения осуществлены в рамках проекта, поддержанного Российским научным фондом (грант № 14-14-00603) и на материально-технической базе, приобретенной из его средств, финансирование осуществляется через Институт систематики и экологии животных СО РАН.

## ЛИТЕРАТУРА

- Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Д. П. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения. М.: Высш. шк., 1991. 399 с.  
Вигоров Ю. Л. Использование поведенческого эксперимента для различения внутривидовых и видовых форм

- каменных полевков // Количественные методы в экологии животных: сб. ст. / под ред. Ю. А. Песенко. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1980. С. 32–34.
- Вигоров Ю. Л. Особенности поведения мелких грызунов гор Евразии // Экологические проблемы горных территорий: мат-лы Междунар. науч. конф., 18–20 июня 2002 г. Екатеринбург, 2002. С. 146–149.
- Глотов И. Н. О находках монгольской серебристой полевки (*Alticola argentatus semicanus* Gl. Allen) на территории СССР // Проблемы зоологических исследований в Сибири: мат-лы 2-го совещания зоологов Сибири. Горно-Алтайск: Горно-Алт. кн. изд-во, 1962. С. 51–52.
- Лебедев И. В., Плещачева М. Г., Анохин К. В. Анализ поведения мышей линии C57BL/6 в аренах открытого поля разных размеров // Журн. высш. нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2012. Т. 62, № 4. С. 485–496.
- Литвинов Ю. Н., Абрамов С. А., Лопатина Н. В., Чертилина О. В. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 123–132.
- Лопатина Н. В., Литвинов Ю. Н., Абрамов С. А. Размножение и ранний онтогенез тувинской полевки *Alticola tuvinicus* в экспериментальных условиях // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ. (X Съезд териологического о-ва при РАН). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. С. 231.
- Маркина А. Б., Телегин В. И. Некоторые наблюдения по экологии высокогорной серебристой полевки в Хакасии // Проблемы зоологических исследований в Сибири: мат-лы 2-го совещ. зоологов Сибири. Горно-Алтайск: Горно-Алт. кн. изд-во, 1962. С. 159–160.
- Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2006. 287 с.
- Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевков / АН СССР. УНЦ. Ин-т экологии растений и животных. М.: Наука, 1979. 148 с.
- Шубин И. Г. Экология полевки Стрельцова в Казахском нагорье // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1959. Т. 10. С. 87–113.
- Blizard D. A. Situational determinants of open field behaviour in *Mus musculus* // Br. Journ. Psychol. 1971. Vol. 62, N 2. P. 245–252.
- Budaev S. V. “Personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency // J. Comp. Psychol. 1997. Vol. 111. P. 399–411.
- Eilam D. Open field behavior withstands drastic changes in arena size // Behav. Brain Res. 2003. Vol. 142, N 1-2. P. 53–62.
- Eilam D., Dank M., Maurer R. Voles scale locomotion to the size of the open field by adjusting the distance between stops: a possible link to path integration // Ibid. 2003. Vol. 141, N 1. P. 73–81.
- Hall C. S. Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality // J. Comp. Psychol. 1934. Vol. 18, N 3. P. 385–403.
- Hall C. S. Emotional behavior in the rat. III. The relationship between emotionality and ambulatory activity // Ibid. 1936. Vol. 22. P. 345–352.
- Kaluff A. V., Tuohimaa P. Contrasting grooming phenotypes in C57Bl/6 and 129S1/SvImJ mice // Brain Res. 2004. Vol. 1028, N 1. P. 75–82.
- Krsiak M., Janku I. Measurement of pharmacological depression of exploratory activity in mice: a contribution to the problem of time economy and sensitivity // Psychopharmacology. 1971. Vol. 21, N 2. P. 118–130.
- Spruijt B. M., van Hooff J. A., Gispen W. H. Ethology and neurobiology of grooming behavior // Physiol. Rev. 1992. Vol. 72. P. 825–852.
- Walsh R. N., Cummins R. A. The Open Field Test: A critical review // Psychol. Bull. 1976. Vol. 83, N 3. P. 482–504.
- Wilson D. S., Coleman K., Clark A. B., Biederman L. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait // J. Comp. Psychol. 1993. Vol. 107, N 3. P. 250–260.
- Wolf M., van Doorn G. S., Leimar O., Weissing F. J. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities // Nature. 2007. Vol. 447, N 7144. P. 581–584.

## The Open-Field Behavior of Subadults of Two Mountain Vole Species (*Alticola strelzowi* and *A. tuvinicus*)

P. A. ZADUBROVSKIY<sup>1</sup>, A. V. STEPANOVA<sup>2</sup>, N. V. LOPATINA<sup>1</sup>, Yu. N. LITVINOV<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: etolog@mail.ru

<sup>2</sup> Novosibirsk State University  
630090, Novosibirsk, Pirogova str., 2

A comparative study of movement activity and anxiety in the “open field” tests was conducted on the subadult flat-headed and Tuva silver voles using arenas of two diameters of 50 and 63 cm. It was found that the diameter of the arena influenced features of movement in the test conditions. At the arena of larger diameter, individuals of both species had a higher speed of movement and passed a larger distance both in general and on the periphery. Also only at the larger arenas subadult flat-headed voles showed more mobility and probably were less anxious in the test conditions compared to Tuva silver voles. Hypotheses were proposed about the peculiarities of the ecology of these species reflected in their behavior.

**Key words:** open field, flat-headed vole, *Alticola strelzowi*, Tuva silver vole, *Alticola tuvinicus*.