

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ:  
ВОСПРИЯТИЕ ВНЕШНИХ СТИМУЛОВ,  
ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ, ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 612.82

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ  
ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ И ГРЫЗУНОВ  
ИЗ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ В СТАНДАРТНОЙ  
И ОБОГАЩЕННОЙ ВЕРСИИ ТЕСТА «ОТКРЫТОЕ ПОЛЕ»**

© 2025 г. Г. А. Рогов<sup>1, 2, 3</sup>, К. А. Торопова<sup>2</sup>, О. С. Рогожникова<sup>2</sup>,  
В. Ю. Олейниченко<sup>3</sup>, О. И. Ивашкина<sup>2, \*</sup>

<sup>1</sup>Биологический факультет, кафедра высшей нервной деятельности,  
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт перспективных исследований мозга,  
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>3</sup>Биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных,  
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

\*e-mail: oivashkina@gmail.com

Поступила в редакцию 26.09.2024 г.

После доработки 14.11.2024 г.

Принята к публикации 11.12.2024 г.

Исследовательская активность является жизненно важной формой поведения, складывающейся под влиянием среды обитания и индивидуального опыта животных. Для оценки роли этих факторов мы изучили исследовательское поведение в идентичной обстановке у трех видов грызунов, различающихся по своим экологическим нишам, особенностям навигации и богатству индивидуально-го опыта: животных из естественных популяций — рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) — и лабораторных мышей линии C57BL/6J. Исследовательское поведение регистрировали в стандартизованном тесте «Открытое поле». Для оценки влияния новизны обстановки животным в течение четырех сессий предлагали обследовать сначала пустое, а затем обогащенное объектами «открытое поле». Экспертная аннотация поведенческого репертуара выявила, что животные совершают 11 специфических поведенческих актов, направленных на освоение пространства в пустой арене, и 22 типа актов в обогащенной арене. При этом нами были выявлены специфические поведенческие акты, характерные только для грызунов из естественных популяций или только для лабораторных мышей. Было установлено, что рыжие полевки проявляют значительно меньшую исследовательскую активность по сравнению с двумя видами мышей, которые по уровню исследовательской активности незначительно отличаются друг от друга. Существенным фактором, влияющим на исследовательскую активность сравниваемых видов, оказалась насыщенность среды объектами. Добавление объектов не только увеличивало общую исследовательскую активность животных, но и изменяло структуру их исследовательского поведения. При этом, в отличие от исходной гипотезы, сам фактор новизны обстановки оказывал на поведение наименьшее влияние, причем эффект различался в зависимости от конкретных форм поведения и проявлялся только в комбинации с другими факторами. Полученные результаты выявляют многомерные и нелинейные отношения в факторах, детерминирующих поведение грызунов в тесте «открытое поле», которые следует учитывать в анализе нейронных основ этого поведения и при интерпретации исследовательского поведения животных в естественных условиях.

**Ключевые слова:** исследовательское поведение, грызуны из естественных популяций, открытое поле, обогащенная среда, малые лесные мыши (*Sylvaemus uralensis*), рыжие полевки (*Clethrionomys glareolus*), лабораторные мыши линии C57BL/6J

DOI: 10.31857/S0044467725020061

## ВВЕДЕНИЕ

Исследовательская активность является одной из наиболее важных и распространенных форм поведения, варьируя от простых ориентировочных реакций на неожиданные стимулы до сложных комплексов действий, направленных на изучение свойств объектов в окружающей среде. Сравнительный анализ этого поведения у различных видов животных позволяет выявлять специфические поведенческие стратегии, связанные, например, с поиском пищи и избеганием хищников, и представляет значительный интерес для понимания характера эволюционных и экологических адаптаций, влияющих на выживание и репродуктивный успех.

Исследовательская активность животных зависит от целого комплекса факторов, таких как новизна среды, ее насыщенность объектами, наличие пищи, укрытий или признаков опасности, а также от особенностей самого животного: его индивидуального опыта, пола, возраста и экологических характеристик вида (Birke et al., 1985; File, 2001; Rymer, Pillay, 2012). В данной работе мы поставили цель систематически оценить влияние ряда этих факторов — новизны среды, ее насыщенности объектами, экологических особенностей видов и индивидуального опыта животных — на исследовательское поведение грызунов нескольких видов в стандартизованном тесте «Открытое поле», широко используемом для поведенческих, нейробиологических и фармакологических исследований в лабораторных условиях.

Тест «Открытое поле» (ОП) является одним из самых распространенных тестов для первичной оценки поведенческих особенностей животных разных видов, а также животных, имеющих различные генотипы или генетические модификации, или находящихся под действием самых разнообразных фармакологических агентов (Seibenhener, Wooten, 2015; Shieh, Yang, 2019; La-Vu et al., 2020; Pentkowski et al., 2021; Knight et al., 2021). Известно, что исследовательское и навигационное поведение грызунов в «открытом поле» критически зависит от функций гиппокампа (Cercato et al., 2014; Lalonde, Strazielle, 2017; Fredes, Shigemoto, 2021). При этом среди мышевидных грызунов наблюдается большая вариабельность особенностей строения, биохимии и цитоархитектоники гиппокампа (Donovan, Slomianka, 1996; Pleskacheva et al., 2000; Patil et al., 2011; Cavegn et al., 2013; Wiget et al., 2017; Jörimann et al., 2023.) Таким образом, различия поведения грызунов разных видов в тесте ОП могут также отражать различия в строении их гиппокампальной системы.

Для оценки влияния экологических особенностей различных видов грызунов на их исследовательское поведение нами были выбраны животные из естественных популяций двух видов: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) и малая лесная

мышь (*Sylvaemus uralensis*). Эти виды не являются близкородственными и сильно различаются по поведенческим особенностям, хотя и населяют сходные биотопы. Рыжая полевка имеет смешанный рацион и питается преимущественно зеленью, предпочитая опушки леса, осветленные участки и поляны. Она активна на протяжении всего дня с пиками активности в вечерние и утренние часы (Громов, Ербаева, 1995), передвигается вдоль системы укрытий короткими перебежками и исследует пространство преимущественно вокруг убежищ (Миронов, Кожевников, 1982). Основу рациона малой лесной мыши составляют семена. Эти мыши активны преимущественно ночью, с пиком активности сразу после наступления темноты. Их местообитание схоже с местообитанием рыжих полевок, но малые лесные мыши используют прыжки и короткие перебежки на открытых пространствах, а также проявляют выраженную вертикальную активность, забираясь на кусты и стволы деревьев — такое поведение нехарактерно для рыжих полевок (Громов, Ербаева, 1995).

Значительная часть данных по поведению лесных мышей была получена на *Apodemus sylvaticus* (Galsworthy et al., 2005; García-Mendoza et al., 2021), который долгое время считался сборным видом, включавшим несколько видов, включая малую лесную мышь (*Sylvaemus uralensis*) (Громов, Ербаева, 1995). В настоящее время эти виды разделены и объединяются в группу *Sylvaemus* (Michaux et al., 2002), в которой лесные и малые лесные мыши считаются сестринскими видами (Martin et al., 2000). В связи с близостью данных видов мы использовали литературные данные, полученные как на малых лесных мышах, так и на лесных мышах. Было показано, что, помимо передвижения вдоль троп и между убежищами, характерного для полевок, лесные мыши активно используют стратегию случайного поиска при обследовании пространства (Corp et al., 1997). Также лесные мыши отмечают точки интереса в пространстве с помощью временных зрительных ориентиров, например мелких объектов, которые животные передвигают в точку интереса. Это уникальная стратегия поведения, которая помогает мышам возвращаться в ранее исследованные места и облегчает пространственную навигацию (Stopka, Macdonald, 2003).

Помимо животных из естественных популяций, в исследовании были использованы лабораторные мыши линии C57BL/6J возрастом 3–4 месяца. Эта линия мышей является стандартом для изучения поведения грызунов в лабораторных условиях (Niu, Liang, 2009; Kamimura et al., 2021). Лабораторные животные, в отличие от грызунов из естественных популяций, имеют более ограниченный индивидуальный жизненный опыт, поскольку они всю свою жизнь проводят в стандартизированной среде вивария. Эти различия в индивидуальном опыте

приводят к различиям в поведении животных. Например, при ежедневном воздействии обогащенной среды можно наблюдать изменения в поведении лабораторных мышей при обследовании нового пространства. Животные, имеющие опыт обогащения среды, иначе исследуют новую среду, что предполагает перенос ранее приобретенных стратегий исследования (Cox et al., 2017; Quintanilla et al., 2021). Животные из естественных популяций проявляют большую осторожность при обследовании нового пространства, что также связано с их жизненным опытом (Augustsson, Meyerson, 2004; Verjat et al., 2021). Например, в природе встреча с хищником может оказать длительное и серьезное воздействие на поведение, выражающееся в подавленной исследовательской активности, что связано с подавлением выработки тестостерона и активацией выработки гормонов стресса (Apfelbach et al., 2005; Midlick et al., 2022).

На исследовательское поведение значительное влияние оказывают параметры среды, в которой находится животное. Новая обстановка, с одной стороны, вызывает страх, но с другой — активизирует исследовательское поведение у грызунов (Montgomery, 1955; Kazlauskas et al., 2005; Mackay, Pillay, 2021). Изменения в исследовательском поведении относительно новизны могут выражаться в двух формах: неофилии и неофобии (Barnett, 1958; Hughes, 2007). Неофилия — это активное исследование нового, а неофобия — активное избегание нового. Также наличие или отсутствие объектов в среде и сложность этих объектов вносят вклад в проявление исследовательского поведения (Pervin, 1978; Koizumi et al., 2021; Chrzanowska et al., 2022). Высокая пространственная сложность в сочетании с перемещением объектов приводит к повышенной осторожности относительно новизны среды (Chrzanowska et al., 2022). Выбор стратегии поведения в значительной степени обусловлен прошлыми сходными ситуациями, которые в момент принятия решения извлекаются из памяти. Таким образом, в большинстве случаев степень избегания или приближения зависит от степени новизны объекта и обстановки (Barnett, 1958; Hughes, 2007; Chrzanowska et al., 2022), в которой он находится, а нарушения памяти оказывают значительное влияние на исследовательское поведение (Manas-Padilla et al., 2021; Fan et al., 2022; Staykov et al., 2022).

Исследовательская активность является одной из базовых форм поведения, на которую оказывает влияние множество факторов как в условиях эксперимента, так и в природных условиях. Важно учитывать не только вклад самих этих факторов, но и их взаимодействие, поскольку оно может приводить к изменениям в репертуаре и структуре поведения, что может выражаться в появлении новых поведенческих актов или изменении количества и продолжительности уже существующих.

## МЕТОДИКА

### *Животные*

В работе использовали 12 неполовозрелых самцов рыжих полевков (*Clethrionomys glareolus*) и 14 неполовозрелых самцов малых лесных мышей (*Sylvaeus uralensis*). После отлова рыжих полевков и малых лесных мышей содержали по одной особи в стандартных лабораторных клетках при постоянной температуре и влажности со свободным доступом к воде и корму. Для адаптации к условиям вивария животным из естественных популяций перед началом эксперимента давали неделю на привыкание.

В работе также были использованы 13 самцов лабораторных мышей линии C57Bl/6J возрастом 3–4 месяца. Данные животные были получены от размножения маточного поголовья в лаборатории. Лабораторных мышей содержали по 5–6 особей.

Всех животных содержали при неинвертированном суточном цикле 12/12 часов, экспериментальные процедуры проводили в светлой фазе цикла с 10:00 до 18:00 часов. Все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике МГУ имени М.В. Ломоносова, заявка №165-ж, заседание 156-д-з 16.11.23.

### *Отлов и отбор экспериментальных выборок грызунов из естественных популяций*

Отлов грызунов из естественных популяций производили на Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского по стандартной методике с применением трапиковых живоловок. Живоловки расставляли в линию через каждые 3–5 метров рядом с бревнами, кустарниками, деревьями и среди высокой травы. Расположение линий выбирали в соответствии с предполагаемыми местами обитания грызунов. В качестве приманки использовали геркулес с нерафинированным подсолнечным маслом.

Для эксперимента отбирали только неполовозрелых самцов рыжих полевков и малых лесных мышей. Пойманных животных других видов, всех самок рыжих полевков и малых лесных мышей, а также самцов неподходящего возраста выпускали в естественную среду в непосредственной близости с местом вылова.

Возраст животных определяли с помощью нескольких методов. Сначала возраст определяли

на основе веса и аногенитального расстояния. Животных включали в эксперимент при соответствующих неполовозрелым особям аногенитальном расстоянии и весе (Kaikusalo, 1972; Григоркина и др., 2008). Средний вес малых лесных мышей составил 15.8 г, а рыжих полевок – 15.6 г. После завершения эксперимента черепа рыжих полевок сохраняли и проводили точное определение возраста по зубам (Turikova et al., 1968). Возраст рыжих полевок во время эксперимента составил 3–4 месяца. Для малых лесных мышей точное определение возраста по зубам невозможно, поэтому его не проводили.

#### Дизайн эксперимента

В работе было необходимо оценить влияние на исследовательское поведение грызунов в «открытом поле» (ОП) фактора новизны, с одной стороны, и фактора обогащения среды – с другой. Для оценки влияния новизны были использованы последовательные помещения животных в арену. Для оценки влияния обогащения пространства использовали обогащенное ОП.

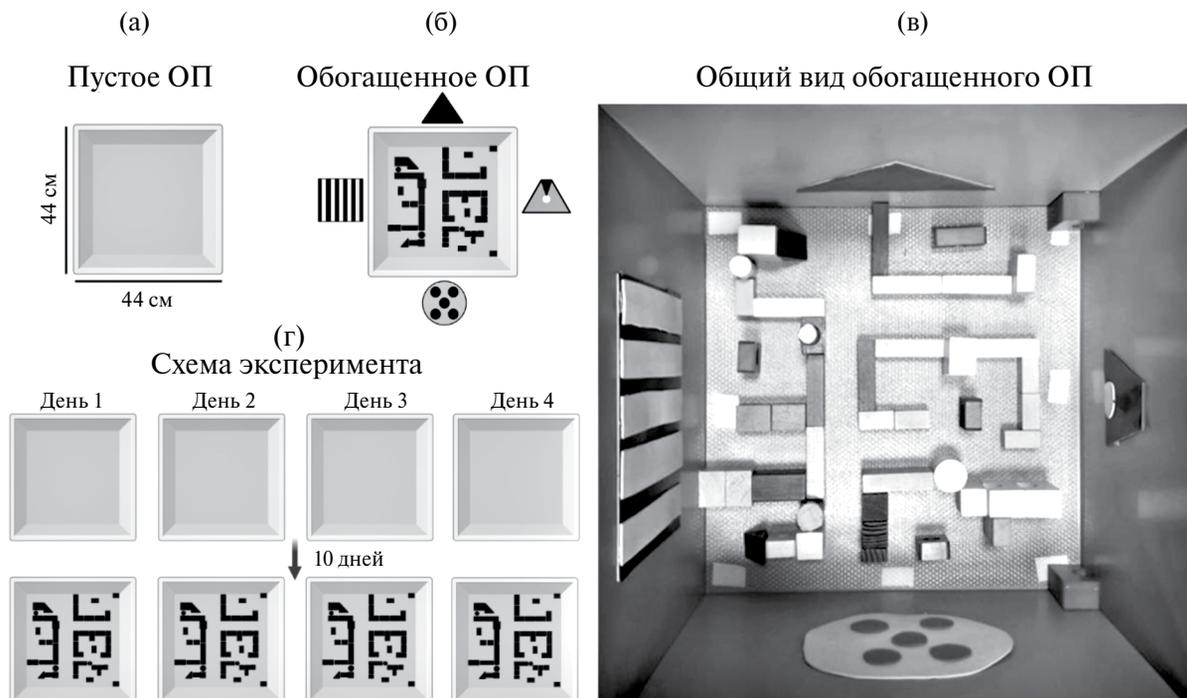
Животных тестировали в пустом ОП, помещая в него на 20 мин 4 раза с промежутком в 24 часа. После десятидневного перерыва проводили

вторую часть эксперимента: животных помещали в обогащенное ОП на протяжении четырех дней по 20 мин (см. рис. 1 (г)). Пустое ОП представляло собой серый пластиковый куб со стороной 44 см без крышки (рис. 1 (а)). Обогащенное ОП имело такую же форму и размеры, но внутри был установлен лабиринт из окрашенных деревянных объектов разной формы и цвета: арки, полуарки, цилиндры, прямоугольники, кубы. Помимо этого, на полу обогащенной арены была наклеена силиконовая пленка с крупным выпуклым рисунком, а на стенках располагались ориентиры (см. рис. 1 (б), (в)). После каждого животного пустую и обогащенную арены протирали 55%-ным раствором этилового спирта.

Во время каждой сессии проводили видеозапись в отсутствие видимого освещения с использованием инфракрасных ламп с помощью камеры Flir Chameleon 3 с частотой 30 кадров в секунду в программе Bonsai, версия 2.7.2.4007 (Lopes et al., 2015).

#### Экспертная аннотация поведения грызунов

Полученные видеозаписи поведения животных обрабатывали экспертно с помощью программы для ручной аннотации поведения BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software)



**Рис. 1.** Дизайн эксперимента. (а) – пустое «Открытое поле», (б) – обогащенное «Открытое поле», (в) – фотография обогащенного «Открытого поля», (г) – схема проведения эксперимента.

**Fig. 1.** The scheme of the experiment. (а) – empty open field, (б) – enriched open field, (в) – photo of enriched open field, (г) – experimental procedure.

от авторов Olivier Friard и Marco Gamba, версии 8.11.4 и 7.13.9. Было выделено 11 поведенческих актов в пустом ОП и 22 акта в обогащенном ОП. Из этих актов на основании полученных результатов для дальнейшего анализа было выбрано 7 поведенческих актов в обоих типах полей и 4 дополнительных поведенческих акта, которые животные демонстрировали только в обогащенном ОП. Для пустого ОП были выделены такие поведенческие акты, как принюхивание, поднятие головы вверх, стойки с опорой и стойки без опоры, прыжки, отдых, царапание. Для обогащенного ОП были выделены дополнительные акты, связанные с исследованием объектов внутри него: принюхивание к объекту, касание объекта, нахождение на объекте, перелезание через объект. Для каждого поведенческого акта была зарегистрирована длительность и подсчитано общее количество актов. Всего было проанализировано 351 видео по 20 мин.

Каждый поведенческий акт имеет специфический биологический смысл для животных, которым определяются критерии выделения актов. Принюхивание — основной элемент исследовательского поведения у грызунов, представляет собой запаховое обследование пространства. Этот акт выделяли по движению носа и вибриссных подушек животного. Стойки также являются важной частью исследовательского поведения грызунов и дают животному возможность осмотреть и обнюхать большой объем окружающего пространства. Критерии выделения стоек — вертикальное положение тела животного и наличие или отсутствие опоры на стенку арены или объект передними лапами. Поднятие головы вверх, по-видимому, связано с запаховым и зрительным обследованием арены. Критерием выделения данного акта являлось поднятие головы выше уровня тела. Во время акта отдыха животное ложилось на живот или на бок. Царапание связано с попытками животного выбраться из арены, зацепившись за стенку. Критерий выделения — поступательные движения лапами по стенкам арены. Прыжки, по-видимому, также связаны с попытками животных выбраться из «открытого поля». Критерием выделения прыжков служил отрыв всех четырех лап от пола арены.

Для обогащенного ОП были выделены поведенческие акты, связанные с взаимодействием с объектами. Принюхивание к объекту — акт, направленный на изучение предметов внутри арены. Критерием выделения данного акта являлось касание носом объекта. Касание выделяли визуально, при видимом соприкосновении. Регистрировали также нахождение животного на объекте. Целью этого акта могло быть, например, исследование пространства ОП с объекта. Перелезание через объект — это перемещение между секциями кубиков внутри поля: перепрыгивание, переход.

### *Статистический анализ данных*

Статистическую обработку данных и построение графиков проводили с помощью статистического пакета GraphPad Prism 9.5. (GraphPad Software). Поведенческие акты были разделены две группы: встречающиеся часто (у каждого экспериментального животного хотя бы один раз за сессию): принюхивание, поднятие головы вверх, стойки с опорой и без опоры, а также акты, направленные на взаимодействие с объектами — принюхивание, касание, нахождение на объекте и перелезание через объект; редко встречающиеся поведенческие акты (не в каждой сессии и не у каждого животного): царапание, отдых и прыжки.

Часто встречающиеся акты представлены на графиках в виде среднего значения и 95%-ного доверительного интервала. В анализ брали только данные о поведении трех видов животных при первом и четвертом помещении в пустое ОП и первом и четвертом помещении в обогащенное ОП. Акты, встречавшиеся в обоих типах ОП, были проанализированы с помощью трехфакторного дисперсионного анализа ANOVA и апостериорного критерия Тьюки. Акты, направленные на обследование объектов — при помощи двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA и апостериорного критерия Тьюки.

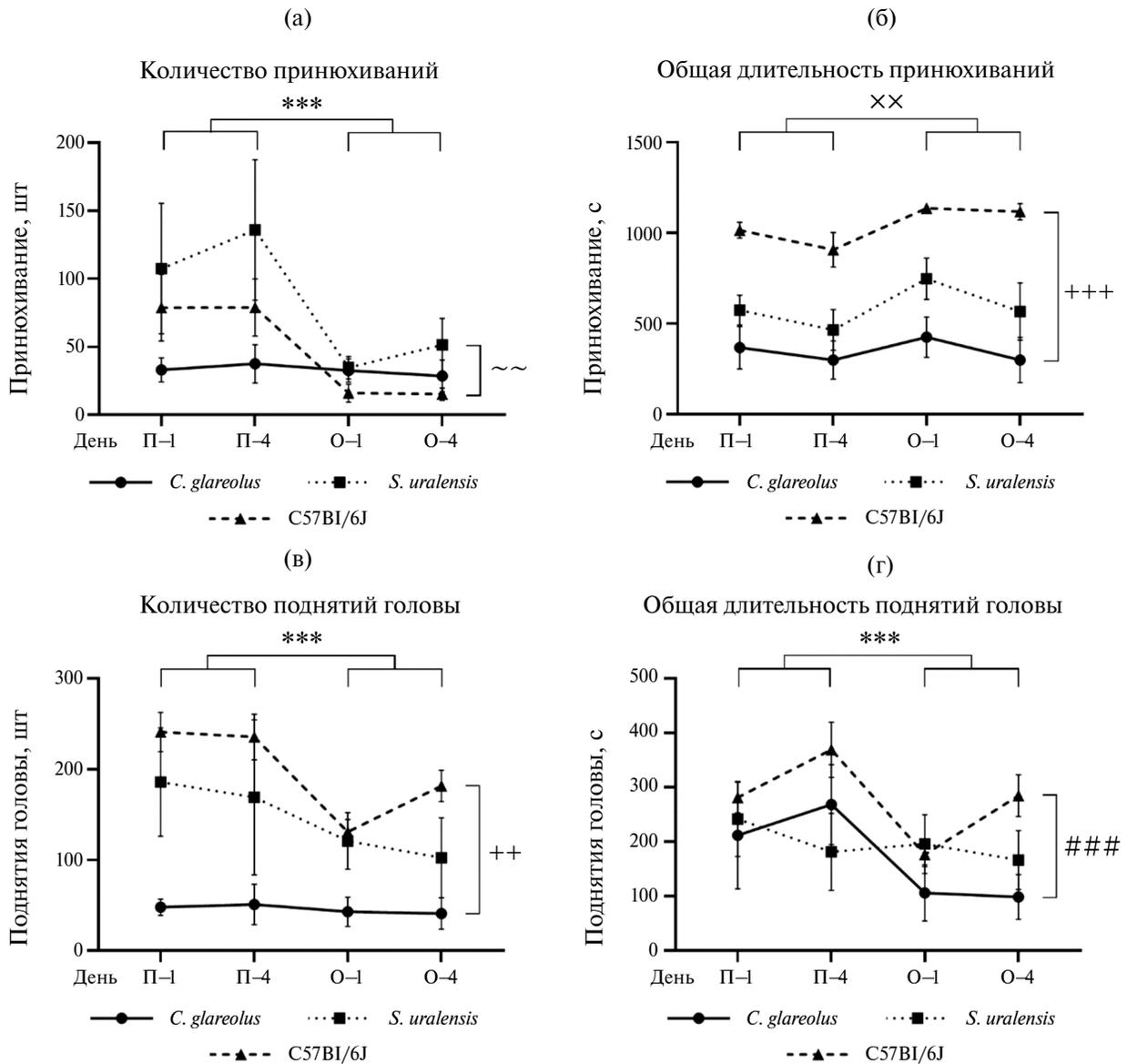
Для редко встречающихся актов (прыжков, отдыха и царапания) проводили усреднение доли животных каждого вида, совершающих данный акт, по 4 помещениям в пустое ОП и отдельно по 4 помещениям в обогащенное ОП. Редко встречающиеся акты представлены на графиках в виде доли животных (в процентах), осуществлявших данный акт, от общего количества принимавших участие в эксперименте животных данного вида. Данные по редко встречающимся актам анализировали при помощи двухфакторного критерия хи-квадрат. Для попарных сравнений редко встречающихся актов использовали критерий хи-квадрат с поправкой Бонферрони — в этом случае значимыми считали различия с  $p < 0.0056$ , так как проводили 9 попарных сравнений.

Схему эксперимента изображали с использованием BioRender.com.

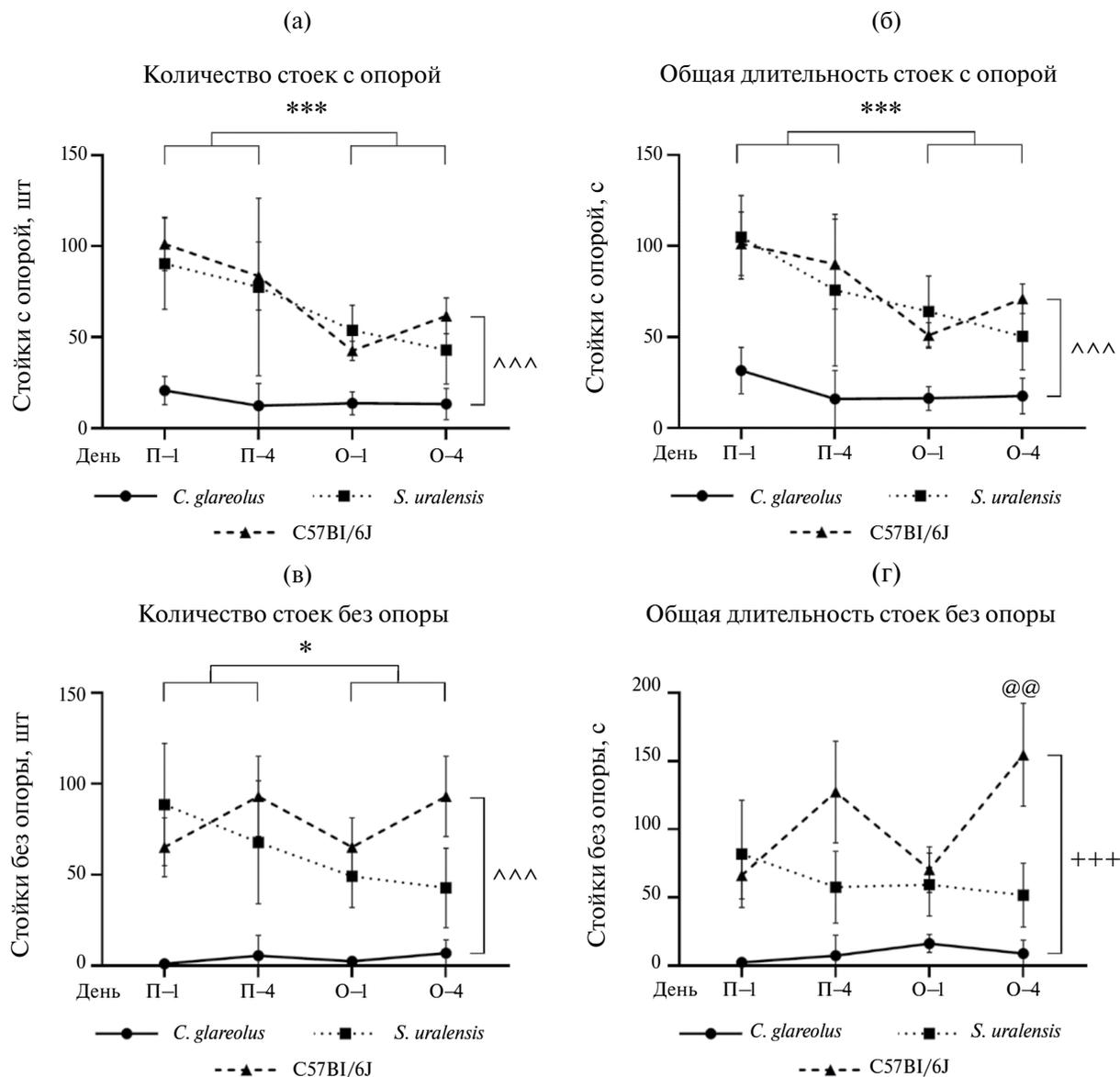
### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### *Видовая принадлежность грызунов и степень обогащения пространства объектами являются определяющими для исследовательского поведения*

На рис. 2 и рис. 3 представлены данные по различным исследовательским поведенческим актам у животных трех видов в пустом и обогащенном ОП. Так, при анализе данных по количеству актов



**Рис. 2.** Количество и общая длительность принюхиваний и поднятий головы вверх у рыжих полевков (*C. glareolus*), малых лесных мышей (*S. uralensis*) и лабораторных мышей (C57Bl/6J) в пустом и обогащенном ОП. (а) – количество обнюхиваний, (б) – общая длительность принюхиваний, (в) – количество поднятий головы вверх, (г) – общая длительность поднятий головы вверх. В-1, В-4 – первое и четвертое помещение в пустое ОП соответственно; С-1, С-4 – первое и четвертое помещение в обогащенное ОП соответственно. \*\*\* –  $p < 0.0001$ , фактор «тип ОП», в пустом ОП животные делают больше принюхиваний, больше подъемов головы и больше общая длительность поднятий головы, чем в обогащенном ОП; xx –  $p < 0.01$ , фактор «тип ОП», в обогащенном ОП больше общая длительность принюхиваний, чем в пустом ОП; ++ –  $p < 0.01$ , +++ –  $p < 0.0001$  при попарном сравнении каждого вида с каждым, ~ –  $p < 0.01$  при сравнении рыжих полевков и лабораторных мышей с малыми лесными мышами, ### –  $p < 0.0001$  при сравнении рыжих полевков и малых лесных мышей с лабораторными мышами, апостериорный критерий Тьюки. **Fig. 2.** The number and total duration of sniffing and head raises in bank voles (*C. glareolus*), herb field mice (*S. uralensis*), and laboratory mice (C57Bl/6J) in the empty and enriched open field (OF). (a) – number of sniffing, (б) – total duration of sniffing, (в) – number of head raises, (г) – total duration of head raises. B-1, B-4 – first and fourth sections in the empty OF, respectively; C-1, C-4 – first and fourth sections in the enriched OF, respectively. \*\*\* –  $p < 0.0001$ , factor “type of OF,” in the empty OF, animals exhibit more sniffing, more head raises, and greater total duration of head raises compared to the enriched OF; xx –  $p < 0.01$ , factor “type of OF,” in the enriched OF, the total duration of sniffing is greater than in the empty OF; ++ –  $p < 0.01$ , +++ –  $p < 0.0001$  in pairwise comparisons of each species with each other; ~ –  $p < 0.01$  when comparing bank voles and laboratory mice with herb field mice; ### –  $p < 0.0001$  when comparing bank voles and small forest mice with laboratory mice, Tukey’s post hoc test.



**Рис. 3.** Количество и общая длительность стоек с опорой и без опоры у рыжих полевков (*C. glareolus*), малых лесных мышей (*S. uralensis*) и лабораторных мышей (C57Bl/6J) в пустом и обогащенном ОП. (а) – количество стоек с опорой, (б) – общая длительность стоек с опорой, (в) – количество стоек без опоры, (г) – общая длительность стоек без опоры. В-1, В-4 – первое и четвертое помещение в пустое ОП соответственно; С-1, С-4 – первое и четвертое помещение в обогащенное ОП соответственно. \* –  $p < 0.05$ , \*\*\* –  $p < 0.0001$ , фактор «тип ОП», в пустом ОП животные делают больше стоек с опорой и без опоры и больше общая длительность стоек с опорой, чем в обогащенном ОП; +++ –  $p < 0.0001$  при попарном сравнении каждого вида с каждым, ^^ –  $p < 0.0001$  при сравнении малых лесных мышей и лабораторных мышей с рыжими полевками, @@ –  $p = 0.009$  при сравнении длительности стоек без опоры у лабораторных мышей при 1-м и 4-м помещениях в обогащенное ОП, апостериорный критерий Тьюки.

**Fig. 3.** The number and total duration of supported and unsupported rearing in bank voles (*C. glareolus*), herb field mice (*S. uralensis*), and laboratory mice (C57Bl/6J) in empty and enriched OF. (a) – number of supported rearings, (б) – total duration of supported rearings, (в) – number of unsupported rearings, (г) – total duration of unsupported rearings. В-1, В-4 – first and fourth exposure to the empty OF, respectively; С-1, С-4 – first and fourth exposure to the enriched OF, respectively. \* –  $p < 0.05$ , \*\*\* –  $p < 0.0001$ , factor “type of OF”, animals in the empty OF perform more supported and unsupported rearings, and the total duration of supported rearings is higher than in the enriched OF; +++ –  $p < 0.0001$  in pairwise comparison between each species; ^^ –  $p < 0.0001$  when comparing herb field mice and laboratory mice with bank voles; @@ –  $p = 0.009$  in comparison of the duration of unsupported rearings in laboratory mice during the 1st and 4th exposure to the enriched OF, Tukey’s post hoc test.

принюхивания (рис. 2 (а)) было показано, что все три вида животных совершали больше принюхиваний в пустом ОП, чем в обогащенном, независимо от экспериментального дня, и наибольшее количество таких актов делали малые лесные мыши, а рыжие полевки и лабораторные мыши не отличались по этому параметру между собой (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 9.993, p = 0.0004$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 50.28, p < 0.0001$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 3.493, p = 0.0700$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 10.42; p = 0.0003$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 3.557, p = 0.0392$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 0.5693, p = 0.4556$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 0.1206, p = 0.8867$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p = 0.0657$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p = 0.0088$ ). При этом общая длительность принюхивания (рис. 2 (б)), напротив, у всех трех видов животных была больше в обогащенном ОП, чем в пустом, больше в 1-й день, чем в 4-й, и все три вида отличались друг от друга по длительности принюхивания: максимальная была обнаружена у лабораторных мышей, а минимальная – у рыжих полевок (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 249.5, p < 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 10.22, p = 0.0029$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 18.62, p = 0.0001$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 1.401; p = 0.2599$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 1.058, p = 0.3579$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 0.1105, p = 0.7415$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 1.650, p = 0.2066$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ ; попарные сравнения 1-го и 4-го дня обследования пустого или обогащенного ОП у каждого из видов не значимы).

При анализе данных по количеству актов поднятия головы вверх (рис. 2 (в)) было показано, что все три вида животных совершали больше поднятий головы в пустом ОП, чем в обогащенном, независимо от экспериментального дня, и все три вида отличались друг от друга по количеству поднятий головы: максимальное было обнаружено у лабораторных мышей, а минимальное – у рыжих полевок (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 39.04, p < 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 28.73, p < 0.0001$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 0.08921, p = 0.7669$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 5.353, p = 0.0094$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 3.637, p = 0.0367$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 0.9185, p = 0.3445$ ; взаимодействие факторов «тип ОП»,

«день» и «вид»:  $F(2, 35) = 1.354, p = 0.2714$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p = 0.0657$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p = 0.0039$ ). Аналогичные различия наблюдались и при анализе общей длительности поднятий головы вверх (рис. 2 (г)): все три вида животных поднимали голову на большее общее время в пустом ОП, чем в обогащенном, независимо от экспериментального дня, и самую большую длительность данного акта демонстрировали лабораторные мыши, а рыжие полевки и малые лесные мыши не отличались друг от друга (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 12.04, p = 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 37.89, p < 0.0001$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 3.780, p = 0.0599$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 4.772, p = 0.0147$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 9.843, p = 0.0004$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 0.02378, p = 0.8783$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 1.150, p = 0.3284$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p = 0.5359$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p = 0.0001$ ).

Далее мы анализировали стойки, которые разделили на стойки с опорой передними лапами и стойки без опоры (рис. 3). Количество стоек с опорой (рис. 3 (а)) у всех трех видов было больше в пустом ОП, чем в обогащенном, независимо от экспериментального дня, и при этом малые лесные мыши и лабораторные мыши делали значимо больше стоек с опорой, чем рыжие полевки, и не отличались по данному параметру друг от друга (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 32.18, p < 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 21.26, p < 0.0001$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 1.526, p = 0.2250$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 4.109, p = 0.0250$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 1.035, p = 0.3658$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 2.246, p = 0.1429$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 1.066, p = 0.3552$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p = 0.6705$ ). Сходные результаты были получены и для общей длительности стоек с опорой (рис. 3 (б)), однако в этом случае в 1-й день обследования ОП общая длительность акта была больше, чем в 4-й (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 35.92, p < 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 15.30, p < 0.0001$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 4.624, p = 0.0385$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 1.965, p = 0.1553$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 4.129, p = 0.0245$ ; взаимодействие

факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 6.067$ ,  $p = 0.0188$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 0.3613$ ,  $p = 0.6993$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p = 0.8389$ ; попарные сравнения 1-го и 4-го дня обследования пустого или обогащенного ОП у каждого из видов не значимы).

Количество стоек без опоры (рис. 3 (в)) было немного больше в пустом ОП, чем обогащенном, особенно у малых лесных мышей, независимо от экспериментального дня, а кроме того, малые лесные и лабораторные мыши делали значительно больше стоек без опоры, чем рыжие полевки (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 44.45$ ,  $p < 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 6.283$ ,  $p = 0.0170$ ; фактор «день»:  $F(1, 35) = 1.003$ ,  $p = 0.3235$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 7.249$ ,  $p = 0.0023$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 3.750$ ,  $p = 0.0334$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 35) = 0.4061$ ,  $p = 0.5281$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 0.4191$ ,  $p = 0.6609$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p = 0.0973$ ). При этом общая длительность стоек без опоры (рис. 3 (г)) не зависела от типа ОП, однако была больше в 4-й экспериментальный день, чем в 1-й, и у лабораторных мышей в обогащенной арене это различие было значимым, а также все три вида отличались друг от друга по длительности стоек без опоры: она была максимальной у лабораторных мышей, а минимальной – у рыжих полевок (фактор «вид»:  $F(2, 35) = 42.20$ ,  $p < 0.0001$ ; фактор «тип ОП»:  $F(1, 35) = 0.2512$ ,  $p = 0.6194$ ; фактор «день»:  $F(1, 5) = 8.812$ ,  $p = 0.0054$ ; взаимодействие факторов «вид» и «тип ОП»:  $F(2, 35) = 2.422$ ,  $p = 0.1035$ ; взаимодействие факторов «вид» и «день»:  $F(2, 35) = 19.42$ ,  $p < 0.0001$ ; взаимодействие факторов «тип ОП» и «день»:  $F(1, 34) = 0.6248$ ,  $p = 0.4347$ ; взаимодействие факторов «тип ОП», «день» и «вид»:  $F(2, 34) = 1.008$ ,  $p = 0.3756$ ; попарное сравнение видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0001$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ ; попарные сравнения 1-го и 4-го дня обследования пустого или обогащенного ОП у каждого из видов не значимы, кроме сравнения 1-го и 4-го дней в обогащенном ОП у лабораторных мышей:  $p = 0.0090$ ).

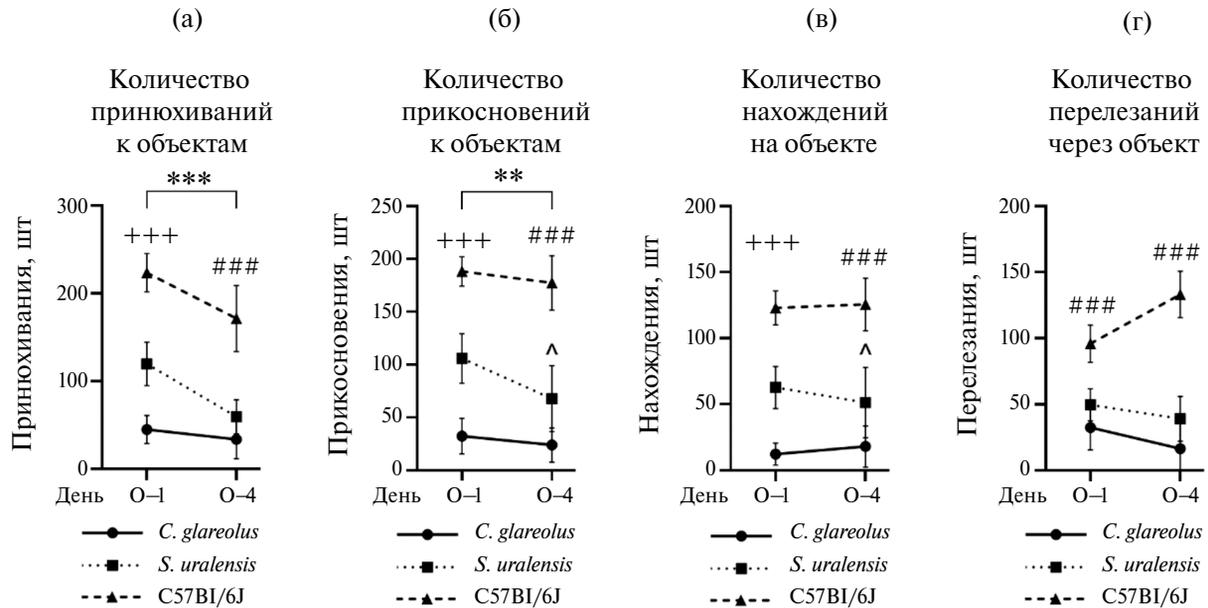
Таким образом, на основании анализа поведенческих актов, отражающих общее исследовательское поведение трех изученных видов грызунов, можно сказать, что рыжие полевки проявляют значительно меньше исследовательской активности

в ОП, чем мыши обоих видов. Малые лесные мыши и лабораторные мыши при этом незначительно отличаются друг от друга. Вторым фактором, значительно влияющим на исследовательскую активность изученных грызунов, помимо их видовой принадлежности, является насыщенность ОП объектами. Мы показали, что в обогащенном ОП снижается и количество, и длительность большинства проанализированных актов, направленных на общее обследование окружающего пространства – исключение составляют общая длительность принюхивания, которая, наоборот, растет в обогащенном ОП, и общая длительность стоек без опоры, которая не изменяется в зависимости от типа ОП. Как мы покажем ниже, такое кажущееся снижение исследовательского поведения в обогащенном ОП не является парадоксом – оно связано с появлением новых исследовательских поведенческих актов, направленных на объекты в обогащенном ОП, и изменением бюджета времени, затрачиваемого животными на общее обследование пространства ОП и на обследование находящихся в нем объектов. Последним проанализированным нами фактором было знакомство животных с ОП – пустым или обогащенным. Чтобы оценить влияние освоенности каждого ОП животными, мы проводили сравнение их поведения при 1-м и 4-м помещении в пустое и обогащенное ОП. Исходя из полученных данных можно сказать, что этот фактор влиял на исследовательское поведение животных наименьшим образом, разнонаправленно в зависимости от поведенческих актов и в комбинации с видом грызунов и типом ОП.

*Уровень исследовательской активности по отношению к объектам зависит от вида животного, однако все животные обследуют объекты активнее в первый раз*

Кроме исследовательских поведенческих актов, совершаемых грызунами как в пустом, так и в обогащенном ОП, нами были выделены также специфические акты, направленные на обследование объектов в обогащенном ОП (рис. 4).

Так, все грызуны делали больше принюхиваний к объектам при 1-м помещении в обогащенное ОП, чем при 4-м, при этом наибольшее количество принюхиваний к объектам совершали лабораторные мыши и наименьшее – рыжие полевки (фактор «день»:  $F(1, 35) = 25.82$ ,  $p < 0.0001$ ; фактор «вид»:  $F(2, 35) = 81.03$ ,  $p < 0.0001$ ; взаимодействие факторов «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 3.404$ ,  $p = 0.0446$ ; попарные сравнения каждого вида грызунов с каждым в 1-м помещении в обогащенное ОП:  $p < 0.0001$ , попарное сравнение видов при 4-м помещении в обогащенное ОП: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p = 0.2582$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ ) – см. рис. 4 (а).



**Рис. 4.** Количество актов, направленных на обследование объектов, у рыжих полевок (*C. glareolus*), малых лесных мышей (*S. uralensis*) и лабораторных мышей (C57Bl/6J) в обогащенном ОП. (а) – количество принюхиваний к объектам, (б) – количество прикосновений к объектам, (в) – количество находений на объекте, (г) – количество перелезаний через объекты. С-1, С-4 – первое и четвертое помещение в обогащенное ОП. \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.0001$ , фактор «день», при 1-м помещении в обогащенное ОП животные делают больше принюхиваний и прикосновений к объектам, чем при 4-м помещении; +++ –  $p < 0.0001$  при попарном сравнении каждого вида с каждым в 1-м помещении в обогащенное ОП, ### –  $p < 0.0001$  при сравнении рыжих полевок и малых лесных мышей с лабораторными мышами, ^ –  $p < 0.05$  при сравнении малых лесных мышей с рыжими полевками, апостериорный критерий Тьюки. **Fig. 4.** The number of object exploration acts in bank voles (*C. glareolus*), herb field mice (*S. uralensis*), and laboratory mice (C57Bl/6J) in the enriched OF. (a) – number of object sniffings, (б) – number of object touches, (в) – number of instances of being on the object, (г) – number of crossings over objects. C-1, C-4 – first and fourth exposure to the enriched OF. \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.0001$ , factor “day,” animals perform more sniffing and touching of objects during the 1st exposure to the enriched OF than during the 4th exposure; +++ –  $p < 0.0001$  in pairwise comparison between each species during the 1st exposure to the enriched OF; ### –  $p < 0.0001$  when comparing bank voles and herb field mice with laboratory mice; ^ –  $p < 0.05$  when comparing herb field mice with bank voles, Tukey’s post hoc test.

Аналогично, все грызуны больше прикасались к объектам при 1-м помещении в обогащенное ОП, чем при 4-м, при этом наибольшее количество касаний объектов совершали лабораторные мыши и наименьшее – рыжие полевки (фактор «день»:  $F(1, 35) = 8.079$ ,  $p = 0.0074$ ; фактор «вид»:  $F(2, 35) = 85.00$ ,  $p < 0.0001$ ; взаимодействие факторов «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 2.031$ ,  $p = 0.1464$ ; попарные сравнения каждого вида грызунов с каждым в 1-м помещении в обогащенное ОП:  $p < 0.0001$ , попарное сравнение видов при 4-м помещении в обогащенное ОП: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p = 0.0103$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$  – см. рис. 4 (б).

При анализе количества находений на объектах (рис. 4 (в)) не было обнаружено зависимости от степени знакомства животных с обогащенным ОП и объектами в нем, однако больше всего на объектах сидели лабораторные мыши и меньше всего – рыжие полевки (фактор «день»:

$F(1, 35) = 0.03893$ ,  $p = 0.8447$ ; фактор «вид»:  $F(2, 35) = 64.53$ ,  $p < 0.0001$ ; взаимодействие факторов «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 1.072$ ,  $p = 0.3532$ ; попарные сравнения каждого вида грызунов с каждым в 1-м помещении в обогащенное ОП:  $p < 0.0001$ , попарное сравнение видов при 4-м помещении в обогащенное ОП: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $P = 0.0146$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ ). Аналогично, и при анализе количества перелезаний через объекты (рис. 4 (г)) не наблюдалось зависимости от степени знакомства животных с обогащенным ОП и объектами в нем, и наибольшее количество данных актов совершали лабораторные мыши (фактор «день»:  $F(1, 35) = 0.6058$ ,  $p = 0.4416$ ; фактор «вид»:  $F(2, 35) = 57.81$ ,  $p < 0.0001$ ; взаимодействие факторов «день» и «вид»:  $F(2, 35) = 13.82$ ,  $p < 0.0001$ ; попарное сравнение видов при 1-м помещении в обогащенное ОП: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p = 0.2380$ , рыжие полевки

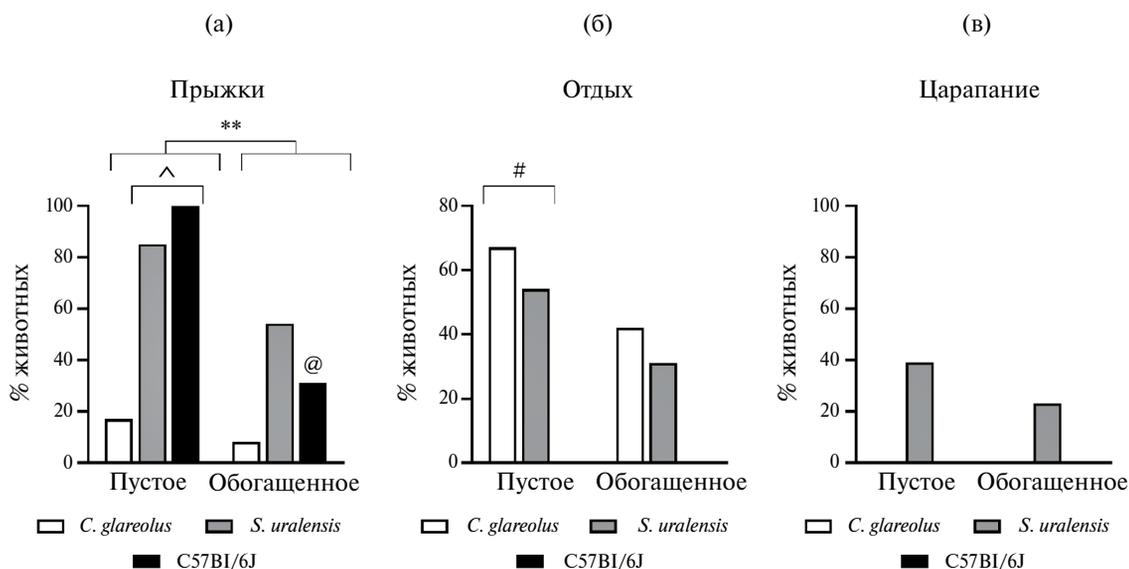
и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , попарное сравнение видов при 4-м помещении в обогащенное ОП: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p = 0.0879$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0001$ ).

Таким образом, из анализа данных о поведенческих актах, направленных на взаимодействие с объектами в обогащенном ОП, можно сделать вывод, что наиболее активно с объектами контактируют лабораторные мыши, а наименее активно – рыжие полевки. При этом по количеству актов приноживания и касания объектов было обнаружено снижение исследовательской активности трех видов грызунов от 1-го помещения в обогащенное ОП к 4-му – то есть по мере ознакомления с обогащенным ОП и объектами в нем. Однако по количеству актов нахождения на объектах и перелезания через объекты такой динамики не наблюдалось. Мы предполагаем, что это связано с тем, что данные акты не являются истинно исследовательскими, и их совершение вызвано не потребностью изучить объект, а иными целями животных – добраться из одной части ОП в другую кратчайшим путем или осмотреть и обнюхать арену с возвышения.

### Некоторые поведенческие акты грызунов видоспецифичны или, наоборот, критически зависят от опыта животных

При анализе поведения трех видов грызунов в пустом и обогащенном ОП нами были замечены некоторые поведенческие акты, не являющиеся исследовательскими, но демонстрирующие важность видовой специфичности и богатства индивидуального опыта животного. К таким актам относились прыжки, отдых и царапание. Эти три типа актов совершали не все животные и не в каждой сессии эксперимента, поэтому на графиках отражена доля животных (в процентах), демонстрирующих данный акт, а также было проведено усреднение этой доли во всех четырех сессиях обследования пустого и обогащенного ОП.

Было показано, что, хотя все три вида грызунов совершают прыжки (рис. 5 (а)), доля рыжих полевок, демонстрирующих данное поведение, была значительно ниже, чем доля малых лесных и лабораторных мышей. Кроме того, все грызуны больше прыгали в пустом, чем в обогащенном ОП ( $p < 0.0001$ , фактор «вид»:  $p < 0.0001$ , фактор «тип ОП»:  $p = 0.0013$ , попарные сравнения видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p < 0.0056$ , рыжие



**Рис. 5.** Доля рыжих полевок (*C. glareolus*), малых лесных мышей (*S. uralensis*) и лабораторных мышей (C57Bl/6J), демонстрирующих прыжки (а), отдых (б) и царапание (в) в пустом и обогащенном ОП. \*  $-p < 0.0056$  при сравнении пустого ОП с обогащенным, ^  $-p < 0.0056$  при сравнении малых лесных мышей и лабораторных мышей с рыжими полевками, #  $-p < 0.0056$  при сравнении рыжих полевок и малых лесных мышей с лабораторными мышами, @  $-p < 0.0056$  при сравнении доли лабораторных мышей, совершающих прыжки, в пустом и обогащенном ОП, критерий хи-квадрат.

**Fig. 5.** The proportion of bank voles (*C. glareolus*), herb field mice (*S. uralensis*), and laboratory mice (C57Bl/6J) demonstrating jumping (a), resting (б), and scratching (в) in the empty and enriched OF. \*\*  $-p < 0.0056$  when comparing the empty OF with the enriched OF; ^  $-p < 0.0056$  when comparing herb field mice and laboratory mice with bank voles; #  $-p < 0.0056$  when comparing bank voles and herb field mice with laboratory mice; @  $-p < 0.0056$  when comparing the proportion of laboratory mice performing jumps in the empty and enriched OF, chi-square test.

полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0056$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p > 0.0056$ ; сравнения прыжков в пустом и обогащенном ОП: рыжие полевки:  $p > 0.0056$ , малые лесные мыши:  $p > 0.0056$ , лабораторные мыши:  $p < 0.0056$ ).

Только грызуны из естественных популяций (рыжие полевки и малые лесные мыши) отдыхали (рис. 5 (б)), для лабораторных мышей данный акт не был характерен ( $p < 0.0001$ , фактор «вид»:  $p < 0.0001$ , фактор «тип ОП»:  $p = 0.1387$ , попарные сравнения видов: рыжие полевки и малые лесные мыши:  $p > 0.0056$ , рыжие полевки и лабораторные мыши:  $p < 0.0056$ , малые лесные мыши и лабораторные мыши:  $p < 0.0056$ ).

Наконец, царапание (рис. 5 (в)) совершали только малые лесные мыши, но не рыжие полевки и лабораторные мыши ( $p = 0.0021$ , фактор «вид»:  $p = 0.0002$ , фактор «тип ОП»:  $p = 0.4547$ , попарные сравнения видов:  $p > 0.0056$ ).

Таким образом, прыжки были характерны для всех трех видов грызунов, но только часть рыжих полевок их совершала, тогда как среди мышей прыгало большинство животных. Акты отдыха, напротив, были свойственны только грызунам из естественных популяций, что, по-видимому, связано с их более богатым опытом и естественной потребностью экономить силы. Царапание при этом было видоспецифическим актом, совершавшимся только малыми лесными мышами и направленным, вероятно, на поиск пути выхода из ОП. Интересно, что в обогащенном ОП прыжков, отдыха и царапания было зарегистрировано меньше, чем в пустом ОП (хотя эти различия были значимыми только для доли животных, совершающих прыжки) — вероятно, это также связано с большей привлекательностью обогащенного ОП для грызунов и превалированием исследования объектов в нем над другими поведенческими актами.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Целью данной работы было изучить влияние таких факторов, как новизна среды, ее насыщенность объектами, а также экологические особенности видов животных и индивидуальный опыт, на исследовательское поведение трех видов грызунов: рыжей полевки, малой лесной мыши и лабораторной мыши. Было показано, что рыжие полевки проявляют значительно меньший уровень исследовательской активности по сравнению с другими видами. Малые лесные мыши и лабораторные мыши отличались друг от друга незначительно, при этом лабораторные мыши вели себя чуть более активно. Схожие различия в уровне исследовательской активности исследованных видов наблюдались и в других работах. Согласно данным литературы, при обследовании

нового пространства рыжие полевки проявляют наименьший уровень исследовательской активности среди нескольких видов полевок и мышей (Dell'Omo et al., 2003). Данные о более высоком уровне исследовательской активности у лабораторных мышей по сравнению с малыми лесными мышами также были представлены в литературе (Galsworthy et al., 2005; van Dijk et al., 2019). Различия в исследовательской активности между малыми лесными мышами и лабораторными мышами могут быть также связаны с особенностями индивидуального опыта животных из естественных популяций: такие животные ведут себя более осторожно в условиях «открытого поля». Ранее было показано, что дикие мыши более осторожны при входе в новое пространство, а также для них характерно избегание открытых пространств и активный поиск убежищ, что лабораторные животные демонстрируют в меньшей степени (Augustsson, Meyerson, 2004).

Некоторые зарегистрированные нами поведенческие акты, такие как прыжки, царапание и отдых, были характерны только для некоторых видов грызунов. Так, прыжки были зафиксированы у всех трех видов, но только небольшая часть рыжих полевок совершала этот акт. Это связано с морфологией конечностей полевок и их основным способом передвижения — короткими перебежками. Наличие такого акта, как отдых, у рыжих полевок и малых лесных мышей связано с экономией сил при обследовании нового пространства. По-видимому, эта стратегия обследования с перерывами на отдых была выработана грызунами на основании прошлого опыта в естественной среде и помогает более эффективно исследовать новое пространство в условиях ограниченных ресурсов. У лабораторных мышей, напротив, отсутствует необходимость экономить ресурсы, так как пища и вода доступны им неограниченно, и у этих животных нами не было обнаружено специфического поведения, связанного с отдыхом. К похожему выводу касательно данной стратегии приходили и другие авторы (Cohen, Teodorescu, 2021). Царапание стенок арены у малых лесных мышей связано с поведением, направленным на поиск выхода. Известно, что малые лесные мыши демонстрируют вертикальную активность и способны взбираться достаточно высоко по ветвям кустарников или стволам деревьев (Громов, Ербаева, 1995). Однако скользкие стенки арены не позволяют малым лесным мышам карабкаться вверх, что приводит к проявлению вертикальной активности в виде усеченного акта царапания.

Помимо специфики видов животных, нами также было проанализировано влияние обогащения пространства объектами на исследовательское поведение. Было показано, что при переходе из пустого в обогащенное ОП количество и длительность

актов, связанных с обследованием внутреннего пространства самой арены, снижались. Исключение составляла общая длительность принюхиваний, которая, наоборот, увеличивалась в обогащенном ОП, и общая длительность стоек без опоры, которая не изменялась в зависимости от типа ОП. В свою очередь, в обогащенном ОП были выявлены новые поведенческие акты, связанные с исследованием объектов. Изменения в структуре поведения связаны с усложнением пространства, с одной стороны, и с изменением бюджета времени обследования пространства — с другой. При добавлении новых объектов направленность исследовательской активности смещалась с пространства арены на предметы внутри арены. В работах других авторов усложнение среды сходным образом меняло направленность исследовательской активности, при этом также увеличивалась и ее интенсивность (Chrzanowska et al., 2022). Лабораторные мыши наиболее активно взаимодействовали с объектами, тогда как рыжие полевки были в этом отношении наиболее пассивны, а малые лесные мыши занимали промежуточное положение. Ранее было показано, что у некоторых диких животных наблюдается индифферентное или опасливое отношение к новым объектам (Koizumi et al., 2021).

Помимо вышеперечисленных факторов на исследовательское поведение грызунов может оказывать влияние новизна обстановки. На основании данных литературы мы предполагали, что именно новизна будет ключевым фактором, изменяющим исследовательское поведение животных (Gordon et al., 2014; Akiti et al., 2022). Однако полученные результаты указывают на то, что в нашем эксперименте новизна внесла наименьший вклад в изменение исследовательской активности. Мы связываем отсутствие снижения уровня исследовательской активности в условиях новизны с низким уровнем освещенности в экспериментальной арене. Освещенность важна при восприятии новой обстановки и новых предметов, и в данном случае, по-видимому, играет критическую роль. В одной из работ было показано, что близкое к сумеречному освещение увеличивает уровень исследовательской активности у мышей, поскольку является наиболее близким к естественным условиям в дикой природе (Tamao et al., 2023). Возраст животных также мог повлиять на их отношение к новизне. Для работы были отобраны самцы из естественных популяций в возрасте subadultus. В этом возрасте наблюдается увеличение интенсивности исследовательского поведения в связи с активным расселением и поиском индивидуального участка (Громов, 2008). Было показано, что взрослые животные хуже, чем молодые, распознают пространственную новизну при перемещении объектов (Maasberg et al., 2012). С возрастом также изменяется и локомоторная активность в ответ на новизну. Например, у молодых

крыс основной реакцией на новизну была стойка, тогда как старые крысы начинали груминг. Молодые особи также проявляли больший уровень локомоторной активности по сравнению со старыми (Rozenthal et al., 1989; Casadesus et al., 2001). Таким образом, мы предполагаем, что для того, чтобы обнаружить снижение исследовательской активности у молодых животных в условиях сумеречного освещения, следовало бы провести большее количество сессий обследования арены.

По полученным результатам можно сделать вывод, что модель «открытое поле», возможно, не является оптимальной установкой для изучения исследовательского поведения рыжих полевок. Низкий уровень исследовательской активности этих животных может быть связан с их основной стратегией перемещения и обследования пространства. Рыжие полевки исследуют пространство вокруг своих нор и убежищ и редко выходят на открытые пространства. К похожему выводу приходили и другие авторы. Например, система Intellicage, основанная на автоматической регистрации поведения животных при их проживании в большой камере, оснащенной условиями для проживания и питания, намного лучше подходит для тестирования данного вида животных. В данной системе есть укрытие, а также исключены взаимодействия с человеком, которые могут вызывать стресс у животного (Galsworthy et al., 2005). Еще одним из примеров подходящей установки может являться автоматизированная установка с радиальным лабиринтом (Mei et al., 2020).

## ВЫВОДЫ

Таким образом, нами была проведена оценка влияния различных факторов, таких как вид, индивидуальный опыт животного, новизна обстановки и ее насыщенность объектами, на исследовательское поведение трех видов грызунов в стандартизованном тесте «Открытое поле». Результаты показали, что вид и индивидуальный опыт оказывают наибольшее влияние на исследовательское поведение, не только непосредственно, но и через взаимодействие с другими факторами. Индивидуальный опыт, по-видимому, в наибольшей степени модифицирует стратегии обследования пространства, тогда как видовые особенности проявляются как в специфических актах поведения, так и в общем характере исследовательской активности. Насыщенность пространства объектами также играет значимую роль в уровне исследовательской активности, и это влияние зависит от индивидуального опыта. Фактор новизны оказал наименьшее влияние на исследовательскую активность, вероятно, из-за условий освещенности, близких к естественным, которые смягчили его воздействие.

Сравнительный анализ поведенческих и нейрофизиологических характеристик видов животных с разной средой обитания открывает возможность изучать влияние окружающей среды на особенности строения и функционирования их мозга, в частности работу гиппокампальной системы, ее роль в пространственной памяти и других адаптивных когнитивных процессах.

### ОГРАНИЧЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе рецензирования работы одним из рецензентов были отмечены некоторые ограничивающие факторы, которые могут влиять на применимость выводов данного исследования к другим работам. Первым таким фактором является содержание животных: в данном исследовании лабораторных мышей содержали в группе, а животных из природных популяций — индивидуально. Было отмечено, что индивидуальное содержание может влиять на локомоторную активность животных. Для того чтобы избежать нежелательного влияния неподходящих виду условий содержания на результаты нашего исследования, для каждого из использованных нами видов было выбрано содержание, максимально соответствующее социальной структуре популяций данного вида в естественной среде: содержание в группах — для социальных лабораторных мышей линии C57BL/6J (*Mus musculus*) и индивидуальное содержание — для территориальных рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) и малых лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*). Другим фактором является время проведения экспериментов. Было отмечено, что исследование поведения в течение 8 ч световой фазы не соответствует ритму чередования периодов сна/бодрствования в этом интервале времени. Однако учет данного фактора (наличия полифазности со сменами отдыха и активности внутри большой суточной фазы) является совершенно не типичным методическим подходом при выполнении теста «открытое поле», и в подавляющем большинстве исследований при тестировании животных данный фактор никак не учитывается — что не является препятствием для обнаружения воспроизводимых особенностей поведения грызунов в «открытом поле».

### ВКЛАД АВТОРОВ

О.И. Ивашкина — руководство работой; О.И. Ивашкина, К.А. Торопова, В.Ю. Олейниченко — концепция; Г.А. Рогов, О.С. Рогожникова — проведение экспериментов, Г.А. Рогов, К.А. Торопова, О.И. Ивашкина — анализ результатов, Г.А. Рогов, О.С. Рогожникова, О.И. Ивашкина, К.А. Торопова, В.Ю. Олейниченко — обсуждение результатов исследования; Г.А. Рогов,

К.А. Торопова, О.И. Ивашкина — написание текста; К.А. Торопова, О.И. Ивашкина — редактирование текста статьи.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Программы развития МГУ, проект №23-Ш03-02.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике МГУ имени М.В. Ломоносова, заявка №165-ж, заседание 156-д-з 16.11.23.

### УКАЗАНИЕ НА ДОСТУПНОСТЬ ПЕРВИЧНЫХ ДАННЫХ

Первичные данные могут быть предоставлены авторами по запросу.

Дополнительные материалы отсутствуют.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Модоров М.В. Анализ населения грызунов в районах техногенного неблагополучия (на примере *Apodemus (S.) Uralensis* из зоны ВУРСА). Экология. 2008. 4: 299–306.
- Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.
- Громов И.М., Ербаева, М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 239 с.
- Мионов А.Д., Кожевников В.С. Характер передвижения рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* в пределах участка и вне его. Зоол. журнал. 1982. 61(9): 1413–1418.
- Akiti K., Tsutsui-Kimura I., Xie Y., Mathis A., Markowitz J. E., Anyoha R., Datta S. R., Mathis M. W., Uchida N., Watabe-Uchida M. Striatal dopamine explains novelty-induced behavioral dynamics and individual variability in threat prediction. Neuron. 2022. 110(22): 3789–3804.

- Apfelbach R., Blanchard C.D., Blanchard R.J., Hayes R.A., McGregor I.S.* The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci Biobehav Rev.* 2005. 29(8): 1123–1144.
- Augustsson H., Meyerson B.J.* Exploration and risk assessment: a comparative study of male house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains. *Physiol. Behav.* 2004. 81(4): 685–698.
- Barnett S.A.* Exploratory behaviour. *Br J Psychol.* 1958. 49(4): 289–310.
- Birke L.I., D'Udine B., Emanuela Albonetti M.* Exploratory behavior of two species of murid rodents, *Acomys cahirinus* and *Mus musculus*: A comparative study. *Behav and Neural Biol.* 1985. 43: 143–161.
- Casadesus G., Shukitt-Hale B., Joseph J.A.* Automated measurement of age-related changes in the locomotor response to environmental novelty and home-cage activity. *Mech Ageing Dev.* 2001. 122(15): 1887–1897.
- Cavegn N., van Dijk R.M., Menges D., Bretschneider H., Phalanndwa M., Chimimba C.T., Isler K., Lipp H.P., Slomianka L., Amrein I.* Habitat-specific shaping of proliferation and neuronal differentiation in adult hippocampal neurogenesis of wild rodents. *Front Neurosci.* 2013. 7: 59.
- Cercato M.C., Coletti N., Snitcofsky M., Aguirre A.I., Kornisiuk E.E., Baez M.V., Jerusalinsky D.A.* Hippocampal NMDA receptors and the previous experience effect on memory. *J Physiol Paris.* 2014. 108(4–6): 263–269.
- Chrzanowska A., Modlinska K., Goncikowska K., Pisula W.* Rat's response to a novelty and increased complexity of the environment resulting from the introduction of movable vs. stationary objects in the free exploration test. *PLoS ONE.* 2022. 17(12): e0279006.
- Cohen, D., Teodorescu K.* On the Effect of Practice on Exploration and Exploitation of Options and Strategies. *Front Psychology.* 2021. 12: 725690.
- Corp N., Gorman M.L., Speakman J.R.* Ranging behaviour and time budgets of male wood mice *Apodemus sylvaticus* in different habitats and seasons. *Oecologia.* 1997. 109(2): 242–250.
- Cox C.D., Palmer L.C., Pham D.T., Trieu B.H., Gall C.M., Lynch G.* Experiential learning in rodents: past experience enables rapid learning and localized encoding in hippocampus. *Learn Mem.* 2017. 24(11): 569–579.
- Dell'Omo G., Pleskacheva M.G., Wolfer D.P., Lipp H.-P., Shore R.F.* Comparative Effects of Exposure to an Organophosphate Pesticide on Locomotor Activity of Laboratory Mice and Five Species of Wild Rodents. *Bull Environ Contam Toxicol.* 2003. 70(1): 138–145.
- Donovan J., Slomianka L.* Distribution of mossy fibres in the hippocampus of two closely related species of mice. *Brain Res.* 1996. 732(1–2): 253–256.
- Fan M., Liu S., Sun H.M., Ma M.D., Gao Y.J., Qi C.C., Xia Q.R., Ge J.F.* Bilateral intracerebroventricular injection of streptozotocin induces AD-like behavioral impairments and neuropathological features in mice: Involved with the fundamental role of neuroinflammation. *Biomed Pharmacother.* 2022. 153: 113375.
- File S.E.* Factors controlling measures of anxiety and responses to novelty in the mouse. *Behav. Brain Res.* 2001. 125: 151–157.
- Fredes F., Shigemoto R.* The role of hippocampal mossy cells in novelty detection. *Neurobiol Learn Mem.* 2021. 183: 107486.
- Galsworthy M.J., Amrein I., Kuptsov P.A., Poletaeva I.I., Zinn P., Rau A., Vyssotski A., Lipp H.P.* A comparison of wild-caught wood mice and bank voles in the IntelliCage: assessing exploration, daily activity patterns and place learning paradigms. *Behav. Brain Res.* 2005. 157(2): 211–217.
- García-Mendoza D., van den Berg H.J.H.J., van den Brink N.W.* Environmental exposure to cadmium reduces the primary antibody-mediated response of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) from differentially polluted locations in the Netherlands. *Environ. Pollut.* 2021. 289: 117909.
- Gordon G., Fonio E., Ahissar E.* Emergent exploration via novelty management. *J Neurosci.* 2014. 34(38): 12646–12661.
- Hughes R.N.* Neotic preferences in laboratory rodents: issues, assessment and substrates. *Neurosci Biobehav Rev.* 2007. 31(3): 441–464
- Jörmann M., Maliković J., Wolfer D.P., Pryce C.R., Endo T., Benner S., Amrein I.* Bank Voles Show More Impulsivity in IntelliCage Learning Tasks than Wood Mice. *Neuroscience.* 2023. 510: 157–170.
- Kaikusalo A.* Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland. *Annales Zoologici Fennici.* 1972. 9(4): 219–224.
- Kamimura Y., Kuwagaki E., Hamano S., Kobayashi M., Yamada Y., Takahata Y., Yoshimoto W., Morimoto H., Yasukawa T., Uozumi Y., Nagasawa K.* Reproducible induction of depressive-like behavior in C57BL/6J mice exposed to chronic social defeat stress with a modified sensory contact protocol. *Life Sci.* 2021. 282: 119821.
- Kazlauskas V., Schuh J., Dall'Igna O.P., Pereira G.S., Bonan C.D., Lara D.R.* Behavioral and cognitive profile of mice with high and low exploratory phenotypes. *Behav Brain Res.* 2005. 162(2): 272–278.
- Knight P., Chellian R., Wilson R., Behnood-Rod A., Panunzio S., Bruijnzeel A.W.* Sex differences in the elevated plus-maze test and large open field test in adult Wistar rats. *Pharmacol Biochem Behav.* 2021. 204: 173168.
- Koizumi R., Kiyokawa Y., Tanaka K.D., Kimura G., Tanikawa T., Takeuchi Y.* Existence of wild brown rats (*Rattus norvegicus*) that are indifferent to novel objects. *J Vet Med Sci.* 2021. 83(1): 78–83.
- Lalonde R., Strazielle C.* Neuroanatomical pathways underlying the effects of hypothalamo-hypophysial-adrenal hormones on exploratory activity. *Rev Neurosci.* 2017. 28(6): 617–648.
- La-Vu M., Tobias B.C., Schuette P.J., Adhikari A.* To Approach or Avoid: An Introductory Overview of the

- Study of Anxiety Using Rodent Assays. *Front Behav Neurosci*. 2020. 14: 145.
- Lopes G., Bonacchi N., Frazão J., Neto J.P., Atallah B.V., Soares S., Moreira L., Matias S., Itskov P.M., Correia P.A., Medina R.E., Calcaterra L., Dreosti E., Patton J.J., Kampff A.R. Bonsai: an event-based framework for processing and controlling data streams. 2015. *Front Neuroinform* 9: 7.
- Maasberg D.W., Shelley L.E., Gilbert P.E. Age-related changes in detection of spatial novelty. *Behav Brain Res*. 2012. 228(2): 447–451.
- Mackay M.K., Pillay N. Environmental correlates of exploratory behavior and anxiety in three African striped mouse (*Rhabdomys*) taxa occurring in different habitats and contexts. *J Comp Psychol*. 2021. 135(3): 304–314.
- Mañas-Padilla M.C., Ávila-Gámiz F., Gil-Rodríguez S., Ladrón de Guevara-Miranda D., Rodríguez de Fonseca F., Santín L.J., Castilla-Ortega E. Persistent changes in exploration and hyperactivity coexist with cognitive impairment in mice withdrawn from chronic cocaine. *Physiol Behav*. 2021. 240: 113542.
- Martin Y., Gerlach G., Schlötterer C., Meyer A. Molecular phylogeny of European muroid rodents based on complete cytochrome b sequences. *Mol Phylogenet Evol*. 2000. 16(1): 37–47.
- Mei J., Kohler J., Winter Y., Spies C., Endres M., Banneke S., Emmrich J.V. Automated radial 8-arm maze: A voluntary and stress-free behavior test to assess spatial learning and memory in mice. *Behav Brain Res*. 2020. 381: 112352.
- Michaux J.R., Chevret P., Filippucci M.-G., Macholan M. Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome b and 12S rRNA. *Mol Phylogenet Evol*. 2002. 23(2): 123–136.
- Midlick D.M., Garris S.S., Rohrer K.N., Ferkin M.H. Sexual differences in responses of meadow voles to environmental cues in the presence of mink odor. *Anim Cogn*. 2022. 25(4): 1003–1011.
- Montgomery K.C. The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory drive. *J Comp Physiol Psychol*. 1955. 48(4): 254–260.
- Niu Y., Liang S. Genetic differentiation within the inbred C57BL/6J mouse strain. *J Zool*. 2009. 278(1): 42–47.
- Patil S.S., Schlick F., Höger H., Lubec G. Linkage of hippocampal proteins to spatial memory formation and strain-dependence in *Apodemus sylvaticus*, C57BL/6J and PWD/PhJ mice. *Neurochem Int*. 2010. 56(3): 522–527.
- Patil S.S., Boddul S.V., Schlick K., Kang S.U., Zehetmayer S., Höger H., Lubec G. Differences in hippocampal protein levels between C57Bl/6J, PWD/PhJ, and *Apodemus sylvaticus* are paralleled by differences in spatial memory. *Hippocampus*. 2011. 21(7): 714–723.
- Pentkowski N.S., Rogge-Obando K.K., Donaldson T.N., Bouquin S.J., Clark B.J. Anxiety and Alzheimer's disease: Behavioral analysis and neural basis in rodent models of Alzheimer's-related neuropathology. *Neurosci Biobehav Rev*. 2021. 127: 647–658.
- Pervin L.A. Definitions, measurements, and classifications of stimuli, situations, and environments. *Hum Ecol*. 1978 6: 71–105.
- Pleskacheva M.G., Wolfer D.P., Kupriyanova I.F., Nikolenko D.L., Scheffrahn H., Dell'Omo G., Lipp H.P. Hippocampal mossy fibers and swimming navigation learning in two vole species occupying different habitats. *Hippocampus*. 2000. 10(1): 17–30.
- Quintanilla J., Cox B.M., Gall C.M., Mahler S.V., Lynch G. Retrograde enhancement of episodic learning by a postlearning stimulus. *Learn Mem*. 2021. 28(3): 82–86.
- Rosenthal M.J., Varela M., Garcia A., Britton D.R. Age-related changes in the motor response to environmental novelty in the rat. *Exp Gerontol*. 1989. 24(2): 149–157.
- Rymer T.L., Pillay N. The Development of Exploratory Behaviour in the African Striped Mouse *Rhabdomys* Reflects a Gene × Environment Compromise. *Behav Genet*. 2012. 42: 845–856.
- Seibenhener M.L., Wooten M.C. Use of the Open Field Maze to measure locomotor and anxiety-like behavior in mice. *J Vis Exp*. 2015. 96: e52434.
- Shieh K.R., Yang S.C. Exploratory and agile behaviors with central dopaminergic activities in open field tests in Formosan wood mice (*Apodemus semotus*). *J Exp Biol*. 2019. 222(Pt 18): jeb199356.
- Staykov H., Lazarova M., Hassanova Y., Stefanova M., Tancheva L., Nikolov R. Neuromodulatory Mechanisms of a Memory Loss-Preventive Effect of Alpha-Lipoic Acid in an Experimental Rat Model of Dementia. *J Mol Neurosci*. 2022. 72(5): 1018–1025.
- Stopka P., Macdonald D.W. Way-marking behaviour: an aid to spatial navigation in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *BMC Ecol*. 2003. 3: 3.
- Tamayo E., Moulard J.W., Lucas R.J., & Brown T.M. Regulation of mouse exploratory behaviour by irradiance and cone-opponent signals. *BMC biology*. 2023. 21(1): 178.
- Tupikova N.V., Sidorova G.A., Konovalova E.A. A method of age determination in *Clethrionomys*. *Acta Theriol*. 1968. 13: 99–115.
- van Dijk R.M., Wiget F., Wolfer D.P., Slomianka L., Amrein I. Consistent within-group covariance of septal and temporal hippocampal neurogenesis with behavioral phenotypes for exploration and memory retention across wild and laboratory small rodents. *Behav Brain Res*. 2019. 372: 112034.
- Verjat A., Devienne P., Rödel HG, Féron C. More exploratory house mice judge an ambiguous situation more negatively. *Anim Cogn*. 2021. 24 (1): 53–64.
- Wiget F., van Dijk R.M., Louet E.R., Slomianka L., Amrein I. Effects of Strain and Species on the Septo-Temporal Distribution of Adult Neurogenesis in Rodents. *Front Neurosci*. 2017. 11: 719.

## COMPARATIVE ANALYSIS OF RESEARCH BEHAVIOR OF LABORATORY MICE AND WILD RODENTS IN STANDARD AND ENRICHED VERSIONS OF THE OPEN FIELD TASK

G. A. Rogov<sup>a, b, c</sup>, K. A. Toropova<sup>b</sup>, O. S. Rogozhnikova<sup>b</sup>,  
V. Yu. Oleinichenko<sup>c</sup>, O. I. Ivashkina<sup>b, #</sup>

<sup>a</sup>Faculty of Biology, Department of Higher Nervous Activity, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>b</sup>Institute for Advanced Brain Studies, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>c</sup>Faculty of Biology, Department of Vertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

#e-mail: oivashkina@gmail.com

Exploratory activity is a vital form of behavior influenced by the habitat and individual experiences of animals. To assess the roles of these factors, we studied exploratory behavior in an identical setting among three rodent species that differ in their ecological niches, navigation characteristics, and levels of individual experience: wild animals from natural populations — bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and the herb field mouse (*Sylvaemus uralensis*)—and C57BL/6J laboratory mice. Exploratory behavior was measured in a standardized open field test. To evaluate the influence of environmental novelty, animals had four sessions of empty open field exploration followed by four sessions in an enriched open field. Expert annotation of the behavioral patterns revealed that the animals engaged in 11 specific behavioral acts to explore the empty arena and 22 types of acts in the enriched arena. Notably, we identified specific behavioral acts in either wild rodents or laboratory mice. Bank voles displayed significantly less exploratory activity compared to the mouse species, which showed only slight differences in exploratory behavior. A key factor influencing the exploratory activity of the compared species was the enrichment of the arena with objects. The addition of objects not only increased the overall exploratory activity of the animals but also altered the structure of their exploratory behavior. Contrary to the initial hypothesis, the factor of environmental novelty had the least influence on behavior, with effects varying depending on specific behavioral forms and manifesting only in combination with other factors. The results reveal complex and nonlinear relationships among the factors determining rodent behavior in the open field task, which should be considered in analyzing the neural bases of this behavior and interpreting exploratory behavior in natural conditions.

*Keywords:* exploratory behavior, rodents from natural populations, open field, enriched environment, herb field mice (*Sylvaemus uralensis*), bank voles (*Clethrionomys glareolus*), C57BL/6J mice