

О.В. Веселовська, А.В. Шляхова

Особливості формування підлеглого типу поведінки щурів при агоністичних зіткненнях

Проведено експериментальне дослідження конкурентного поведінки з використанням моделі сенсорного контакту та теста “перегородка”. Изучали динаміку етологічних показателів і вегетативних реакцій у щурів з підлеглим поведінкою, яке формувалося при агоністичних зіткненнях між тваринами. Внаслідок конфліктних взаємодій у цих щурів закріплювався досвід “соціальних” поразок, що приводило до розвитку емоціонального стресу і зміні стереотипу поведінки.

ВСТУП

З кінця двадцятого сторіччя об’єктом пильної уваги дослідників були різні форми агресії людини та тварин. У зв’язку з ростом проявів насильства в суспільстві (терористичні акти, міжнаціональні конфлікти, агресивна поведінка в родині та соціальному колективі), відзначається нова хвиля інтересу до вивчення цієї проблеми. Тому одним із важливих аспектів проблеми агресивної поведінки є дослідження механізмів її виникнення та реалізації. Багато дослідників вивчали нейроанатомічні, нейрофізіологічні, генетичні та біохімічні основи агресії. І тільки поодинокі дослідження присвячені проблемі підкорення чи взаємодії агресії та підкорення [7,8]. Агресивна поведінка може бути викликана різними чинниками (ізоляцією, страхом, роздратуванням, конкуренцією, боротьбою за територію тощо), а підкорення залежить тільки від одного фактора – досвіду поразок при агоністичних зіткненнях [14].

Метою нашої роботи було вивчення динаміки етологічних показників і вегетативних реакцій у щурів з підлеглою (субмісивною) поведінкою, яка формувалася при агоністичних зіткненнях між тваринами.

МЕТОДИКА

Дослідження проведені в хронічному експерименті на 14 статевозрілих нелінійних білих щурах-самцях масою 210–250 г. Для моделювання агоністичних зіткнень внаслідок конфліктних “соціальних” взаємодій і психоемоційного стресу була обрана модель сенсорного контакту [7]. Ця модель допускає одночасне формування й агресивного, і підлеглого (субмісивного) типів поведінки в результаті послідовного набуття досвіду перемог і поразок у конфронтаціях між щурами. Для кількісної оцінки поведінкової активності щурів у цих умовах був використаний тест “перегородка” [8]. Для дослідження конкурентної поведінки в експерименті моделювали тривалу соціальну депривацію, пов’язану з утриманням дорослих самців в індивідуальних клітках протягом 5 діб для зняття ефектів групових взаємодій. Потім щурів попарно розміщували в експериментальні клітки, що були розділені на 2 рівних відсіки прозорою перегородкою з отворами, яка дозволяла тваринам бачити, чути і сприймати запахи один одного, але попереджувала фізичний контакт (умови сенсорного контакту). Тестування поведінки починали через дві доби після звикання тварин до

нових умов утримання та сенсорного знайомства один з одним і потім проводили щодня з 14-ї до 17-ї години. За 5 хв до тестування кришку клітки заміняли на прозоре оргскло (період активації тварин і адаптації до нових умов освітлювання). Протягом 5 хв проводили реєстрацію показників поведінки щурів біля перегородки. Потім для ініціації “соціального конфлікту” перегородку вилучали і протягом 10 хв фіксували успіх чи поразку для кожного щура в агресивному зіткненні, якщо такі були. Щодобово після тестування та агоністичних зіткнень тварин пересажували до незнайомого партнера за перегородкою – експозиція до зоосоціальних стимулів (феромонів), що є релізерами агресивної поведінки. Пари формували із 14 щурів експериментальної групи.

Для кількісної оцінки поведінкових реакцій щурів біля перегородки використовували такі показники, як латентний період першого підходу, число підходів до перегородки, загальний час перебування біля перегородки і середній час одного підходу. Також враховували виразність орієнтовно-дослідницької та рухової активності тварин. Загальним часом перебування біля перегородки вважався термін, протягом якого щури торкалися перегородки передньою частиною тулуба. Середній час перебування біля перегородки за один підхід розраховували як відношення загального часу перебування біля перегородки до числа підходів до неї за термін тестування. Якщо тварина жодного разу не підходила до перегородки, то латентний період першого підходу вважали рівним тривалості тестування (300 с), а латентний період першої атаки – рівним усьому терміну тестування (600 с), коли щури не виявляли агресивної поведінки.

Для кількісної оцінки поведінкових реакцій щурів в умовах клітки без перегородки використовували наступні показники: латентний період переходу на територію

партнера, латентний період першої атаки, число і загальний час атак, тривалість однієї атаки, а також час активного захисту та пасивної поведінки, що склали загальний час захисту. Крім цього, обчислювали інтенсивність агресії як відсоток співвідношення загального часу атак від початку першої атаки до закінчення тестування. На цій підставі та з урахуванням поведінки під час тестування щурів розділили на активний (агресивний) та пасивний (підлеглий) типи.

Поряд зі зміною поведінки тварин в умовах сенсорного контакту критерієм формування емоційного стресу також були значення систолічного артеріального тиску та електрокардіографічні показники. Запис електрокардіограми проводили на приладі ЕК-2Т-02 у другому стандартному відведенні при вільній поведінці тварин із застосуванням сталевих електродів, які прикріплювали до кінцівок щурів безпосередньо перед дослідженням. Вимір систолічного артеріального тиску здійснювали електроплетизмографічним методом з хвостової артерії щурів за допомогою графітового датчика, манометра та осцилографа С1-93 [10]. Ці процедури проводили на початку та після закінчення експерименту. Результати обробляли статистично за допомогою програм Excel з використанням непараметричного критерію Вілкоксона з визначенням середнього значення та квадратичної помилки середнього.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Аналіз результатів проведених досліджень показав, що при агоністичних зіткненнях 8 щурів із 14, що склали експериментальну групу, мали пасивну підлеглу поведінку при мінімальних значеннях інтенсивності агресії ($0,61 \% \pm 0,16 \%$). У першу добу дослідження в тесті “перегородка” поведінка щурів відзначалася проявами орієнтовно-дослідницької реакції та підвищеною емоційною активністю: вертикальні пози,

обнюхування клітки, тривалий позитивний аутогрумінг (умивання, почісування). Разом з тим щури виявляли інтерес і до партнера за перегородкою. Латентний період першого підходу до перегородки становив $98,8 \text{ с} \pm 36,8 \text{ с}$ (рис.1,а). Щури досить активно поводитися біля перегородки: обнюхували її, просовували ніс в отвори, ставали у вертикальні пози, спираючись передніми лапами на перегородку. При цьому середнє число підходів було $5,2 \pm 1,3$ (див. рис. 1,б). Загальний і середній час перебування біля перегородки становили $36,1 \pm 11,5$ і $4,9 \text{ с} \pm 1,4 \text{ с}$ (див. рис. 1,в,г). Після того як перегородку між двома відсіками вилучали, тварини були напружені, нерішучі, боязкі, спочатку знаходилися на своїй території і у середньому тільки на $219,0 \text{ с} \pm 80,6 \text{ с}$ переходили на половину партнера (рис. 2). Лише у двох щурів епізодично спостерігалась активна аверсивна поведінка, а агресивних реакцій

стосовно партнера у щурів цієї групи практично не відзначалося, інтенсивність агресії була дуже низькою і становила $0,85 \% \pm 0,59 \%$. Тварини демонстрували субмісивну поведінку, тобто готовність здатися, підкоритися при нападі чи погрозі нападу. Якщо агресивні партнери виявляли агоністичну, конкурентну поведінку, а саме: нападали боком, ставали в агресивну вертикальну позу, демонстрували алогрумінг (супротивник покусав шерсть, нависав над спиною чи шиєю більш слабкого щура, що лежав притиснувшись до підлоги), то підлеглі щури здригалися від кожного різкого руху партнера, приймали активну оборонну чи підлеглу пози, які супроводжувалися вокалізацією, деякі тварини знаходилися в стані напруження (розгойдувалися з одного боку в інший чи сиділи в ступорі тривалий час навіть після припинення атаки). При цьому часто відзначались елементи пароксизмальної актив-

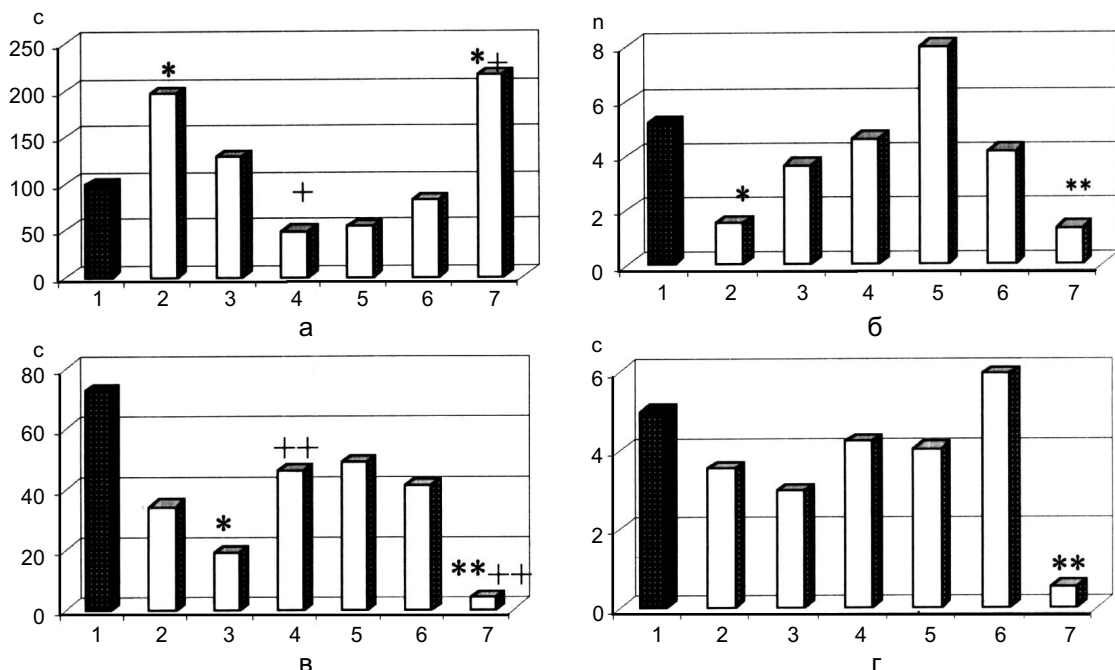


Рис. 1. Поведінка щурів у тесті "перегородка": а – латентний період першого підходу до перегородки, б – число підходів, в – загальний час підходів, г – середній час одного підходу; 1 – до агресивних зіткнень, 2–7 – доби агресивних зіткнень.

Тут і на рис. 2, 3 * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ – порівняно з вихідними значеннями, + $P < 0,05$, ++ $P < 0,01$ – порівняно зі значеннями у попередню добу

ності у вигляді раптово виникаючих оральних автоматизмів, обтрушування, вокалізації, судорожного дихання, завмирання. У щурів знижувалася рухова й орієнтовно-дослідницька активність, вони сиділи в кутку клітки і напружено спостерігали за кожним рухом партнера, щомиті очікуючи нападу. Наступної доби в тесті “перегородка” щури через поразку в першому агоністичному зіткненні були пасивні: довго сиділи в кутку, умивалися, обтрушувалися. При цьому відзначалося значне (до $195,8 \pm 43,6$ с) збільшення латентного періоду першого підходу та зниження (до $1,5 \pm 0,7$) числа підходів до перегородки. Надалі на третю-четверту добу експерименту щури швидше та частіше підходили до перегородки, що проявлялося в зниженні до мінімальних значень латентного періоду першого підходу та поступовому збільшенні числа підходів. Загальний час перебування біля перегородки на третю добу був вірогідно меншим, ніж до та після першого агоністичного зіткнення, а на четверту добу значення цього показника підвищувалося. Латентний період першого підходу зберігався на тому самому рівні і на п’яту-шосту добу. На п’яту добу у щурів відзначалося вірогідне збільшення числа підходів до перегородки. На сьому добу різко знижувалась активність щурів, що виражалося у достовірному зменшенні числа підходів, загального та середнього часу перебування

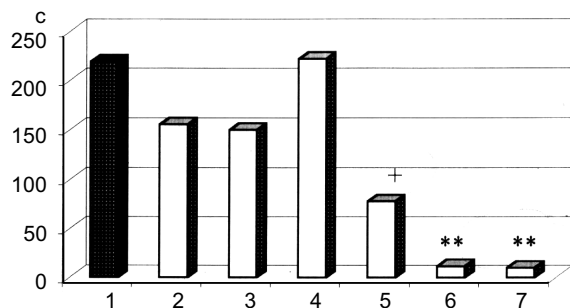


Рис. 2. Латентний період переходу на чужу територію: 1 – до агресивних зіткнень, 2–7 – доби агресивних зіткнень

біля перегородки та підвищенні латентного періоду першого підходу (див. рис. 1). Щури не проявляли інтересу до партнера за перегородкою, частіше сиділи в далекому кутку клітки спиною до перегородки, подовгу умивалися, іноді спали, у деяких тварин відзначалися нав’язливі кругові рухи та часті прояви елементів підвищеної пароксизмальної готовності. При відкритій перегородці щури, також як і на першу добу агоністичних зіткнень, не відразу переходили на чужу територію і лише на п’яту добу досліджень знижувався латентний період переходу на територію партнера, на шосту-сьому добу значення цього показника ще більше знижувалося (див. рис. 2).

Слід зазначити, що щури не нападали на партнера першими. В основному, у перші доби експерименту вони виявляли аверсивну поведінку, спрямовану на активний захист (рятування) від нападів з боку партнера. Іноді щури намагалися уникнути ситуації, у якій вони опинилися, пробуючи вистрибнути з клітки. Протягом експерименту час активного захисту поступово зменшувався і на сьому добу був мінімальним. При цьому щури були пригнічені тим, що не перебороли неприємну ситуацію та потерпіли поразку в агоністичному зіткненні. Час пасивної поведінки, значно виражений на першу добу, у середині експерименту зменшувався і на п’яту добу мав найменші значення на тлі зниження загального часу захисту, тобто в щурів у цей період переважала орієнтовно-дослідницька активність при незначному числі агресивних зіткнень (рис. 3). Наприкінці експерименту відзначалося підвищення загального часу захисту внаслідок збільшення часу пасивної поведінки при посиленні агресивних проявів з боку партнера (рис. 4). Результати дослідження варіабельності серцевого ритму та систолічного артеріального тиску показали, що у щурів даної групи до початку агоністичних зіткнень частота серцевих скорочень була

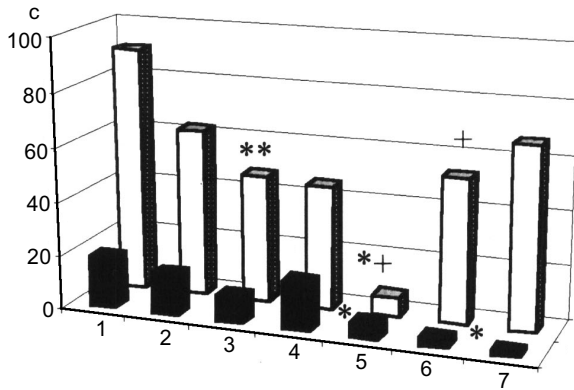


Рис. 3. Час активного захисту (чорні стовпчики) та пасивної поведінки (білі стовпчики): 1 – до агресивних зіткнень, 2–7 – доби агресивних зіткнень

442,6 хв⁻¹ ± 19,4 хв⁻¹, систолічний артеріальний тиск – 117,5 мм рт.ст. ± 4,7 мм рт.ст. У кінці експерименту значення цих показників вірогідно підвищувалися: частота серцевих скорочень до 514 хв⁻¹ ± 16 хв⁻¹ (P<0,05), систолічний артеріальний тиск до 145,6 мм рт.ст. ± 2,9 мм рт.ст (P<0,01), що свідчило про розвиток емоційного стресу [5, 11].

Таким чином, результати проведених досліджень показали, що при моделюванні агоністичних зіткнень в умовах сенсорного контакту у 8 щурів експериментальної групи, на тлі підвищення артеріального тиску та частоти серцевих скорочень сформувалася підлегла (субмісивна) стратегія поведінки.

Слід зазначити, що протягом усього періоду досліджень ми спостерігали зворотнопропорційний характер змін таких показників, як латентний період першого підходу та число підходів до перегородки. Після першого агресивного зітк-

нення латентний період першого підходу до перегородки підвищувався, що було однією з причин зменшення числа підходів до перегородки. За даними літератури [8], число підходів до перегородки є показником дослідницької та рухової активності, а їх тривалість характеризує силу (рівень, виразність) реакції на партнера в сусідньому відсіку клітки. Оскільки середній час перебування тварин біля перегородки не змінився, то ми можемо говорити тільки про низьку орієнтовно-дослідницьку активність у щурів за цей відрізок часу, а не про зниження реакції на партнера. У середині експерименту поступове підвищення числа підходів на тлі зниження латентного періоду підходів до перегородки свідчить про посилення орієнтовно-дослідницьких реакцій. Така поведінка є результатом підвищення тривожності внаслідок вираженої реакції на дії партнера. Відомо, що мотиваційна роль тривожності полягає в активації механізмів психічної адаптації [2]. Варто підкреслити, що цей період був важливим переломним етапом у формуванні стратегії адаптивної поведінки, оскільки тварини намагалися пристосуватися до нових умов існування, активно змінити неприємну для

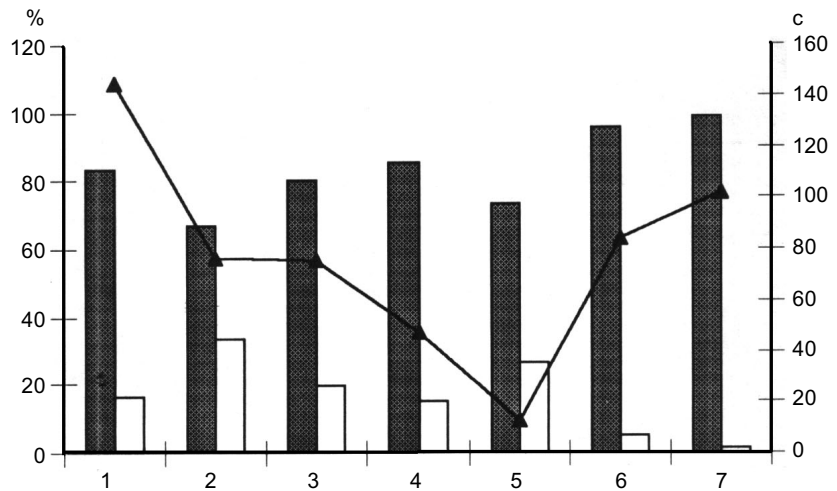


Рис. 4. Співвідношення активного захисту (білі стовпчики) та пасивної поведінки (чорні стовпчики) у загальному часі захисту (крива): 1 – до агресивних зіткнень, 2–7 – доби агресивних зіткнень

них ситуацію гноблення з боку партнера, протистояти його агресивним атакам. Наприкінці експерименту у щурів зменшувалися число та загальний час підходів, середній час одного підходу до перегородки та підвищувався латентний період першого підходу до перегородки, що свідчило про відсутність реакції на партнера. Щури “здалися”, перестали чинити опір агресивним атакам партнера, демонстрували позу повного підкорення – “на спині” чи нерухому позу захисту при підході або атаках щура, що перемагає. Це супроводжувалося підвищенням загального часу захисту, через більшу виразність підлеглої поведінки з переважанням пасивної оборони та зниженням комунікабельності. У щурів закріплювався досвід “соціальних” поразок і внаслідок цього розвивалося емоційне напруження, відмовлення від активних дій. За даними літератури, це свідчить про високий рівень депресії та стресу [12]. Крім зміни поведінки щурів, наявність емоційного стресу підтверджувалася також підвищенням систолічного артеріального тиску та частоти серцевих скорочень. Відомо, що структури лімбічної системи, які відповідають за емоційно-мотиваційну поведінку і є мозковим субстратом емоційного стресу [1, 4], мають тісні морфофункціональні зв’язки з нюховим аналізатором [3]. Після тривалого “соціального” стресу відбувається зміна нюхової чутливості, активуються механізми інгібування сприйняття нюхових сигналів “зоосоціального” значення, в основі яких лежить “блок сприйняття” нюхових рецепторних систем до феромональних стимулів, що формується не тільки на рівні власне нюхових структур, а і на рівні структур лімбічної системи [13]. Зважаючи на те, що нюховий стимул відіграє головну роль у запуску поведінкової активності щурів в умовах сенсорного контакту [9], це може пояснювати зниження латентного періоду переходу на чужу територію у щурів в

останні доби експерименту. Участь структур лімбічної системи відіграє ключову роль у механізмах формування стереотипів підлеглої та домінуючої поведінки при агоністичних зіткненнях ще і тому, що пам’ять на позитивні та негативні емоції може бути одним з механізмів, які зумовлюють становлення ієрархічних взаємин у популяціях [6].

E.V. Veselovskaya, A.V. Shlyahova

FORMING PECULIARITIES OF SUBMISSIVE RATS BEHAVIOUR IN AGONISTIC CONFLICTS

Using the sensory contact model and “partition” test the competitive behaviour has been studied. The aim of the research was to study the ethological indexes and vegetative reactions in rats, who became submissive during the agonistic conflicts. The results of research have shown that in the process of agonistic conflicts an experience of a social defeat was consolidated and resulted in the development of the emotional stress and behaviour stereotype modification.

Institute of Neurology, Psychiatry and Narcology of AMS Ukraine, Kharkiv

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. – М.: Медицина, 1975. – 446 с.
2. Березин Ф.Б., Мирошников Н.П. Эмоциональный стресс и психосоматические расстройства. Подходы к терапии // Бюл. для врачей и фармацевтов. – 1996. – №1(9). – С. 29–57.
3. Берченко О.Г., Воробьева Т.М., Гейко В.В. и др. Нейробиологические механизмы влечения к летучим органическим соединениям у крыс, роль в них обонятельного анализатора. – В кн.: Материалы V конф., посвящ. 86-й годовщине со дня рождения А.Р.Довженко. – Харьков, 2004. – С. 20–24.
4. Ведяев Ф.П., Воробьева Т.М. Модели и механизмы эмоционального стресса. – К.: Здоров’я, 1983. – 135 с.
5. Веселовская Е.В. Возрастные особенности нейрофизиологических механизмов цикла бодрствование – сон в условиях острого и хронического эмоционального стресса: Автореф. канд. дис. ... биол. наук. – 2003. – 20 с.
6. Громова Е.А. Эмоциональная память и ее механизмы. – М.: Наука, 1980. – 181 с.
7. Кудрявцева Н.Н., Попова Н.К. Сравнительная характеристика параметров агрессивной реакции мышей двух генотипов // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П.Павлова. – 1988. – Вып. 5. – С. 889–895.

8. Кудрявцева Н.Н. Применение теста “перегородка” в поведенческих и фармакологических экспериментах // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2002. – №1. – С. 90–105.
9. Новиков С.Н. Феромоны и размножение млекопитающих. – Л.: Наука, 1988 – 211 с.
10. Пинелис В.Г., Вакулин Т.П., Козлова А.В., Марков Х.М. Состояние резистивных сосудов конечностей крыс с наследственно обусловленной гипертензией // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 1982. – 94, № 10. – С. 31–36.
11. Шляхова А.В. Нейрофизиологические механизмы эффектов фотостимуляции при экспериментальной эмоциональной гипертензии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – 2002. – 24 с.
12. File S.E. The social interaction test of anxiety // Neurosci. Prot. – 1993.
13. Wysocki C. Neurobehavioural evidence for the involvement of the vomeronasal system in mammalian reproduction // Neurosci. Biobehav. Rev. – 1979. – 3, №3. – P. 301.
14. Moyer K.E. Kinds of aggression and their physiological basis // Commun. Behav. Biol. – 1968. – № 2. – P. 65–87.

*Ин-т неврології, психіатрії та наркології АМН
України, Харків*

*Матеріал надійшов до
редакції 04.05.2005*