

ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ; ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ

УДК 612.82:616.89:591

НАРУШЕНИЕ СОЦИАЛЬНОГО РАСПОЗНАВАНИЯ У САМЦОВ МЫШЕЙ С ПОВТОРНЫМ ОПЫТОМ АГРЕССИИ

© 2005 г. Н. П. Бондарь, Н. Н. Кудрявцева

*Сектор нейрогенетики социального поведения,
Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск,
e-mail: nbondar@bionet.nsc.ru*

Поступила в редакцию 31.08.2004 г.

Принята в печать 04.10.2004 г.

Социальное распознавание является важным фактором формирования стабильной социальной структуры в популяции и снижает проявление внутривидовой агрессии у животных. Предварительные наблюдения позволили предположить нарушение распознавания у самцов под влиянием повторного опыта агрессии. Для проверки данной гипотезы были использованы самцы мышей с опытом агрессии в течение 2 и 20 дней и два типа партнера: самцы с опытом социальных поражений после 2 дней социальных конфронтаций, демонстрирующие активный тип защиты, и самцы после 20 дней поражений, демонстрирующие позы полного подчинения. Самцы с небольшим опытом агрессии адекватно реагировали на поведение разных партнеров: интенсивно нападали на активно сопротивляющегося самца и гораздо реже на подчиняющегося. Самцы с длительным опытом агрессии одинаково реагировали на разных партнеров, демонстрируя высокую агрессивность вследствие доминирующей агрессивной мотивации, что свидетельствует о нарушении механизмов социального распознавания.

Ключевые слова: модель сенсорного контакта, повторный опыт агрессии, социальное распознавание.

Impaired Social Recognition in Male Mice with Repeated Experience of Aggression

N. P. Bondar, N. N. Kudryavtseva

*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk,
e-mail: natnic@bionet.nsc.ru*

Social recognition is crucial for many aspects of animal behavior in stabilized population. Preliminary data proposed impairment of social recognition in male mice with long experience of aggression. To check this hypothesis, experiments with male mice with different aggressive experience (during 2 and 20 days) were performed. Two types of losers were used as partners: losers with active defense reactions and losers displaying submissive postures. The enhanced aggressive motivation was found in both groups of aggressors. Mice with short aggressive experience demonstrated intensive attacks toward the active losers and decreased aggression directed to submissive losers. Mice with long aggressive experience did not change their behavior depending on a type of the partner and displayed a high level of aggression as a result of dominant aggressive motivation and impaired social recognition.

Key words: sensory contact model, repeated experience of aggression, social recognition.

Способность к социальному распознаванию социальных партнеров играет важную роль в установлении взаимоотношений между отдельными особями и в формировании стабильной структуры сообщества, являясь механизмом снижения агрессии в популяции. В природных условиях обитания агрессия между самцами блокируется уже на ранних этапах взаимодействия животных. По запаху, виду партнера, его поведению более слабый самец, оцени-

вая возраст, статус, а значит, и опыт своего противника, отступает [4, 5]. Происходит дистантная оценка возможностей и намерений друг друга, и особи, как правило, расходятся в разные стороны, не проявив агрессивного поведения. Причем в каждой конкретной ситуации механизм, приводящий к блокаде агрессии, может быть разным. Сюда относится ритуализация поведения, специфические звуки, угрозы или, наоборот, умиротворяю-

щие позы, поведение избегания в конфликтной ситуации, демонстрация подчинения, которые предвращают развитие агрессии у противника.

Экспериментами также было подтверждено, что у грызунов распознавание сородичей является предпосылкой для установления и поддержания социальной иерархии [9], развития конкурентной агрессии [13], защиты территории [22], полового предпочтения [19]. При агонистическом взаимодействии самцы мышей более агрессивны по отношению к незнакомым, чем к знакомым особям [21]. Агрессия на подчиненных самцов у резидента развивается иначе, чем на анонимированных или молодых самцов [7]. Все это говорит о том, что поведение самцов в популяции очень сильно зависит от поведения и социального статуса партнера, и в природе происходит индивидуальное распознавание сородичами друг друга.

Однако наблюдения за поведением самцов мышей с повторным опытом агрессии, приобретенным ими в условиях модели сенсорного контакта [14], свидетельствовали о том, что у них, по-видимому, социальное распознавание нарушено. Такие самцы в течение многих дней демонстрируют очень сильную агрессию, при этом уровень агрессии у них не снижается со временем, они способны на ее неадекватное проявление, нападая на руку экспериментатора или на особей, проявляющих позы полного подчинения, что никогда не происходит в природе. Целью данного эксперимента было проверить эту гипотезу и исследовать способность самцов с разным опытом агрессии к различению партнеров разного социального опыта и поведения. Для этого были использованы два типа партнеров: самцы с опытом 2 и 20 поражений в ежедневных агрессивных столкновениях, которые контрастно отличаются друг от друга по поведению [16]. Самцы после двух конфронтаций, в которых они потерпели поражение, способны на активную защиту, бегство и на проявление ответной агрессии при атаках нападающей особи, они подвижны, проявляют активный интерес к соседу по клетке и к окружающей обстановке. Животные с опытом поражений в течение 20 дней демонстрируют в основном позы пассивной защиты или полного подчинения (“на спине”, неподвижность), их сопротивление сломлено, и при социальных контактах с партнером они большей частью замирают, не реагируя ни на какие действия агрессивного самца.

МЕТОДИКА

Животные

Эксперименты проводили на половозрелых самцах мышей линии СВА/Лас в возрасте 2,5–3 мес., массой 24–26 г. Животных разводили и содержали в стандартных условиях вивария Инсти-

тута цитологии и генетики СО РАН при фиксированном световом режиме 12.00:12.00 ч. (свет:темнота). Стандартный гранулированный корм (НПО “Сельскохозяйственные технологии”, Москва) и воду они получали *ad libitum*. После отсаживания от матерей в возрасте 1 мес. самцы содержались однопольными группами до начала эксперимента.

МОДЕЛЬ СЕНСОРНОГО КОНТАКТА

Для получения самцов мышей с повторным опытом агрессии использовали модель сенсорного контакта [14]. Животные в течение эксперимента попарно содержались в клетках, разделенные прозрачной перфорированной перегородкой, которая убиралась ежедневно на 10 мин, что приводило к агонистическому взаимодействию. Интенсивные атаки со стороны нападающей особи прекращали, опуская перегородку, если они длились более 3 мин. Проявленный в первых столкновениях позитивный или негативный опыт закрепляли в последующем в повторных межсамцовых взаимодействиях с партнером противоположного типа социального поведения. Это приводило к формированию агрессивного типа поведения у самцов мышей в результате приобретения последовательного опыта социальных побед в ежедневных конфронтациях. Агрессоры (победители) в тестах демонстрировали выраженную агрессию, нападая и атакуя партнера, побежденные животные (жертвы) подчинялись или убегали от агрессора, демонстрируя подчиненное поведение. В настоящей работе исследовали агрессоров после двух (агрессоры Т2) и 20 (агрессоры Т20) дней (тестов) агонистических взаимодействий при взаимодействии с самцами с негативным социальным опытом разной длительности: жертвы Т2 и жертвы Т20, демонстрирующие соответственно активные (боковые стойки, бегство) и пассивные (позы полного подчинения, “на спине”, неподвижность) формы защиты.

Поведенческие тесты

Тест “перегородка” [1]. Данный тест оценивает поведенческую реакцию животных на сородича в соседнем отсеке общей клетки, разделенной прозрачной перегородкой с отверстиями. При тестировании за 5 мин теста фиксируется: 1) *число подходов* к перегородке; 2) *общее время*, проведенное около перегородки, когда мышь касается ее лапами или носом, реагируя на партнера в соседнем отсеке; 3) *среднее время* пребывания около перегородки за один подход. Неоднократно было показано, что параметры теста “перегородка” отражают уровень агрессивной мотивации у самцов мышей [1].

Агрессивное поведение. Во время агонистического взаимодействия у агрессоров Т2 и Т20 за 10 мин теста регистрировали следующие формы поведения: 1) *прямые атаки*, укусы и преследова-

ние партнера; 2) *агрессивный груминг*, который является ритуальной формой агрессии и эффективно подавляет противника: при этом нападающий самец покусывает морду, спину и загривок побежденного животного (“жертва” в этот момент проявляет позы полного подчинения и замирает под агрессором); 3) *разбрасывание чужой подстилки* – нанесение ущерба чужой собственности (ворошение, разбрасывание и разрывание подстилки, гнезда и туалетного места побежденного самца на его территории); 4) *аутогруминг* – действия, направленные на поддержание чистоты тела – умывание, почесывание.

Для каждой формы поведения фиксировали параметры: латентное время первого действия, число действий и их продолжительность, а также долю животных, проявляющих данное поведение. Если животное не демонстрировало измеряемый тип поведения, то латентное время считали равным 600 с (длительность теста) и все остальные параметры приравнивались к нулю. Сумма общего времени атак, агрессивного груминга и разбрасывания чужой подстилки была использована как показатель выраженности *враждебного поведения*, т.е. поведения, в той или иной мере наносящего вред партнеру.

Процедура тестирования

После приобретения агрессивного опыта в модели сенсорного контакта агрессоров Т2 делили на две группы, первой группе за перегородку в экспериментальную клетку подсаживали жертв Т2, второй группе подсаживали жертв Т20. Эксперимент проводили на следующий день. Крышку клетки для удобства наблюдения заменяли на прозрачную и, после 5-минутного периода активации, тестировали поведение возле перегородки, разделяющей животных (5 мин), после чего на 10 мин перегородку убирали, что приводило к агрессивной конфронтации самцов, в течение которой также регистрировались поведенческие параметры. По аналогичной схеме был проведен эксперимент с агрессорами Т20. Поведение животных записывали на видеопленку и впоследствии анализировали. Все экспериментальные процедуры проводили в соответствии с международными правилами, используемыми для работы с животными (European Communities Council Directive (86/609/EEC)).

Статистическая обработка

Выборка состояла из 56 животных, в экспериментальных группах было по 10–17 животных. Проверка нормальности распределения количественных признаков была проведена с использованием критерия Шапиро – Уилка (Shapiro – Wilk’s W-test). Поскольку большинство исследованных параметров не удовлетворяло гипотезе о нормаль-

ном распределении, были использованы методы непараметрической статистики: непараметрический дисперсионный анализ Краскела – Уоллиса (Kruskal – Wallis ANOVA) с исследованием влияния факторов “опыт агрессии” и “тип партнера”, а также попарное сравнение групп критерием Манна – Уитни (Mann – Whitney U-критерий). Точный критерий Фишера применялся для обнаружения различий между долями животных, проявлявших прямые атаки и груминг. Критическое значение уровня значимости принималось равным 5% ($p < 0.05$), о тенденции говорили в том случае, если уровень значимости был равен $p < 0.1$. Анализ данных производился с помощью пакета программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Перегородка. Дисперсионный анализ не выявил статистически значимых влияний факторов “опыт агрессии” и “тип партнера” на параметры поведения возле перегородки ($p > 0.05$). Однако при последующих сравнениях (рис. 1) с помощью U-критерия было выявлено разная реакция агрессоров с разным опытом побед на жертву Т2: у агрессоров Т20 общее ($U = 33$; $p < 0.05$) и среднее ($U = 23$; $p < 0.01$) время, проведенное возле перегородки было достоверно ниже по сравнению с агрессорами Т2, а реакция на жертву Т20 у них не отличалась. Реакция на жертв с разным типом поведения отличалась у агрессоров Т2 по среднему времени (тенденция, $p = 0.07$), а у агрессоров Т20 по общему и среднему времени (тенденция, $p = 0.09$ и $U = 32$; $p < 0.01$ соответственно), проведенному возле перегородки. Однако она была противоположной (рис. 1).

Агрессивное поведение. Дисперсионный анализ выявил статистически значимое влияние фактора “тип партнера” на параметры прямых атак: число ($H = 7.9$; $p < 0.01$), общее время ($H = 10.1$; $p < 0.001$), латентное время первой атаки ($H = 7.4$; $p < 0.01$). Влияние фактора “опыт агрессии” было выявлено на параметры агрессивного груминга: число ($H = 4.0$; $p < 0.05$) и общее время ($H = 3.9$; $p < 0.05$). Остальные параметры значимо не различались ($p > 0.05$).

Агрессоры Т2 по-разному реагировали на жертв с разным опытом поражений (таблица). Число самцов, проявляющих прямые атаки на жертву Т20, было в 2 раза ниже, чем на жертву Т2 (40 и 86% соответственно, $p = 0.014$, точный критерий Фишера). Также отличались и другие формы поведения: латентное время первой атаки ($U = 51$; $p < 0.05$), число ($U = 53.5$; $p < 0.05$), общее время атак ($U = 50$; $p < 0.05$), а также число действий аутогруминга ($U = 54.5$; $p < 0.05$). Параметры агрессивного груминга и разбрасывания подстилки не различались при взаимодействии с активными и пассивными жертвами.



Рис. 1. Реакция агрессоров T2 и T20 на разных партнерах за перегородкой. Светлые столбики – реакция на жертву T2, темные – на жертву T20. * – $p < 0.1$ (тенденция), ** – $p < 0.01$ – сравнение внутри одной группы агрессоров, + – $p < 0.05$, ++ – $p < 0.01$ – сравнение между агрессорами с жертвами одного типа, U-критерий.

Почти все агрессоры T20 демонстрировали прямую агрессию и на жертву T20 и на жертву T2 (100 и 88% соответственно), отличаясь, однако, по числу ($U = 44$; $p < 0.05$), общему времени атак ($U = 35$; $p < 0.05$), латентному времени первой атаки (тенденция, $p = 0.071$), по числу действий ($U = 32$; $p < 0.01$) и длительности ($U = 30$; $p < 0.01$) аутогруминга (таблица). Параметры поведения агрессивного груминга и число агрессоров, проявляющих груминг, не зависели от типа партнера.

Сравнение поведения агрессоров T2 и T20 между собой при взаимодействии с жертвой T2 статистически значимо различалось только по числу ($U = 22$; $p < 0.01$) и длительности ($U = 33.5$; $p < 0.05$) аутогруминга (таблица). Число животных, проявляющих агрессивный груминг, все же было больше у

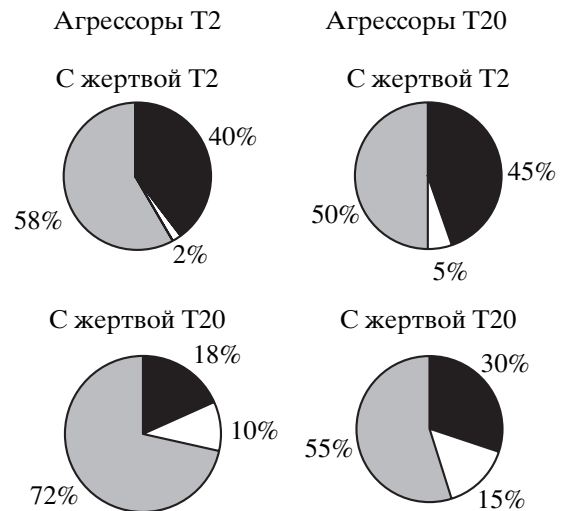


Рис. 2. Структура враждебного поведения агрессоров T2 и T20 в агонистической конфронтации с разными партнерами. Темный сектор – прямые атаки, светлый – агрессивный груминг, серый – прямые атаки, светлый – агрессивный груминг, серый – разбрасывание чужой подстилки. Представлена доля (в процентах) каждого поведения от общего времени враждебного поведения.

агрессоров T20, чем у агрессоров T2 (60% против 29%), хотя критерий Фишера и не выявляет статистически значимых различий ($p = 0.132$).

При взаимодействии с жертвой T20 в поведении агрессоров данных групп были обнаружены отличия по латентному времени атаки ($U = 75.5$; $p < 0.05$), числу атак и их продолжительности на уровне тенденции ($p = 0.076$ и $p = 0.079$ соответственно). Число действий аутогруминга было меньше у агрессоров T20 ($U = 76.5$; $p < 0.05$). Доля самцов, проявляющих атаки на жертву T20, была в 2 раза меньше среди агрессоров T2, чем среди агрессоров T20 (40 и 88% соответственно, $p = 0.006$, точный критерий Фишера). Кроме этого, агрессивный груминг начинается несколько раньше у агрессоров T20 (тенденция, $p = 0.094$), и доля животных, проявляющих груминг, также имеет тенденцию к увеличению ($p = 0.078$, точный критерий Фишера).

Сравнение общего времени враждебного поведения, которое включает в себя прямые атаки, агрессивный груминг и разбрасывание чужой подстилки, не выявило достоверных различий между исследованными группами агрессоров. Однако структура враждебного поведения агрессоров (рис. 2), выраженная в процентах от общего времени враждебного поведения, различалась при реакции на активных и пассивных жертв. Жертва T2 вызывала сильную агрессивную реакцию, которая проявлялась в основном в форме атак и укусов как у агрессоров T2, так и у агрессоров T20, – 40 и 45% от общего времени враждебного поведения соответственно. Агрессивный груминг практически не

Поведение агрессоров T2 и T20 в агонистической конфронтации с разными типами партнеров

| Параметры поведения | | Агрессоры T2 | | Агрессоры T20 | |
|-------------------------------|------------------------------|--------------|----------------|---------------|---------------------------|
| | | жертва T2 | жертва T20 | жертва T2 | жертва T20 |
| Прямые атаки | Число ¹ | 9.4 ± 2.4 | 3.7 ± 1.6** | 8.5 ± 1.2 | 5.6 ± 1.6***+ |
| | Общее время ¹ | 44.6 ± 9.8 | 16.6 ± 6.9** | 49.8 ± 7.4 | 28.5 ± 9.7***+ |
| | Латентное время ¹ | 153.9 ± 52.2 | 409.5 ± 65.1** | 108.2 ± 49.6 | 212.7 ± 49.2***+ |
| | % животных | 86% | 40%** | 100% | 88%*** |
| Агрессивный груминг | Число ² | 0.5 ± 0.3 | 0.9 ± 0.4 | 0.8 ± 0.2 | 1.5 ± 0.4 |
| | Общее время ² | 2.4 ± 1.2 | 9.1 ± 4.2 | 5.5 ± 3.1 | 14.1 ± 4.6 |
| | Латентное время | 467.1 ± 58.4 | 473.0 ± 52.6 | 456.5 ± 51.2 | 353.4 ± 57.0 ⁺ |
| | % животных | 29% | 36% | 60% | 65% ⁺ |
| Разбрасывание чужой подстилки | Число | 10.0 ± 0.7 | 10.3 ± 1.0 | 8.8 ± 1.0 | 9.6 ± 0.7 |
| | Общее время | 64.7 ± 4.8 | 64.3 ± 8.5 | 56.1 ± 9.3 | 51.9 ± 4.7 |
| | Латентное время | 71.0 ± 12.2 | 96.6 ± 23.7 | 99.3 ± 27.8 | 89.9 ± 11.4 |
| | % животных | 100% | 100% | 100% | 100% |
| Враждебное поведение | Общее время | 111.6 ± 11.2 | 90.1 ± 13.5 | 111.4 ± 15.4 | 94.5 ± 11.1 |
| Аутогруминг | Число | 2.1 ± 0.5 | 4.0 ± 0.6** | 6.5 ± 1.4*** | 2.5 ± 0.5***+ |
| | Общее время | 11.4 ± 3.5 | 10.5 ± 2.4 | 23.9 ± 5.0** | 7.9 ± 2.0*** |
| | Латентное время | 298.7 ± 45.6 | 234.2 ± 37.0 | 224.9 ± 45.0 | 326.4 ± 39.8 ⁺ |
| | % животных | 93% | 100% | 100% | 88% |
| Число животных | | 14 | 15 | 10 | 17 |

Примечание. Достоверные различия: ¹ – влияние типа партнера, ² – влияние опыта агрессии, Краскел – Уоллис ANOVA, * – $p < 0.1$ (тенденция), ** – $p < 0.05$, *** – $p < 0.01$ – сравнение внутри одной группы агрессоров, ⁺ – $p < 0.1$ (тенденция), ⁺⁺ – $p < 0.05$, ⁺⁺⁺ – $p < 0.01$ – сравнение между агрессорами с жертвами одного типа, Манн – Уитни, U -критерий (параметры поведения), точный критерий Фишера (доли животных). Данные в таблицах представлены в виде $M \pm m$ (среднее \pm ошибка среднего).

представлен (соответственно только 2 и 5% от общего времени враждебного поведения). Большую часть времени агрессоры проводили, разрывая и разбрасывая подстилку жертвы.

В то же время структура враждебного поведения в реакции на жертву T20 у этих самцов различалась. У агрессоров T2 большую часть времени занимало разрывание чужой подстилки – 72%, агрессивный груминг увеличивался до 10%, а атаки составляли лишь 18% от общего времени враждебного поведения. У агрессоров T20 доля разбрасывания чужой подстилки составляла 55%, агрессивный груминг – 15% от общего времени враждебного поведения, а доля прямых атак была 30%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее было показано [1, 17], что параметры поведенческой реакции одного самца на другого в тесте “перегородка” отражают уровень агрессивной мотивации, возникающей у особей в этих условиях: общее и среднее время пребывания возле перегородки в реакции на партнера до агонистического взаимодействия положительно коррелировало с параметрами агрессии, особенно с суммарным вре-

менем атак, проявленной в последующем столкновении с другим самцом, когда перегородка убиралась.

Как показали данные этих исследований, уровень агрессивной мотивации в реакции на пассивную жертву T20 был одинаковым у самцов мышей с разным опытом агрессии: все параметры теста “перегородка” между этими группами животных не различались. В то же время активная жертва T2, сама проявляющая интерес к агрессору и реагирующая на партнера за перегородкой, вызывала у них разную реакцию. При этом интерес агрессоров T20 к активному партнеру был достоверно ниже, чем у агрессоров T2, и даже ниже, чем к пассивной жертве T20. Сопоставляя параметры теста “перегородка” и последующего поведения в агонистическом взаимодействии, можно заметить, что у агрессоров T2 тенденция к снижению среднего времени возле перегородки в реакции на жертву T20 по сравнению с реакцией на жертву T2 сопровождается значительным снижением продолжительности прямых атак. Причиной такого снижения активности может быть как специфический запах субмиссивных животных, так и позы подчи-

нения, которые они принимают во время агонистической конфронтации.

У агрессоров T20 сниженная агрессивная мотивация на жертву T2 (по сравнению с жертвой T20) сопровождается большей продолжительностью прямых атак. Объяснить это противоречие позволяет предположение о вовлечении тревожности в поведение агрессоров возле перегородки. Ранее было показано, что у самцов с длительным опытом побед развивается тревожное состояние, проявляемое при тестировании в новых условиях [17]. В нашем случае новая ситуация – активный партнер за перегородкой, вызывает большую тревожность, чем привычная неактивная жертва, что и приводит к снижению времени, проведенного возле перегородки. Во время агонистического взаимодействия состояние тревожности отражается в повышенной длительности аутогруминга, которая может быть смещенной формой поведения [10, 11] в некоторых ситуациях. Однако повышенная тревожность не вызывает снижения агрессивности особи: общее время враждебного поведения не изменяется, а прямые атаки выше именно при взаимодействии с жертвой T2. Полагают, что повышенная агрессивность может сопровождаться как повышенной, так и пониженной тревожностью [6], и в данном случае усиление тревожности при появлении активного партнера может вызывать большую агрессию со стороны особей, которые боятся потерять свой доминирующий статус. В популяционных взаимодействиях борьба за доминирование очень часто сопровождается проявлением более высокого уровня тревожности у доминантных животных, чем у субординантных [12].

Сравнение реакции агрессоров с разным опытом агрессии на подчиненную жертву T20 показало, что длительность прямых атак снижается как у агрессоров T2, так и у агрессоров T20. В других работах также показано, что субмиссивные мыши (в нашем случае жертвы T20) не вызывают агрессии [9]. Однако у большинства агрессоров T2 (60%) прямые атаки прекращаются совсем, тогда как у агрессоров T20 только 12% животных не проявляют прямую агрессию, у остальных прямые атаки все равно остаются в структуре враждебного поведения, что подтверждает ее анализ: отмечается значительное сокращение доли прямых атак у агрессоров T2 и несколько меньшее – у агрессоров T20. Таким образом, мы видим высокое число самцов, проявляющих атаки на партнера с пассивной стратегией защиты, и повышенную долю прямых атак у агрессоров T20 по сравнению с агрессорами T2. Это дает нам основание говорить о снижении влияния социальных стимулов, исходящих от субмиссивного партнера и в норме ингибирующих проявление агрессии, на животных с длительным опытом агрессии. Для большинства агрессоров T20 то, какое поведение демонстрируют побеждаемые партнеры, – активную защиту или полное

подчинение – имеет гораздо меньшее значение, чем для агрессоров T2. Кроме того, при сравнении с агрессорами T2 у них отмечается не только тенденция к увеличению атак на жертву T20, но и достоверно ниже латентное время первой атаки, что заставляет предполагать доминирование агрессивной мотивации над ингибирующими феромональными и поведенческими сигналами, исходящими от субмиссивного животного. Другие исследователи [8, 20] также замечали подобный феномен у самцов, имеющих опыт побед в агрессивных столкновениях. При подсаживании интродера, демонстрирующего подчиненное поведение, более опытные резиденты демонстрировали большую агрессию, чем менее опытные. Сильная агрессивная мотивация может привести даже к атакам на неподвижных особей или на неодушевленные предметы [18].

Следует также отметить большой процент агрессоров T20, которые проявляют агрессивный груминг как на жертву T2, так и на жертву T20 (60 и 65% соответственно), в отличие от агрессоров T2 (29 и 36% соответственно). Ранее нами было предположено, что такая форма поведения, которая эффективно подавляет сопротивление, но не требует значительных физических усилий, является “обученной” формой агрессии [2], т.е. самцы в процессе приобретения повторного опыта агрессии научаются, кусая противника за загривок и тем самым обездвигивая, угнетать его, демонстрируя свое превосходство, что было подтверждено и в этом эксперименте.

В целом можно сказать, что поведение партнера, в данном случае жертв, может влиять на поведение нападающей особи. Агрессоры T2 адекватно реагируют на поведение животных: они интенсивно нападают на противоборствующую им активную жертву T2 и реже нападают на субмиссивную жертву T20, демонстрирующую позы полного подчинения. В последнем случае основной формой враждебного поведения является нанесение ущерба имуществу партнера – разрывание и разбрасывание подстилки. У агрессоров T20 распознавание социальных стимулов нарушено. Они гораздо в меньшей степени изменяют свое поведение в зависимости от поведения партнера: и на активного партнера, и на субмиссивного большая часть из них реагирует одинаково, демонстрируя прямые атаки, хотя в последнем случае и менее продолжительные. Ранее предполагалось, что у самцов, по крайней мере у большинства, под влиянием повторного опыта агрессии развивается патология поведения, они во многих ситуациях демонстрируют неадекватность, гиперраздражительность, гиперчувствительность, маниакальные состояния [2]. Подобная патология влияет, как показало настоящее исследование, и на социальное поведение.

Нарушение распознавания у агрессоров ранее было выявлено и в ситуации взаимодействия с ре-

цептивной самкой. Агрессорам после 10 дней конфронтаций, сопровождавшихся победами, за перегородку в клетке подсаживали сначала группового самца и затем его заменяли на рецептивную самку, сравнивая поведенческую реакцию в этих ситуациях. Оказалось, что агрессивные самцы сходным образом реагировали и на самца и на самку. В то же время контрольные животные без опыта социальных конфронтаций и самцы с опытом социальных поражений существенно усиливали поведенческую реакцию на самку в таких же условиях [3]. И даже уровень тестостерона у агрессоров не изменялся, что свидетельствовало о том, что они воспринимали самку скорее как противника, чем как полового партнера [15]. В то же время в других группах самцов увеличение тестостерона было очень сильным. Это еще раз подтверждает, что повторный опыт агрессии влияет как на социальное распознавание (самец – самец), так и на сексуальное распознавание (самец – самка). Можно полагать, что агрессивная мотивация у таких животных становится доминирующей, что приводит к блокированию других мотиваций – интереса к самке, исследовательской активности, страха перед человеком (животные могут нападать на руку экспериментатора) и других форм поведения. Животные с небольшим опытом агрессии, несмотря на высокую агрессивность в провоцирующих условиях, адекватно реагируют на социально значимые стимулы и сохраняют способность к контролю своего поведения.

ВЫВОДЫ

1. Поведение самцов мышей с небольшим опытом агрессии различается при взаимодействии с разными партнерами: они интенсивно нападают на активно сопротивляющегося самца и реже на подчиняющегося.

2. Самцы с длительным опытом агрессии одинаково реагируют на партнеров с активной и пассивной стратегией поведения, демонстрируя высокую агрессивность.

3. Предполагается, что повторный опыт агрессии ведет к нарушению механизмов социального распознавания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кудрявцева Н.Н. Поведенческие корреляты агрессивной мотивации у самцов мышей // Журн. высш. нерв. деят. 1989. Т. 39. № 5. С. 883–889.
2. Кудрявцева Н.Н. Нейробиологические корреляты преднамеренной (обученной) агрессии: поиски экспериментальных подходов // Успехи физиол. наук. 2001. Т. 32. № 4. С. 23–35.
3. Кудрявцева Н.Н., Бахитановская И.В., Августинович Д.Ф. Влияние повторного опыта агрессии в ежедневных конфронтациях на индивидуальное и социальное поведение самцов мышей // Журн. высш. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 1. С. 86–97.
4. Лоренц К. Агрессия (так называемое “зло”). СПб.: Амфора, 2001. 349 с.
5. Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
6. Barratt E.S. Anxiety and impulsiveness: toward a neuropsychological model // Anxiety: Current Trends in Theory and Research / Ed. Spielberger C. D. N.Y.: Acad. Press, 1972. P. 195–222.
7. Brain P.F., Benton D., Childs G., Parmigiani S. The effect of the type of opponent in tests of murine aggression // Behav. Proc. 1981. V. 6. P. 319–327.
8. Brain P.F., Kamal K.B.H. Effects of prior social experiences on individual aggressiveness in laboratory rodents // Rassegna di Psicologia. 1989. V. 6. № 3. P. 37–43.
9. Brain P.F., Poole A. Some studies on the use of “standard opponents” in intermale aggression testing in TT albino mice // Behaviour. 1974. V. 50. № 1. P. 100–110.
10. Brain P.F., Smoothy R., Benton D. An ethological analysis of the effects of tiffuadom on social encounters in male albino mice // Pharmacol. Biochem. Behav. 1985. V. 23. № 6. P. 979–985.
11. Cohen J.A., Price E.O. Grooming in the Norway rat: displacement activity or “boundary-shift”? // Behav. Neural Biol. 1979. V. 26. № 2. P. 177–188.
12. Ferrari P.F., Palanza P., Parmigiani S., Rodgers R.J. Interindividual variability in Swiss male mice: relationship between social factors, aggression, and anxiety // Physiol. Behav. 1998. V. 63. № 5. P. 821–827.
13. Frishknecht H.R., Seigfried B., Waser P.G. Learning of submissive behavior in mice: a new model // Behav. Proc. 1982. V. 7. P. 235–245.
14. Kudryavtseva N.N. The sensory contact model for the study of aggressive and submissive behaviors in male mice // Aggress. Behav. 1991. V. 17. № 5. P. 285–291.
15. Kudryavtseva N.N., Amstislavskaya T.G., Kucheryavy S. Effects of repeated aggressive encounters on approach to a female and plasma testosterone on male mice // Horm. Behav. 2004. V. 45. № 2. P. 103–107.
16. Kudryavtseva N.N., Bakshantovskaya I.V., Koryakina L.A. Social model of depression in mice of C57BL / 6J strain // Pharmacol. Biochem. Behav. 1991. V. 38. № 2. P. 315–320.
17. Kudryavtseva N.N., Bondar N.P., Avgustinovich D.F. Association between experience of aggression and anxiety in male mice // Behav. Brain Res. 2002. V. 133. № 1. P. 83–93.
18. Lagerspetz K.M. Studies on the aggressive behavior of mice // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1964. V. 131. P. 1–31.
19. Parmigiani S., Brunoni V., Pasquali A. Behavioral influences of dominant, isolated and subordinated male mice on female socio-sexual preference // Boll. Zool. 1982. V. 49. P. 31–35.
20. Parmigiani S., Pasquali A. Aggressive responses of isolated mice towards “opponents” of differing social status // Boll. Zool. 1979. V. 46. P. 41–50.
21. Poole T.B., Morgan H.D. Aggressive behaviour of male mice (*Mus musculus*) towards familiar and unfamiliar opponents // Anim. Behav. 1975. V. 23. № 2. P. 470–479.
22. Thor D.H., Flannelly K.J. Intruder gonadectomy and elicitation of territorial aggression in the rat // Physiol. Behav. 1976. V. 17. № 4. P. 725–727.