

Роль полиморфизма по окраске шерсти в поведенческой защите от пернатых хищников

Г. Г. НАЗАРОВА, Л. П. ПРОСКУРНЯК

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: galinanazarova@mail.ru

Статья поступила 11.06.2024

После доработки 18.06.2024

Принята к печати 20.06.2024

АННОТАЦИЯ

Хищники – важный фактор популяционной динамики и эволюции. Помимо сокращения численности они вызывают адаптивные изменения в морфологии, физиологии и поведении жертвы. По предположению многих авторов, судорожное поведение сформировалось в эволюции как рефлекторная реакция защиты от захвата хищником. Возникновение судорожных припадков нарушает стереотип охотничьего поведения хищных птиц и может повышать вероятность выживания жертвы. Изучена связь окраски шерстного покрова водяных полевок (*Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758)) с предрасположенностью к судорожным припадкам, вызванным тактильными стимулами. Выяснено, что среди бурых особей доля предрасположенных к припадкам достоверно выше, чем среди темно-бурых и черных. Сравнение соотношения разных окрасочных фенотипов в природной популяции и в добыче пернатых хищников с использованием ранее опубликованных данных показало, что черные особи подвергаются большему риску стать жертвой хищных птиц. Рефлекторные судороги, развивающиеся в ответ на тактильные стимулы, затрудняют захват добычи хищником и могут являться элементом антихищнического поведения.

Ключевые слова: пернатые хищники, *Arvicola amphibius*, окрасочный полиморфизм, судорожные припадки, антихищническое поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Окраска животных – наиболее изменчивый морфологический признак, связанный с внутривидовой коммуникацией, маскировкой, терморегуляцией, реализацией физиологических функций [Беляев, Евсиков, 1967; Евсиков, 1987; Трапезов, Маркель, 1989; Попова и др., 1994; Hayssen et al., 2002]. Окрасочный полиморфизм – сосуществование в одной популяции нескольких генетически детерминированных цветовых морф, при условии, что частота самой редкой морфы значительно превышает частоту, характерную

для спонтанных мутаций [Huxley, 1955]. В популяциях водяной полевки поддерживается полиморфизм по окраске шерстного покрова. Бурые – наиболее распространенный фенотип, гомозиготы по доминантному аллелю дикого типа *agouti* (A), черные – редкий фенотип, гомозиготы по рецессивному аллелю *nonagouti extreme* (a^e), темно-бурые – гетерозиготы (Aa^e) [Наследова и др., 1980; Прасолова и др., 1991].

Меланогенез контролируется рецептором меланокортина MC₁R, экспрессируемым на поверхности меланоцитов и кодируемым ло-

кусом *extention*, и его агонистами: α -меланоцитстимулирующим гормоном (α -MSH) и сигнальным белком агутти (ASP), кодируемым локусом *agouti*. Связывание α -MSH с MC_1R вызывает повышение уровня циклического аденозинмонофосфата и активирует тирозиназу, что приводит к продукции эумеланина – черно-коричневого пигмента. Белок агутти – паракринный сигнальный фактор, секретируемый клетками дермальных сосочков, действует в микроокружении волосяного фолликула, блокируя действие α -MSH на MC_1R . В присутствии ASP синтез эумеланина прекращается и активируется путь, конечным продуктом которого является желто-красный пигмент – феомеланин [Dinulescu, Cone, 2000].

Периодические колебания численности водяной полевки в Северной Барабе, где этот вид доминирует в сообществах грызунов [Литвинов и др., 2013], сопровождаются закономерными изменениями соотношения особей разных окрасочных морф. С окраской шерстного покрова скоррелированы поведенческие и физиологические характеристики водяных полевок, изменяющиеся сопряженно с периодическими колебаниями численности [Евсиков, Мошкин, 1994; Евсиков и др., 2001]. В разные годы популяционного цикла доля черных особей в популяции варьирует от 3,3 до 9,7 %, составляя в среднем 5,5 % [Евсиков и др., 1999].

Колебания численности водяной полевки синхронизированы с численностью высокобильных пернатых хищников [Данилов, 1965; Weber et al., 2002], контролирующих обилие потенциальной добычи на обширных территориях благодаря тетрахроматическому зрению и восприятию в ультрафиолетовом спектре (320–400 нм) отражения от мочевых меток, содержащих феромон-связывающие белки класса липокалинов [Viitala et al., 1995; Honkavaara et al., 2002]. Белки мочи играют важную роль во внутривидовой хемокоммуникации [Tirindelli et al., 2009; Nazarova et al., 2016]. Результаты сравнительного исследования на 10 видах грызунов показали, что с характерной для вида численностью и амплитудой ее колебаний связан половой диморфизм по количеству экскретируемого с мочой белка (у самцов его концентрация в моче выше, чем у самок). У массовых видов грызунов половой диморфизм наиболее выражен, что, с одной стороны, может давать самцам этих видов

преимущество в конкуренции за территорию и брачных партнеров [Назарова и др., 2018], с другой – увеличивать вероятность гибели от пернатых хищников [Koivula et al., 1999].

По мнению Свенсона [Svensson, 2017], экологические факторы должны быть в центре внимания исследований механизмов поддержания окрасочного полиморфизма и эволюции адаптаций. Отношения между хищником и жертвой – фундаментальный аспект экологии и эволюции. Хищники отлавливают наиболее многочисленный и доступный вид. Водяная полевка в периоды пика численности составляет 75–100 % в добыче большого подорлика, черного коршуна, полевого луны, обыкновенной пустельги. По наблюдениям О. Н. Данилова [1976], хищные птицы избирательно отлавливают черных особей.

Для установления роли окраски шерстного покрова грызунов в защите от хищников используют пластилиновые модели. Р. Боч [Bocz, 2022] сравнил “выживаемость” пластилиновых моделей, имитирующих окраску полевой (*Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)) и лесной (*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758)) мышей. В каждой группе половина пластилиновых моделей была обработана мочой особей соответствующего вида. Результаты показали, что на успех добычи наземных хищников влияет не внешний вид потенциальной жертвы, а наличие запаха мочи. Другие авторы, учитывавшие не только цвет модели, но и цвет субстрата, установили, что пластилиновые модели берегового хомячка (*Peromyscus polionotus* (Wagner, 1843)), соответствующие цвету субстрата, в среднем в 3 раза реже подвергаются нападению хищников, чем другие цветовые модели, а на участках, лишенных растительности, еще реже [Vignieri et al., 2010]. Вариации окраски шерсти каменных карманных мышей (*Chaetodipus intermedius* (Merriam, 1889)), обитающих в южной Аризоне, Нью-Мексико и в прилегающих районах на севере Мексики, – известный пример адаптивного отбора, связанного с типом среды обитания. Мыши, живущие на светлых камнях, имеют светлую окраску, а на темной лаве – меланистическую, что обеспечивает защиту от хищников. Выяснено, что различия в окраске обусловлены полиморфизмом одного нуклеотида в гене Mc_1R [Nachman et al., 2003].

Защитная окраска – первая линия защиты от хищников. Другим эффективным, но наименее изученным способом защиты, особенно у млекопитающих, служит непредсказуемое поведение ('protean' behavior), затрудняющее поимку жертвы и, следовательно, увеличивающее ее шансы на выживание [Chance, Russell, 1959; Driver, Humphries, 1970; Dixon, 1998]. К такому поведению у грызунов относят каталепсию – пассивно-оборонительную замирающую реакцию [Humphreys, Ruxton, 2018], и тонико-клонические судорожные припадки, развивающиеся рефлексивно в ответ на акустические или тактильные стимулы [Bronson, De La Rosa, 1994; Полетаева и др., 2017]. Подобные поведенческие реакции адаптивны, поскольку нарушают восприятие знакомого "образа жертвы" и стереотипную последовательность успешного охотничьего поведения [Chance, 1957].

Хищники напрямую регулируют численность жертвы и индуцируют изменения в ее поведении, морфологии и физиологии. Показано, что циклические изменения численности хищников, взаимосвязанные с периодическими колебаниями численности жертвы, отражаются на стрессированности животных, повышающейся с увеличением риска нападения хищников. У зайцев (*Lepus americanus* (Erxleben, 1777)) и водяных полевок (*A. amphibius*, *A. scherman* (Shaw 1801)) на спаде численности популяции, совпадающей с фазой пика численности хищников, увеличивается содержание кортикостерона в крови и фекалиях [Мошкин, 1989; Charbonnel et al., 2008; Sheriff et al., 2011; Lavergne et al., 2014]. У водяных полевок со спадом численности чаще развиваются наследственно обусловленные судорожные припадки после взятия их в руки, чем у полевок с других фаз популяционного цикла [Назарова, Проскурняк, 2022]. Подобные рефлексивные реакции в ответ на тактильные стимулы отмечены и у других представителей подсемейства полевочных [Bronson, De La Rosa, 1994; Schönecker, 2009].

С целью выяснения, влияют ли гены окраски шерстного покрова водяных полевок на вероятность поимки пернатыми хищниками и предрасположенность к судорожным состояниям в ответ на тактильные стимулы, в настоящем исследовании решались следующие задачи: 1) используя опубликованные дан-

ные Ю. Н. Данилова [1976] и А. И. Николаевой [1978], полученные в комплексных экспедиционных исследованиях в Северной Барабе, оценить различия между частотами особей разных окрасочных фенотипов в добыче пернатых хищников и в природной популяции; 2) в условиях контролируемого содержания и разведения водяных полевок выяснить связь предрасположенности к судорожным припадкам, вызванных тактильными стимулами, с окраской шерстного покрова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

О. Н. Данилов и А. И. Николаева проводили полевые исследования в 1959–1960 гг. в окрестностях с. Кама Куйбышевского района Новосибирской области по плану комплексной Барабинской экспедиции, возглавляемой д-ром биол. наук, проф. С. С. Фолитаревым. Используя опубликованные данные этих авторов, полученные в одно время и в одном месте проведения полевых исследований, мы сравнили частоты особей разных окрасочных фенотипов в добыче пернатых хищников [Данилов, 1976] и в природной популяции. Частоту рецессивного гена черной окраски в природной популяции находили, используя данные, приведенные в статье А. И. Николаевой [1978]. Теоретически ожидаемые частоты разных окрасочных фенотипов в популяции определяли по уравнению Харди – Вайнберга. Ранее О. И. Даниловым и А. И. Николаевой подобный анализ совместно полученных данных не проводился.

Для выяснения связи предрасположенности к судорожным состояниям с окраской шерстного покрова использовали животных, родившихся в виварии. Лабораторная колония водяных полевок была основана в 1984 г. животными, отловленными в районе проведения многолетних эколого-физиологических исследований (Убинский район Новосибирской области). Для ограничения инбридинга лабораторную колонию регулярно пополняли дикими особями. Животных содержали в условиях естественного светового режима, в клетках 48 × 25 × 25 см, снабженных сеном, при свободном доступе к воде и корму (распаренная зерновая смесь, овощи, проростки злаков). Водяных полевок индивидуально метили в первые два дня после рождения, опре-

деляли пол, регистрировали дату рождения и смерти. При выполнении экспериментальных исследований полевок приходилось брать в руки (не менее одного раза в месяц), после чего в течение не более чем одной минуты у некоторых животных развивались судорожные приступы – тонические или клонические сокращения мускулатуры туловища, конечностей [Назарова, Проскурняк, 2022]. Наличие припадков и дату его обнаружения регистрировали в рабочем журнале.

Генотип по окраске шерстного покрова устанавливали, анализируя родословные. К гомозиготам по доминантному гену локуса агути (AA) относили особей с бурой окраской шерстного покрова (как и у их родителей) и в пометах которых (как и в пометах, из которых происходили родители) не было особей с отличающейся окраской шерстного покрова. К гетерозиготам (Aa) относили нечерных особей при соблюдении одного из условий: 1) один из родителей был черным (aa), а другой – бурым (AA) или темно-бурым (Aa); 2) в их потомстве появлялись черные особи. К гомозиготам по аллелю *nonagouti extreme* относили черных водяных полевок.

К особям, предрасположенным к судорожным припадкам, относили тех, у которых развивался хотя бы один судорожный припад-

ок после взятия в руки (при взвешивании, определении линейных размеров, помещении в экспериментальную арену и др.). Всего изучено 1080 животных, родившихся в 1985–2018 гг. и проживших в виварии от 3 до 36 месяцев.

Сравнение частот окрасочных фенотипов проводили по методу хи-квадрат Пирсона. Различия между долями устанавливали, используя *t*-критерий Стьюдента. Средние в таблицах и на рисунках приведены со своими стандартными ошибками. Уровень статистической значимости *p* принят на уровне $< 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение особей разных окрасочных фенотипов в природной популяции и в добыче пернатых хищников

Данные, полученные А. И. Николаевой [1978] и используемые для расчета частоты рецессивного гена черной окраски в природной популяции, приведены в табл. 1.

Число особей разных окрасочных фенотипов в добыче пернатых хищников [Данилов, 1976] и в природной популяции, рассчитанное по уравнению Харди – Вайнберга по данным табл. 1, приведено в табл. 2.

Т а б л и ц а 1

Доля черных особей и частота рецессивного гена черной окраски в популяции водяной полевки [Николаева, 1978]

Год	Отловлено животных		Доля черных	Частота рецессивного гена черной окраски, <i>q</i>
	всего	черных		
1959	211	24	0,114	0,337
1960	308	27	0,088	0,296

Т а б л и ц а 2

Соотношение числа особей разных окрасочных фенотипов в добыче пернатых хищников [Данилов, 1976] и в природной популяции [Николаева, 1976]

Год	Источник	Всего	Число особей разных окрасочных фенотипов (%)		
			Бурая	Темно-бурая	Черная
1959	В популяции	211	93 (44,1)	94 (44,5)	24 (11,4)
	В добыче хищников	374	116 (31,0)	193 (51,6)	65 (17,4)
1960	В популяции	308	153 (49,7)	128 (41,5)	27 (8,8)
	В добыче хищников	207	61 (29,5)	89 (43,0)	57 (27,5)

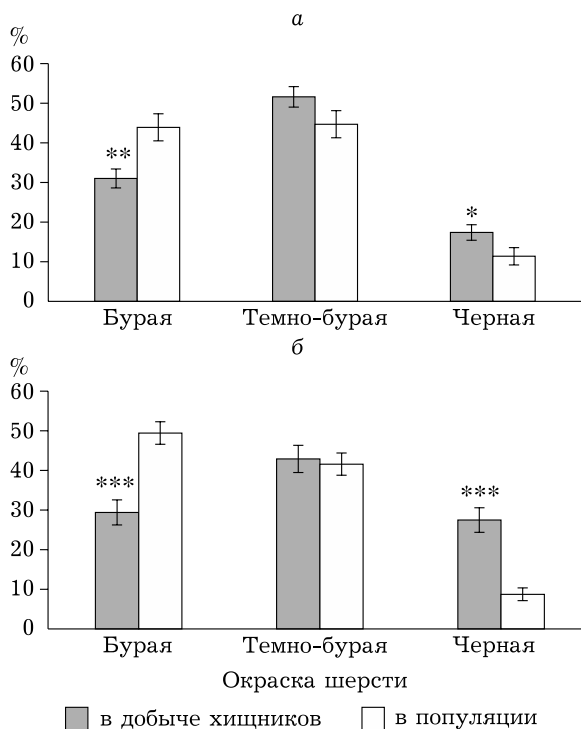


Рис. 1. Соотношение особей (%) с разной окраской шерсти в добыче пернатых хищников и в природной популяции: а – 1959 г.; б – 1960 г. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$

Соотношение особей с разной окраской шерстного покрова в добыче пернатых хищников и в природной популяции достоверно различалось (1959 г. – $\chi^2 = 11,01$, $df = 2$, $p = 0,005$; 1960 г. – $\chi^2 = 38,97$, $df = 2$, $p < 0,001$). В 1959 г., фазу пика численности, бурых особей в добыче хищников было на 13 % меньше, чем в природной популяции, а черных – на 6 % больше (рис. 1, а).

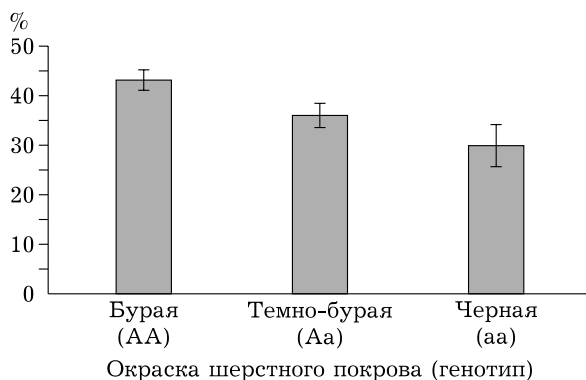


Рис. 2. Доля (%) водяных полевок с разной окраской шерстного покрова, предрасположенных к возникновению судорожных припадков при тактильной стимуляции

В 1960 г., фазу спада численности, различия между соотношением особей разных окрасочных морф в добыче пернатых хищников и в популяции увеличились. Бурых особей в добыче пернатых хищников стало меньше на 20 %, чем в популяции, а черных – на 19 % больше (рис. 1, б).

Связь генотипа по окраске шерстного покрова с предрасположенностью к судорожным припадкам в условиях виварного содержания

Установлено, что предрасположенность водяных полевок к судорожным припадкам в ответ на тактильную стимуляцию при взятии в руки связана с окраской шерстного покрова ($\chi^2 = 9,67$, $df = 2$, $p = 0,008$). Среди полевок с бурой окраской доля предрасположенных к припадкам была достоверно выше (рис. 2), чем среди темно-бурых ($p < 0,05$) или черных ($p < 0,01$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Статистический анализ данных, представленных в публикациях О. Н. Данилова [1976] и А. И. Николаевой [1978], показал, что бурые водяные полёвки, в отличие от черных, реже отлавливаются пернатыми хищниками, поскольку их доля в добыче достоверно меньше, чем в популяции. Доля темно-бурых водяных полевок в добыче хищников соответствует таковой в природной популяции. Полученные результаты подтвердили предположение О. Н. Данилова [1976], основанного на неопубликованных сведениях П. А. Пантелеева о доле черных особей в популяции, об избирательном отлове пернатыми хищниками меланистов.

А. И. Николаева [1978] исследовала связь между цветом почв – черным или серым – и долей черных водяных полевок в разных популяциях, включая район, в котором проводил исследования О. Н. Данилов, и сделала вывод об адаптивной природе полиморфизма по окраске шерсти у водяной полёвки. Автор обнаружила тенденцию к увеличению доли черных водяных полевок с увеличением процента черных почв в разных ландшафтах. Однако достоверность вывода А. И. Николаевой оспарил П. А. Пантелеев [2001], отметив-

ший, что данные для каждого типа почв были получены по выборкам из нескольких популяций и в разные годы. Кроме того, выполненный нами статистический анализ данных, представленных в публикациях О. Н. Данилова [1976] и А. И. Николаевой [1978], показал, что черная окраска шерсти водяных полевок, обитающих на территориях с черными почвами в окрестностях с. Кама, не защищает их от поимки пернатыми хищниками. Напротив, черные особи отлавливаются хищниками чаще, а бурые – реже.

Судорожные состояния, скоррелированные с окраской шерстного покрова, могут быть адаптивной защитной реакцией на стрессирующие тактильные стимулы хищников [Назарова, Проскурняк, 2022]. Известно, что стресс является триггером эпилептических припадков [Novakova et al., 2013], а реакция на стресс у водяных полевок связана с окраской шерстного покрова. Черные водяные полевки отличаются от бурых большей стрессоустойчивостью [Мошкин, 1989; Мошкин и др., 1990; Makarova, Bazhan, 1999], с чем может быть связана их меньшая предрасположенность к судорогам, вызванным тактильными стимулами. Возможно, по этой причине черные особи становятся более легкой добычей для хищников.

Рефлекторные судорожные припадки, индуцированные внезапной тактильной стимуляцией и испугом, встречаются не только у грызунов, но и у людей [Vignal et al., 2011]. Кожа является основным органом, чувствительным к внешним стрессорам, включая тепло, холод, боль и механические воздействия. Клетки кожи вырабатывают CRH, АКТГ и их рецепторы. В коже также имеется периферическая катехоламиновая система: адреналин синтезируется в кератиноцитах, адренергические рецепторы – в кератиноцитах и в меланоцитах [Slominski et al., 2012; Chen, Lyga, 2014]. Посредством локализованной продукции нейроиммунотропных и катехоламинов кожа может инициировать передачу стрессовых сигналов в мозг [Paus et al., 2006].

У позвоночных связь между окраской на основе меланина и этолого-физиологическими признаками обусловлена плейотропными эффектами ключевых регуляторов меланогенеза [Ducrest et al., 2008; McKinnon, Pierotti, 2010]. Меланокортины – α -, β - и γ -MSH, адре-

нокортикотропный гормон (АКТГ), β -эндорфин – представляют собой посттрансляционные продукты гена проопиомеланокортина (ПОМС), который экспрессируется в гипофизе, гипоталамусе, стволе мозга, коже. Меланокортины, в частности АКТГ и меланоцит-стимулирующий гормон, тормозят развитие судорог, а β -эндорфин обладает проконвульсивными свойствами [de Wied, 1990; Clynen et al., 2014]. Существуют индивидуальные различия в порогах тактильной и болевой чувствительности, в том числе связанные с окраской шерсти и волос [Liem et al., 2005; Léger, Luenigo, 2023]. Сигнальный белок агутти, являющийся сильным обратным агонистом MC_4R и более слабым MC_3R и MC_5R , может плейотропно влиять на экспрессию коррелирующих с окраской фенотипических признаков, в том числе и сенсорную чувствительность [Dinulescu, Cone, 2000; Bennett, Lamoreux, 2003; Mickael et al., 2020]. Экспериментально установлено влияние белка агутти на внутриклеточную концентрацию Ca^{2+} . Изменение уровней Ca^{2+} влияет на многочисленные процессы, включая секрецию гормонов, высвобождение нейротрансмиттеров, активность ферментов и ионных каналов, экспрессию генов [Manne et al., 1995]. Ионы кальция играют важную роль в регуляции возбудимости нейронов, запуске и распространении судорожной активности [Xu, Tang, 2018].

В условиях вивария особи с наследственной предрасположенностью к судорожным припадкам живут дольше [Назарова, Проскурняк, 2022]. Наличие комбинаций признаков, связанных с окраской, – реакцией на стресс, поведением защиты от хищников, продолжительностью жизни, репродуктивной способностью, увеличивает адаптивные возможности полиморфных популяций в динамичных условиях существования, что согласуется с результатами исследований и выводами других авторов [Евсиков, Мошкин, 1994; Forsman, Wennersten, 2015; Forsman, 2016].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Угроза хищничества приводит к возникновению морфологических, физиологических и поведенческих защитных адаптаций у добычи. Полученные результаты показали, что гены локуса агутти, контролирующие окраску

шерстного покрова, оказывают плейотропный эффект на предрасположенность водяных полевок к судорогам при тактильной стимуляции. У черных особей судороги развиваются реже, чем у темно-бурых и бурых. Судорожная реакция на тактильные стимулы является, вероятно, частью репертуара антихищнического поведения, поскольку в природных условиях черные водяные полёвки, наименее предрасположенные к судорогам, подвергаются большему риску поимки пернатыми хищниками.

Благодарности

Авторы выражают благодарность М. Г. Орловой за помощь в проведении исследований и рецензентам за ценные замечания.

Вклад авторов

Назарова Г. Г. – гипотеза, статистическая обработка данных, написание статьи; Проскурняк Л. П. – работа с базами данных, разведение животных.

Финансирование

Данная работа проводилась в рамках проекта Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2021–2025 гг. (проект № FWGS-2021-0003).

Соблюдение этических стандартов

Работа проводилась с соблюдением правил проведения научных исследований, утвержденных комиссией по этике Института систематики и экологии животных СО РАН (протокол № 2021-03 от 28.04.2021).

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Д. К., Евсиков В. И. Генетика плодовитости животных. Сообщение I. Влияние мутаций окраски меха на плодовитость норок // Генетика. 1967. № 2. С. 21–33.
- Данилов О. Н. К экологии хищных птиц Барабинской низменности // Животный мир Барабы / отв. ред. А. А. Максимов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1965. С. 133–156.
- Данилов О. Н. Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды / отв. ред. С. С. Фолитарек. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 158 с.
- Евсиков В. И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норки) // Генетика. 1987. Т. 23, № 6. С. 988–1002.
- Евсиков В. И., Мошкин М. П. Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 3, № 4. С. 331–346.
- Евсиков В. И., Герлинская Л. А., Мошкин М. П., Музыка Г. Г., Назарова Л. Е., Овчинникова М. А., Потапов М. А., Рогов В. Г. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка / под ред. П. А. Пантелеева. М.: Наука, 2001. С. 386–412.
- Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.). Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6, № 1. С. 59–68. [Evsikov V. I., Nazarova G. G., Rogov V. G. Population Ecology of the Water Vole (*Arvicola terrestris* L.) in West Siberia. I. Population Numbers, Coat Color Polymorphism, and Reproductive Effort of Females // Siberian J. Ecol. 1999. N 1. P. 1–11.]
- Литвинов Ю. Н., Ковалева В. Ю., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Цикличность популяции водяной полевки как фактор биоразнообразия в экосистемах Западной Сибири // Экология. 2013. № 5. С. 383–388. [Litvinov Yu. N., Kovaleva V. Yu., Efimov V. M., Galaktionov Yu. K. Cyclicity of the European water vole population as a factor of biodiversity in ecosystems of Western Siberia // Russ. J. Ecol. 2013. Vol. 44, N 5. P. 422–427.]
- Мошкин М. П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов): автореф. ... дис. д-ра биол. наук. Свердловск, 1989. 32 с.
- Мошкин М. П., Герлинская Л. А., Евсиков В. И. Стресс-реактивность и ее адаптивное значение на разных фазах динамики численности млекопитающих (на примере водяной полевки *Arvicola terrestris*) // Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. С. 171–189.
- Назарова Г. Г., Проскурняк Л. П. Наследственная предрасположенность водяных полевок (*Arvicola amphibius* L.) к судорожным припадкам в ответ на хэндлинг и ее связь с продолжительностью жизни // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2022. Т. 26. № 4. С. 371–377. [Nazarova G. G., Proskurnyak L. P. Hereditary predisposition of water voles (*Arvicola amphibius* L.) to seizures in response to handling // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2022. Vol. 26, N 4. P. 371–377.]
- Назарова Г. Г., Проскурняк Л. П., Потапова О. Ф. Половой диморфизм содержания белка в моче у мышевидных грызунов: связь с численностью популяций // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 2. С. 248–255. [Nazarova G. G., Proskurnyak L. P., Potapova O. F. Sexual dimorphism of the protein level in urine of muridae rodents: relation to population numbers // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 2. P. 215–220.]
- Наследова Н. И., Печуркина Н. И., Рувицкий А. О., Иванова Л. Н., Фолитарек С. С. Наследование окраски меха у водяной полевки, *Arvicola terrestris* L. // Генетика. 1980. Т. 16, № 2. С. 347–349.
- Николаева А. И. Адаптивная изменчивость окраски меха водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в ландшафтах юга Западной Сибири // Зоол. журн. 1978. Т. LVII, вып. 11. С. 1720–1726.
- Пантелеев П. А. Окраска // Водяная полевка / под ред. П. А. Пантелеева. М.: Наука, 2001. С. 80–99.

- Полетаева И. И., Костына З. А., Сурина Н. М., Федотова И. Б., Зорина З. А. Генетическая линия крыс Крушинского–Молодкиной как уникальная экспериментальная модель судорожных состояний // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 427–434.
- Попова Н. К., Войтенко Н. Н., Куликов А. В., Вышневицкая Г. В., Трапезов О. В., Харламова А. В. Влияние плейотропного действия однолокусной (p/p), двухлокусной (a/a p/p) мутаций генов окраски норки на метаболизм серотонина в мозге // Генетика. 1994. Т. 30, № 11. С. 1513–1515.
- Прасолова Л. А., Бажан Н. М., Всеволодов Э. Б., Латыпов И. Ф. Уточнение генотипа окраски на основании морфологического анализа пигментации меха бурых и черных водяных полевок *Arvicola terrestris* L. // Генетика. 1991. Т. 27, № 8. С. 1423–1430.
- Трапезов О. В., Маркель А. Л. Влияние мутаций окраски на функцию надпочечников при хроническом кормовом стрессе у американской норки // Генетика. 1989. Т. 25, № 3. С. 508–512.
- Bennett D. C., Lamoreux M. L. The color loci of mice – a genetic century // Pigment Cell Res. 2003. Vol. 16, N 4. P. 333–344.
- Bocz R. Scent, rather than fur pattern, determines predation of mice: an in-the-wild experiment with plasticine mouse models // J. Zool. 2022. Vol. 316, N 3. P. 223–228.
- Bronson F. H., De La Rosa J. Tonic-clonic convulsions in meadow voles // Physiol. Behav. 1994. Vol. 56, N 4. P. 683–685.
- Chance M. R. A. The role of convulsions in behavior // Behav. Sci. 1957. Vol. 2, N 1. P. 30–45.
- Chance M. R. A., Russell W. M. S. Protean displays: a form of allaesthetic behavior // Proc. Zool. Soc. Lond. 1959. Vol. 132, N 1. P. 65–70.
- Charbonnel N., Chaval Y., Berthier K., Deter J., Morand S., Palme R., Cosson J. F. Stress and demographic decline: a potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations // Physiol. Biochem. Zool. 2008. Vol. 81, N 1. P. 63–73.
- Chen Y., Lyga J. Brain-skin connection: stress, inflammation and skin aging // Inflamm Allergy Drug Targets. 2014. Vol. 13, N 3. P. 177–190.
- Clynen E., Swijsen A., Raijmakers M., Hoogland G., Rigo J. M. Neuropeptides as targets for the development of anticonvulsant drugs // Mol. Neurobiol. 2014. Vol. 50, N 2. P. 626–646.
- de Wied D. Neurotrophic effects of ACTH/MSH neuropeptides // Acta Neurobiol. Exp. (Wars). 1990. Vol. 50, N 4–5. P. 353–266.
- Dinulescu D. M., Cone R. D. Agouti and agouti-related protein: analogies and contrasts // J. Biol. Chem. 2000. Vol. 275. P. 6695–6698.
- Dixon A. K. Ethological strategies for defense in animals and humans: their role in some psychiatric disorders // British J. Med. Psychol. 1998. Vol. 71, N 4. P. 417–445.
- Driver P. M., Humphries D. A. Protean defense by prey animals // Oecologia. 1970. Vol. 5, N 4. P. 285–302.
- Ducrest A. L., Keller L., Roulin A. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes // Trends Ecol. Evolut. 2008. Vol. 23. P. 502–510.
- Forsman A. Is colour polymorphism advantageous to populations and species? // Mol. Ecol. 2016. Vol. 25. P. 2693–2698.
- Forsman A., Wennersten L. Inter-individual variation promotes ecological success of populations and species: evidence from experimental and comparative studies // Ecography. 2015. Vol. 39, N 7. P. 630–648.
- Hayssen V., Harper J. M., DeFina R. Fecal corticosteroids in agouti and non-agouti deer mice (*Peromyscus maniculatus*) // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 2002. Vol. 132, N 2. P. 439–446.
- Honkavaara J., Koivula M., Korpimäki E., Siitari H., Viitala J. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates // Oikos. 2002. Vol. 98. P. 505–511.
- Humphreys R. K., Ruxton G. D. A review of thanatosis (death feigning) as an anti-predator behavior // Behavior. Ecol. Sociobiol. 2018. Vol. 72, N 22. P. 1–16.
- Huxley J. Morphism in birds // Acta. Int. Congr. Ornithol. 1955. Vol. XI. P. 309–328.
- Koivula M., Jussi V., Korpimäki E. Kestrels prefer scent marks according to species and reproductive status of voles // Écoscience. 1999. Vol. 6, N 3. P. 415–420.
- Laverigne S. G., McGowan P. O., Krebs C. J., Boonstra R. Impact of high predation risk on genome-wide hippocampal gene expression in snowshoe hares // Oecologia. 2014. Vol. 176, N 3. P. 613–624.
- Léger D. S., Luengo G. S. The human touch: A connected neuro-cellular skin-brain network // Skin Res. Technol. 2023. Vol. 29, N 4. P. 13278.
- Liem E. B., Joiner T. V., Tsueda K., Sessler D. I. Increased sensitivity to thermal pain and reduced subcutaneous lidocaine efficacy in redheads // Anesthesiology. 2005. Vol. 102, N 3. P. 509–514.
- Makarova E. N., Bazhan N. M. Effect of prenatal stress on the hypothalamo-hypophyseal-adrenal system activity and fat metabolism in the male water vole *Arvicola terrestris* // Rus. J. Physiol. 1999. Vol. 85, N 8. C. 1109–1115.
- Manne J., Argeson A. C., Siracusa L. D. Mechanisms for the pleiotropic effects of the agouti gene // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1995. Vol. 92, N 11. P. 4721–4724.
- McKinnon J. S., Pierotti M. E. Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19, N 23. P. 5101–5125.
- Mickael A., Klimovich P., Henckel P., Kubick N., Mickael M. E. Asip (Agouti-signaling protein) aggression gene regulate auditory processing genes in mice // bioRxiv. 2020. P. 141325.
- Nachman M. W., Hoekstra H. E., D'Agostino S. L. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2003. Vol. 100. P. 5268–5273.
- Nazarova G. G., Proskurnyak L. P., Yuzhik E. I. The presence of strange males' odor induces behavioral responses and elevated levels of low molecular weight proteins excreted in the urine of mature water vole males (*Arvicola amphibius* L.) // J. Chem. Ecol. 2016. Vol. 42, N 3. P. 270–276.
- Novakova B., Harris P. R., Ponnusamy A., Reuber M. The role of stress as a trigger for epileptic seizures: a narrative review of evidence from human and animal studies // Epilepsia. 2013. Vol. 54, N 11. P. 1866–1876.
- Paus R., Theoharides T. C., Arck P. C. Neuroimmunoendocrine circuitry of the 'brain-skin connection' // Trends. Immunol. 2006. Vol. 27, N 1. P. 32–39.
- Schönecker B. Handling-induced tonic/clonic seizures in captive born bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // Appl. Anim. Behav. Sci. 2009. Vol. 118, N 1–2. P. 84–90.
- Sheriff M. J., Krebs C. J., Boonstra R. From process to pattern: how fluctuating predation risk impacts the stress axis of snowshoe hares during the 10-year cycle // Oecologia. 2011. Vol. 166, N 3. P. 593–605.

- Slominski A. T., Zmijewski M. A., Skobowiat C., Zbytek B., Slominski R. M., Steketee J. D. Sensing the environment: regulation of local and global homeostasis by the skin's neuroendocrine system // *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 2012. Vol. 212. P. 1–115.
- Svensson E. I. Back to basics: using colour polymorphisms to study evolutionary processes // *Mol. Ecol.* 2017. Vol. 26, N 8. P. 2204–2211.
- Tirindelli R., Dibattista M., Pifferi S., Menini A. From pheromones to behavior // *Physiol. Rev.* 2009. Vol. 89, N 3. P. 921–956.
- Vignal J.-P., Aubert S., Chauvel P. Startle-induced (and other sensory-induced) epilepsy // *The Causes of Epilepsy: Common and Uncommon Causes in Adults and Children* / Eds.: S. D. Shorvon, F. Andermann, R. Guerrini. Cambridge University Press, 2011. P. 695–699.
- Vignieri S. N., Larson J. G., Hoekstra H. E. The selective advantage of crypsis in mice // *Evolution*. 2010. Vol. 64, N 7. P. 2153–2158.
- Viitala J., Korplmäki E., Palokangas P., Koivula M. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light // *Nature*. 1995. Vol. 373. P. 425–427.
- Weber J.-M., Aubry S., Ferrari N., Fischer C., Lachat Feller N., Meia J.-S., Meyer S. Population changes of different predators during a water vole cycle in a central European mountainous habitat // *Ecography*. 2002. Vol. 25, N 1. P. 95–101.
- Xu J. H., Tang F. R. Voltage-dependent calcium channels, calcium binding proteins, and their interaction in the pathological process of epilepsy // *Int. J. Mol. Sci.* 2018. Vol. 19, N 9. P. 2735.

The role of coat color polymorphism in behavioral defense against raptors

G. G. NAZAROVA, L. P. PROSKURNYUK

*Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the RAS
11, Frunze st., Novosibirsk, 630091, Russia
E-mail: galinanazarova@mail.ru*

Predators are an important factor in population dynamics and evolution. They not only kill their prey, but also induce adaptive changes in morphology, physiology and behavior. The relationship between the coat color of water voles, *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758), and the predisposition to seizures in response to tactile stimuli was studied. Convulsive behavior is believed to have evolved in evolution as a reflex reaction that protects against sudden capture by a predator. It was found that among brown individuals the proportion of those prone to seizures was significantly higher than among dark brown and black individuals. A comparison of the frequencies of individuals of different color phenotypes in the natural population and in the prey of raptors using published data showed that black individuals are easier prey for predators. The occurrence of convulsive seizures when captured by a predator can disrupt the stereotypical hunting behavior of the predator and increase the likelihood of survival of brown individuals

Key words: raptors, *Arvicola amphibius*, color polymorphism, seizures, anti-predatory behavior.