

Этологические аспекты крыс разных генетических линий на занятой и нейтральной территории

Д.А. Беляев¹, М.М. Пекелис¹, Ю.В. Фокин², Л.Х. Казакова²

¹ – РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва

² – Научный центр биомедицинских технологий РАМН, Московская область.

Контактная информация: Беляев Дмитрий Анатольевич, d_belyaev@mail.ru.

В статье анализируется поведение крыс с различным развитием шерстного покрова при ссаживании на занятой и нейтральной территории. У самцов бесшерстных крыс была обнаружена малая частота проявления ориентировочно-исследовательского поведения, что может быть следствием менее подвижного типа ВНД.

Ключевые слова: бесшерстные крысы, территориальное поведение, агонистическое поведение, ориентировочно-исследовательское поведение, этологические исследования.

Серые крысы относятся к высоко социальным видам, для которых характерен групповой образ жизни – как на ранних ее этапах, так и во взрослом состоянии. Однако социальная структура у крыс, несмотря на прочность, чрезвычайно лабильна. В разных условиях она легко перестраивается и видоизменяется, особенно в природных условиях, где, кроме кланов крыс, живут и отдельные особи, которые могут объединять ся во временные группировки [10].

Основные формы социального поведения довольно сходны у грызунов разных видов [3, 4, 15, 21]. Как правило, формы поведения исследуют, проводя одно- или разнополюс ссаживания зверьков на занятой или нейтральной территории [16, 21, 25, 27]. Обычно при ссаживании животные демонстрируют исследовательскую и ориентировочную активность и агонистическое поведение [24].

Прежде всего, после попадания животного в новую обстановку у него преобладает ориентировочно-исследовательское поведение. Эта форма поведения является его важнейшей характеристикой, кото-

рая в значительной степени определяет успешность заселения зверьками новых мест обитания и адаптации к ним [11, 12]. Пространство вокруг активно исследуется по периметру, обнюхиваются все предметы, находящиеся на новой территории, и только потом животные выходят на середину вольеры [16]. Зверек прижимается к полу, движется крадущейся походкой и очень мелкими шажками. Периодически животное встает «столбиком» с настороженными ушами, голова и тело при этом поворачиваются в разные стороны, также ощупывает пол и предметы вибриссами или трогает губами, это так называемая «ориентировочная реакция» [15, 16, 17].

Важную роль играют и обонятельные контакты зверьков друг с другом [14]. Нозо-назальные контакты отмечаются для всех особей, нозо-анальные чаще отмечаются при встрече самца и самки или между особями группы и чужаком. Крысы с более высоким иерархическим положением, как правило, чаще выступают инициаторами обнюхиваний. Нозо-назальные

контакты короче и менее напряженнее между знакомыми особями, чем между незнакомыми [3, 16]. Резидентный самец обычно обнюхивает чужака, и часто далее следует атака на него [24].

Большую роль в отношениях между грызунами в целом и крысами в частности играет агонистическое поведение. Под ним подразумевается любой вид адаптации, связанный с соперничеством или конфликтом между двумя животными, которое происходит за какой-либо ресурс – пищу, воду, доступ к половому партнеру, пространство, например, гнездовую территорию или убежище. При этом данный ресурс лимитирует выживаемость и успех размножения конкретной особи в популяции [22]. Агонистическое поведение включает борьбу (наступательную или защитную), бегство, пассивное поведение, акты доминирования и подчинения [3, 24]. Чаще всего, агонистическое поведение ритуализировано, и животные редко наносят друг другу серьезные повреждения или убивают друг друга. При этом его интенсивность и формы сильно зависят от многих факторов. Прежде всего, от того, ведут ли особи данного вида одиночный или групповой образ жизни [27]. Также на интенсивность агрессии влияет «чувство территории». В целом, у животных значительная часть конфликтов происходит для получения доступа к какой-либо территории. Территория обитания включает в себя пространство, где обитает данная особь или группа особей, которое используется исключительно ими и защищается от вторжения чужаков. На ней поддерживается определенная структура данной группы, которая строится на доминировании и иерархии [22]. Освоенная

территория стимулирует агрессивное поведение самцов – однако, в неодинаковой степени [6, 24]. Территориальные самцы, как правило, нападают на чужаков, зашедших на их территорию. Однако после того как чужак принимает позу подчинения, самец-резидент обычно прекращает агрессию [16]. Незнакомая обстановка также тормозит агрессивное поведение животных, и на нейтральной территории, где ни один из самцов не имеет преимущества, агрессивные контакты редки [24]. В условиях неволи на частоту проявления агрессивного поведения сильное влияние оказывает изоляция зверьков [5, 25]. В условиях изоляции у самцов усиливается склонность к дракам и снижается уровень серотонина и норадреналина в мозге [5].

Также на проявление агонистического поведения влияет размер и возраст зверьков при контакте [21].

Кроме того, агрессивность самца, одерживающего победы над противниками, возрастает в дальнейшем. Также, по-видимому, в значительной степени проявление агрессивного поведения зависит от врожденного типа ВНД зверька, его импульсивности и эмоциональной реактивности – соответственно, большими шансами на роль основателя группы обладает особь с более сильным типом ВНД [4, 6, 21].

Материалы и методы

Из этологических аспектов мы изучали проявление территориального поведения путем проведения 15-минутных ссаживаний на занятой территории [23, 24]. В исследованиях принимали участие три группы крыс, уравненных по массе, в возрасте 24-х недель: группа 1 (контрольная) – не-

линейные крысы с нормально развитым шерстным покровом ($n=10$), группа 2 – бесшерстные крысы аут-бредной популяции, полученные в результате спонтанной мутации ($n=10$), и группа 3 – гибриды F1 между крысами из групп 1 и 2 с промежуточным состоянием шерстного покрова ($n=10$). Крысы находились в одинаковых условиях содержания и кормления. Содержались в клетках типа Т-3 при световом цикле 12:12, получали комбикорм для хомяков, крыс и мышей производства ООО «Лаб-ораторкорм». Вода была в свободном доступе. Проводились ссаживания как самцов с самцами, так и самок с самками. В ящик размером 57×41×23 см помещалось на 3 суток животное, затем к нему на 15 мин подсаживали животное того же пола. Регистрировались основные формы поведения [3, 15, 24]. Всего было проведено 30 ссаживаний. Также проводились ссаживания и на нейтральной территории. Ящик, применяемый для предыдущей серии экспериментов, тщательно мыли водой для устранения запаха крыс и высаживали в него незнакомых крыс одного пола, которые здесь не бывали раньше, и регистрировали основные формы поведения. После проведения каждого ссаживания ящик снова промывали. Всего было проведено 29 таких ссаживаний.

Результаты и их обсуждение

Прежде рассмотрим поведение при ссаживании на занятой территории самцов. Как известно, крысы-самцы достаточно нетерпимы к чужакам на собственной территории и, как правило, их изгоняют. Такая парадигма поведения в целом характерна для очень

многих видов млекопитающих, включая и человека [26]. Самец-чужак, после того как оказывался в незнакомой обстановке, демонстрировал высокий уровень ориентировочного поведения. Зверек обходил ящик по периметру, постоянно принюхиваясь к предметам, двигался он довольно быстро и неуверенно. При этом были часты стойки, когда зверек поднимался на задние лапы и нюхал воздух, либо стенки ящика выше того уровня, который может обнюхать крыса, стоя на четырех лапах. При этом он старался не вступать в контакт с самцом-резидентом, уходя от него. Последний же почти не проявлял ориентировочного поведения по отношению к окружающим предметам, поскольку обстановка была ему знакома. Однако он проявлял исследовательское поведение по отношению к зверьку-чужаку. Он старался догнать его и обнюхать. Мы не наблюдали атаки чужака без каких-либо проявлений исследовательского или некоторых демонстративных форм агрессивного поведения, как это может быть у диких пасюков или у самцов дикой формы домового мыши, когда территориальный самец атакует пришельцев сразу, как только их видит, и без всякого предупреждения [6, 9]. Это обусловлено, скорее всего, пониженной агрессивностью у лабораторных крыс – как к человеку, так и к другим крысам [22, 23]. Исследовательское поведение по отношению к другому зверьку можно разделить на три поведенческих акта: обнюхивание тела зверька, назально-назальное и назально-анальное обнюхивание. Судя по тому, как резидент старался произвести именно назально-анальное обнюхивание, можно сказать, что именно этот способ кон-

такта, по-видимому, является наиболее информативным у крыс [16]. В.Е. Соколов и К.Л. Ляпунова (1982) отмечают, что назо-анальные контакты больше характерны для разнополых особей и редко предшествуют агрессивному поведению, однако в нашей работе было отмечено, что чаще всего именно после назо-анального контакта происходило нападение самца-резидента на чужака. Назо-назальные контакты вообще встречались реже. Кроме того, довольно часто наблюдались обнюхивания разных участков тела чужака. Самец-чужак всячески старался избежать данного вида контакта с резидентом. Когда это не удавалось, он замирал и, как правило, давал произвести обнюхивание своей анально-генитальной области резидентом, но при первой возможности уходил от него. Далее, убедившись, что чужак – это именно самец, хозяин территории мог перейти к нападению. Как правило, хозяин территории приближался к чужаку, выгнув спину, и старался прижать его к стенке. Тогда он вставал в боковую стойку и приближался к чужаку. Далее следовала атака. Также зверьки могли какое-то время боксировать передними лапами, встав вертикально. После этого также могла последовать атака самца-резидента. Обычно самец-чужак оказывался побежденным и старался убежать от хозяина территории. После непродолжительной схватки он принимал одну из поз подчинения, обычно вставая вертикально и прижимаясь спиной к стенке ящика, стараясь остановить нападающего зверька передними лапами и защищая спину, куда чаще всего и старается нанести укус нападающая крыса [23, 26]. В целом, драки бесшерстных самцов выглядели более

жестокими и продолжительными, чем драки самцов с нормально развитым шерстным покровом. Как правило, резидент, после того как чужак принимал позу подчинения, терял к нему интерес и оставлял его в покое, отходил в другой угол ящика и начинал чиститься. Вероятно, это могло быть формой замещающего поведения [24]. Самец-чужак обычно оставался в позе подчинения до конца наблюдений, либо мог просто сидеть в углу ящика. Больше ни локомоторной активности, ни ориентировочного поведения он не проявлял. Самцы обычно сидели в противоположных концах ящика. Резидент выглядел уверенно и обычно не обращал внимания на побежденного чужака. Последний же продолжал сидеть в напряженной позе и следил за перемещениями и действиями хозяина территории. Когда резидент приближался к побежденному чужаку, тот сразу же вставал в позу подчинения, издавал писк, и резидентный самец терял к нему всякий интерес. Таким образом, снижение локомоторной активности крысы-чужака и демонстрация позы подчинения является механизмом, снижающим возможность проявления агрессии со стороны резидентного самца [23]. Как правило, весь процесс проявления агонистического поведения сопровождался щелканьем зубов – как со стороны победившего, так и со стороны побежденного. Долгой демонстрацией поз агрессии, характерной, например, для некоторых видов песчанок [3], не наблюдалось.

Однако не всегда побежденным в схватке оказывался самец-чужак, в отличие от литературных данных [24]. Резидент, как правило, проявлял агрессию и нападал, но в процессе драки иногда проигрывал и спасался от чу-

жака бегством. Тогда самцы менялись ролями, и самец-чужак становился хозяином положения, контролируя поведение самца-резидента. По всей вероятности, в этих случаях чужак оказывался с более сильным типом высшей нервной деятельности. Такая смена поведенческих ролей не являлась результатом того, что чужак был массивнее или старше, поскольку мы подбирали самцов примерно одинакового возраста и массы, они все были половозрелыми и имели сексуальные контакты. У помесных крыс-самцов частота проявления исследовательского поведения по отношению к другому зверьку была достоверно выше у самцов-резидентов ($p \geq 0,95$), а ориентировочное поведение достоверно чаще проявлялось у самцов-чужаков ($p \geq 0,95$). У самцов с нормально развитым шерстным покровом также частота проявления исследовательского поведения была выше у самцов-резидентов ($p \geq 0,95$), а частота ориентировочного поведения была выше у самцов-чужаков, с достоверностью 99%. Также у самцов-чужаков контрольной группы была достоверно выше частота проявления поведения подчинения ($p \geq 0,95$). У бесшерстных самцов достоверно различалась лишь частота проявления ориентировочного поведения – она была выше у самцов-чужаков ($p \geq 0,99$). Частота остальных форм поведения самцов-резидентов и чужаков достоверно не различалась в изучаемых группах. Достоверных различий в частоте проявления данного признака между группами самцов-резидентов также не обнаружено.

Самки, как правило, проявляли меньше агрессивности к самкам-чужакам. Самки-резидентки редко переходили в атаку на нового зверька. Обычно

они ограничивались демонстративными формами агрессивного поведения. Драки у самок иногда могли и вовсе не происходить (в 40% ссаживаний бесшерстных самок и самок с нормально развитым шерстным покровом драк не наблюдалось, у помесных самок драки отмечены в 100% случаев), тогда как у самцов ни одно ссаживание без этого не обходилось. Кроме того, драки между самками были не такими ожесточенными и более скоротечными по сравнению с самцами. Также у самок было замечено маркировочное поведение в отношении самки-чужака: резидентная самка старалась перелезть через чужака, оставив на ней свою запаховую метку. Такого поведения у самцов мы не отмечали. При ссаживании самок с нормально развитым шерстным покровом достоверные различия были получены в частоте проявления комфортного поведения: у резидентной самки частота его проявления была значительно выше, чем у самки-чужака ($p \geq 0,99$). Также у самок-резиденток была достоверно выше частота проявления исследовательского поведения, чем у самок-чужаков ($p \geq 0,95$), а у самок-чужаков – достоверно выше частота ориентировочного поведения ($p \geq 0,95$). Частота проявления остальных форм поведения достоверно не различалась между самкой-резиденткой и чужаком. У помесных самок достоверных различий в частоте проявления различных форм поведения нами обнаружено не было.

В частоте проявления разных форм поведения у самцов-чужаков отмечены достоверные различия в частоте проявления комфортного поведения: у самцов с нормально развитым шерстным покровом частота его проявления была достоверно выше, чем у помесных самцов ($12,6 \pm 4,39$ – у крыс с нормально развитым шерстным покровом и $3,8 \pm 3,77$ – у помесных самцов, $p \geq 0,999$).

Помесные самцы-чужаки достоверно чаще проявляли поведение подчинения – как по отношению к самцам с нормально развитым шерстным покровом ($p \geq 0,95$), так и к бесшерстным самцам ($p \geq 0,99$). В отношении частоты проявления исследовательского поведения к самцу-резиденту достоверных различий между группами не выявлено. Самцы-чужаки с нормально развитым шерстным покровом достоверно чаще проявляли ориентировочное поведение, чем помесные самцы ($p \geq 0,95$), бесшерстные самцы по частоте проявления данной формы поведения были ближе к помесным самцам.

У самок-резиденток были обнаружены достоверные различия в отношении частоты проявления комфортного поведения: оно было достоверно выше у самок контрольной группы – как в отношении помесных самок ($p \geq 0,99$), так и бесшерстных ($p \geq 0,99$). Агрессивное поведение чаще проявлялось бесшерстными самками-резидентками ($7,8 \pm 2,72$), и реже – самками с нормально развитым шерстным покровом ($5,8 \pm 2,01$), однако различия недостоверны.

В отношении самок-чужаков можно сказать, что достоверных различий между группами в частоте проявления различных форм поведения не обнаружено. Если сравнивать частоту проявления различных форм поведения по

полу, то можно сказать, что во всех группах крыс она достоверно не различалась. Хотя поведение самок выглядело менее агрессивным, частота проявления агрессивных форм поведения достоверно не отличалась от таковой у самцов. Другие исследователи также отмечали, что отношения незнакомых самок крыс отличаются малой толерантностью [7]. Схожие данные получены и для самок сирийских хомячков [21]. Иногда даже частота проявления агрессивного поведения была выше у самок – например, у помесных самок-резиденток и у бесшерстных самок-резиденток. У самок-резиденток контрольной группы частота проявления агрессивного поведения была несколько ниже, чем у самцов. У крыс-чужаков частота проявления агрессивного поведения была все же выше у самцов во всех трех группах, но различия также недостоверны. Стоит отметить, что, как самцы, так и самки-резидентки контрольной группы не проявляли поведения подчинения вообще, тогда как в других группах оно наблюдалось. Как мы можем судить из приведенных выше наблюдений, при ссаживаниях на занятой территории не всегда победа доставалась самцу-резиденту, иногда победителем в драках становился чужак. При этом самец-чужак никогда не проявлял первым агрессию, он проявлял так называемую «защитную агрессию» (defensive aggression), то есть это была лишь защита от нападения резидента [21, 26]. Если он побеждал в драке, то становился хозяином территории. При этом можно отметить, что частота проявления агрессивного поведения несколько выше была у самцов-резиденток контрольной группы, а меньше всего – у бесшерстных самцов.

По-видимому, бесшерстные самцы все же менее агрессивны по отношению друг к другу. При этом самцы с нормально развитым шерстным покровом вообще не проявляли поведения подчинения, также как и самки-резиденты с нормальным шерстным покровом, что, возможно, связано с высокой частотой проявления агрессии к чужаку (они всегда побеждали в драках).

При этом атак без предупреждения и без обследования нового зверька не наблюдалось. Такие атаки характерны для диких пасюков, но не для лабораторных крыс, у которых территориальная агрессия снижена [18]. Таким образом, мы видим, что взаимоотношения между исследуемыми группами крыс различаются как по признаку знакомства с территорией, так и в зависимости от половой принадлежности крыс. Можно сказать, что самцы с нормальным шерстным покровом отличаются несколько более развитым территориальным поведением, чем самцы других групп. Однако они чаще проявляют ритуализированные формы агрессии, чем самцы других групп.

Напротив, самки контрольной группы проявляют меньше агрессии в поведении, но они чаще всего переходят к дракам. Как и следовало ожидать, у зверьков-чужаков очень сильно повышен уровень ориентировочного поведения, а у зверьков-резидентов – уровень исследовательского поведения по отношению к другому зверьку. Нельзя сказать, что бесшерстные крысы более социализированы, чем крысы других групп, особенно самцы. Хозяева территории, как правило, проявляют агрессию, однако это не всегда приводит к тому, что чужаки подчиняются им. Даже при отсутствии шерстного

покрова они стараются поддерживать территориальные отношения между собой. У бесшерстных крыс социальная иерархия сохранялась и поддерживалась за счет агонистического поведения, также как и у крыс с нормально развитым шерстным покровом. По сравнению с крысами других групп, у крыс с нормально развитым шерстным покровом была выше частота проявления комфортного поведения, что, видимо, связано с наличием наиболее густой шерсти. Оно, видимо, также играло роль замещающего поведения у зверьков. Ниже всего была частота проявления комфортного поведения у бесшерстных самцов – видимо, в связи с отсутствием волос.

Ссаживания зверьков разных групп на нейтральной территории, где ни один из них не имел преимуществ, показали следующие результаты.

Оказавшись в новой обстановке, зверьки принимались обнюхивать окружающие предметы, проявляя высокую двигательную активность и высокий уровень ориентировочно-исследовательского поведения. Затем они начинали обнюхивать другого зверька, т.е. только ознакомившись с обстановкой, зверьки могли перейти к выяснению отношений друг с другом. Основной формой поведения как самцов, так и самок всех групп было ориентировочное поведение, что подтверждается литературными данными [6, 13]. Доля данной формы поведения составляла 36% у бесшерстных самцов, 41% – у помесных и 48% – у крыс с нормально развитым шерстным покровом; у бесшерстных самок она составляла 56%, у самок с нормально развитым шерстным покровом – 40% (рис. 1-3).

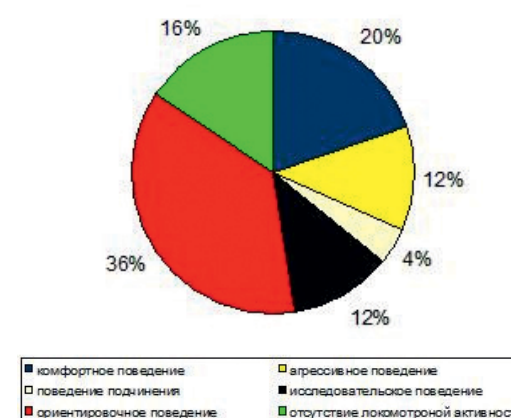


Рис. 1. Соотношение форм поведения самцов бесшерстных крыс на нейтральной территории.

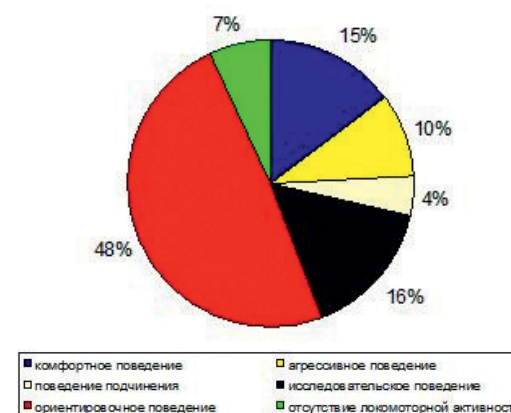


Рис. 2. Соотношение форм поведения самцов с нормально развитым шерстным покровом на нейтральной территории.

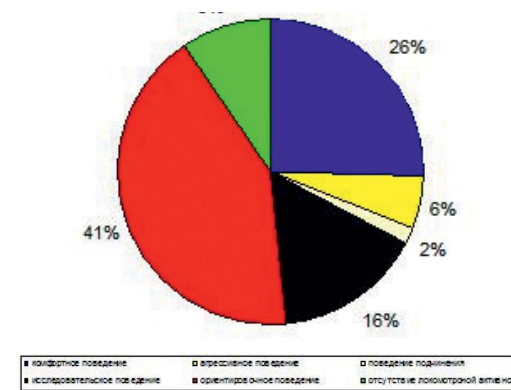


Рис. 3. Соотношение форм поведения самцов помесных крыс на нейтральной территории.

При этом частота проявления данной формы поведения у бесшерстных самцов была достоверно ниже, чем у самцов двух других групп ($p \geq 0,95$ – самцы с нормальным шерстным покровом; $p \geq 0,999$ – помесные самцы). Как и в ссаживаниях на занятой территории, в данном случае самцы контрольной группы показывали наибольший уровень ориентировочного поведения. Высокий уровень ориентировочно-исследовательского поведения характерен для животных с сильным типом нервной системы и подвижными нервными процессами [4], и обычно именно такие животные в дальнейшем занимают доминирующее положение [8]. Из этого мы можем заключить, что самцы бесшерстных крыс имеют наименее подвижный тип высшей нервной деятельности по сравнению как с помесными самцами, так и с самцами с нормально развитым шерстным покровом. Также бесшерстные крысы-самцы проявляли меньше интереса к другой особи, чем животные из остальных групп. Частота проявления исследовательского поведения по отношению к другому зверьку у них была достоверно ниже, чем таковая у помесных самцов ($p \geq 0,99$), и гораздо ниже, чем у самцов контрольной группы ($p \geq 0,90$). Доля данной формы поведения составляла у бесшерстных самцов 12%, в двух других группах – по 16%. Это также свидетельствует о меньшей подвижности нервной деятельности самцов бесшерстных крыс. По показателю горизонтальной активности бесшерстные крысы также уступают двум другим группам, хотя различия недостоверны. У бесшерстных самцов доля времени неподвижности составляет 16%, против 7% у самцов с нормально развитым шерстным покровом и 9% – у помесных самцов. Горизонтальная активность отражает высокую исследовательскую активность и эмоциональность, а вертикальная – харак-

теризует только исследовательскую активность [12]. То есть, можно сказать, что бесшерстные самцы менее эмоциональны и не так долго испытывают интерес к новизне, чем самцы других групп – соответственно, они хуже могут ориентироваться в новой обстановке.

Агрессивное поведение на нейтральной территории регистрировалось несколько реже, но совсем оно не элиминировалось, что характерно и для других грызунов [25]. Однако доля агрессивного поведения самцов разных групп достоверно не различалась: она составляла 12% у бесшерстных самцов, 10% – у самцов с нормально развитым шерстным покровом и 6% – у помесных самцов. По абсолютной частоте проявления элементов агрессивного поведения, однако, лидируют самцы контрольной группы. У них частота проявления агрессии, в среднем, составляла $4,50 \pm 1,69$ актов против $3,6 \pm 0,53$ у бесшерстных самцов и $2,7 \pm 0,91$ – у помесных. Агрессивное поведение у бесшерстных самцов имело, как правило, ритуализированный характер. Драки также несколько чаще происходили между самцами с нормально развитым шерстным покровом, и реже всего – между помесными самцами. Доля ссаживаний, когда драк вообще не возникало, составляла 20% у самцов с нормально развитым шерстным покровом, у безволосых самцов – 28,6%, и больше всего таких ссаживаний было у помесных самцов – 66,7%. Соответственно, можно сделать вывод, что бесшерстные самцы менее агрессивны друг к другу при нахождении на нейтральной территории, чем самцы контрольной группы, но более агрессивны, чем помесные самцы. Это также может свидетельствовать о том, что у самцов бесшерстных крыс инертный тип ВНД, поскольку установлено, что более выраженная агрессивность характерна для животных с более сильным и подвиж-

ным типом ВНД и устойчивостью к стрессовым ситуациям [4]. При тестировании в системе «Labogas» мы также установили, что самцам бесшерстных крыс присуща более низкая вертикальная активность (стойки на задних лапах), являющаяся одной из форм ориентировочного поведения [1].

На нейтральной территории уровень агонистического поведения понижался у самцов с нормально развитым шерстным покровом и у помесных, а у бесшерстных самцов оставался практически на том же уровне. Частота проявления собственно агрессивного поведения на нейтральной территории существенно снизилась в группах самцов с нормально развитым шерстным покровом и помесных, а в группе бесшерстных самцов – осталась почти на том же уровне, однако эти различия недостоверны. Значительно снизилась и частота проявления поведения подчинения в группе помесных самцов ($p \geq 0,90$), а в остальных группах различий практически не было. Количество же драк на нейтральной территории у помесных самцов достоверно снизилось ($p \geq 0,99$). В контрольной группе самцов количество драк осталось тем же, а в группе бесшерстных самцов незначительно снизилось. У помесных самцов больше всего изменялась частота агонистического поведения при разной степени знакомства с территорией. При этом на занятой территории, как уже отмечалось, помесные самцы-резиденты чаще дрались между собой. Доля же агрессивного поведения, в целом, на занятой территории была несколько выше у самцов с нормальным шерстным покровом. На нейтральной территории они также показали высокий уровень агрессивного поведения, а количество драк не изменилось. Соответственно, можно сказать, что тенденция проявления агрессивного поведения у самцов крыс с разным шерстным

покровом остается примерно одинаковой на занятой и нейтральной территории, то есть является генетически обусловленной [22], что доказано для крыс разных линий [20].

Развитие познавательных способностей, а также индивидуальные свойства ВНД (сила нервных процессов и устойчивость к стрессовым ситуациям) дает особи преимущества в борьбе за высокие ранги в иерархической структуре группы и при адаптации к новым условиям существования [4]. По всей видимости, помесные крысы обладают наиболее подвижным типом ВНД, поскольку уровень агрессии является средством адаптации к окружающей среде. Кроме того, уровень агрессии связан и с эмоциональной реактивностью животного, с уровнем в крови таких гормонов как тестостерон, серотонин и вазопрессин, а также индивидуальным опытом и научением [21, 22]. Также они демонстрировали большую частоту ориентировочно-исследовательского поведения и, при этом, большую частоту проявления комфортного поведения ($12,1 \pm 2,78$ у помесных крыс против $6,0 \pm 1,15$ у бесшерстных; $p \geq 0,90$), что свидетельствует о высокой стрессоустойчивости самцов данной группы, способных легко адаптироваться к новой обстановке. Бесшерстные же самцы, вероятно, обладают наименее подвижным типом адаптации (ориентировочное поведение у этих крыс довольно быстро угасает), они мало возбудимы и малообщительны, то есть тип их нервной системы, скорее всего, соответствует сильному уравновешенному инертному типу ВНД [2]. Это хорошо иллюстрирует следующий пример. При сравнении частоты проявления ориентировочного поведения на занятой и нейтральной территории мы видим, что сильнее всего этот показатель возрос на нейтральной территории у помесных самцов (в 3,6 раза), а слабее всего – у бес-

шерстных самцов (в 1,6 раза). У самцов с нормально развитым шерстным покровом частота проявления ориентировочного поведения выросла в 2,7 раза. Все указанные различия достоверны. Что интересно, развитие ориентировочно-исследовательского поведения бесшерстных самцов схоже с таковым у самцов дико живущих форм домашних мышей, а поведение помесных самцов и самцов с нормальным шерстным покровом больше походит на поведение синантропных форм домашних мышей [11]. Низкую адаптивность бесшерстных крыс показывает и такой пример. Сбежавшие из клеток помесные крысы и крысы с нормально развитым шерстным покровом быстро адаптировались к новой обстановке, приобретая навыки поведения, характерные для диких крыс, и большого труда стоило их поймать. Бесшерстные же крысы далеко не уходили и часто просто возвращались назад, а если не возвращались, то довольно быстро гибли. Бесшерстные самки, в отличие от самцов, показали достоверно более высокий уровень ориентировочного поведения по сравнению с самками с нормально развитым шерстным покровом ($p \geq 0,95$). Также они проявляли достоверно более высокую локомоторную активность ($p \geq 0,95$). При сравнении с поведением на занятой территории у бесшерстных самок было отмечено достоверное снижение частоты проявления агонистического поведения ($p \geq 0,95$), в то время как у самок контрольной группы, несмотря на общее снижение уровня агонистических контактов, разница была статистически недостоверна. Частота проявления комфортного поведения достоверно возросла при сравнении с занятой территорией – как у бесшерстных самок, так и у самок с нормально развитым шерстным покровом ($p \geq 0,95$). Возможно, это служит формой смещенной активности в условиях новой

обстановки [19]. Частота проявления как исследовательского поведения по отношению к другому зверьку, так и ориентировочного поведения также достоверно выросла в обеих группах по сравнению с исследованиями на занятой территории. У бесшерстных крыс-самок на нейтральной территории достоверно снизилось время отсутствия локомоторной активности ($p \geq 0,99$), тогда как у самок с нормально развитым шерстным покровом этот показатель почти не изменился.

Как показало сравнение, на нейтральной территории у бесшерстных крыс наблюдаются довольно существенные половые отличия в частоте проявления различных форм поведения. Так, у бесшерстных самок была зарегистрирована значительно большая частота проявления комфортного ($p \geq 0,999$), исследовательского и ориентировочного поведения (везде – $p \geq 0,999$), а также наибольшая локомоторная активность ($p \geq 0,999$).

У самок контрольной группы на нейтральной территории была зафиксирована достоверно более высокая частота проявления комфортного поведения ($p \geq 0,999$), а также исследовательского поведения по отношению к другому зверьку ($p \geq 0,99$). По остальным формам поведения в данной группе крыс достоверных различий между самками и самцами нами не выявлено. Кроме того, у самок обеих групп мы наблюдали немногочисленные случаи дружелюбного аллогруминга, чего никогда не происходило у самцов всех исследуемых групп. Все это может говорить о том, что у бесшерстных крыс имеются половые различия по типу ВНД: для самок характерен, как ни странно, подвижный тип ВНД, а не инертный, как у самцов, они более любопытны и эмоциональны, чем самцы, у них дольше проявляется интерес к новизне. Возможно, бесшерстные самки обладают большей способностью

адаптации к изменениям условий окружающей среды, чем бесшерстные самцы, и даже чем самки с нормально развитым шерстным покровом. Это может быть следствием того, что самки крыс все же менее агрессивны и испытывают меньший уровень стресса при общении друг с другом и самцами. Доля драк на нейтральной территории у самок была ничтожной в обеих группах. Самцы же даже на нейтральной территории стараются как можно быстрее установить иерархические отношения. Для крыс с нормально развитым шерстным покровом столь резких половых различий на нейтральной территории мы не обнаружили. По-видимому, у них нет такой выраженной разницы в типе ВНД между самками и самцами.

Выводы

При исследовании территориального поведения крыс методом ссаживаний было выявлено, что бесшерстные самцы менее активны, и их уровень ориентировочно-исследовательского поведения значительно ниже, чем у самцов с нормально развитым шерстным покровом и помесных самцов. У самок же, напротив, активность была гораздо выше. По всей видимости, самцы бесшерстных крыс обладают менее подвижным типом ВНД по сравнению с бесшерстными самками, а также самцами других групп. Большей степени социализации бесшерстных крыс в связи с отсутствием у них шерстного покрова нами не выявлено (как самцы, так и самки на занятой территории довольно нетерпимо относились к особям своего пола).

Список литературы

1. Беляев Д.А., Пекелис М.М., Фокин М.В., Казакова Л.Х. Анализ некоторых физиологических и этологических характе-

ристик бесшерстных крыс как новая модель биомедицинских исследований // Биомедицина. 2012. №1. С. 29-36.

2. Венедиктова Т.Н., Колобова Н.Г., Пушкарский В.Г. Что мы знаем о поведении животных. – М.: Колос, 1978. – 176 с.

3. Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсянников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М. Социальное поведение большойпесчанки (*Rhombomys opimus* Licht). // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. – С. 5-69.

4. Дмитриева И.Л., Крушинская Н.Л., Семиохина Е.И. Социальный ранг и некоторые характеристики высшей нервной деятельности серых крыс // Серая крыса (Экология и распространение) (Материалы 1-го Всесоюзного совещания по экологии и медицинскому значению серой крысы). М.: Наука, 1986. – Т.1. – С. 139-156.

5. Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты. – М.: Мир, 1981. – 479 с.

6. Золотарев С.А. Освоение территории как фактор, влияющий на агрессивное поведение самцов дикой домовой мыши // Групповое поведение животных (Доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных). М.: Наука, 1977. – С. 134-137.

7. Квашнин С.А., Суров А.В. Групповое поведение диких серых крыс (*Rattus norvegicus* Berkenhaut) в условиях неволи // Групповое поведение животных (Доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных). М.: Наука, 1977. – С. 169-172.

8. Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. О крысах и мышах. – М.: Наука, 1989. – 176 с.

9. Мерзликин И.Р. Наблюдения за характером использования участка обитания серой крысы в природе // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной

структуры у млекопитающих (Всесоюзное совещание). М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова, 1988. – С. 75-78.

10. Мерзликин И.Р., Погребная Е.А. О взаимоотношениях серых крыс во временной группировке // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзное совещание). М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова, 1988. – С. 78-81.

11. Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения синантропных и дикоживущих форм домовых мышей *Mus musculus* s. lato // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих / Под ред. В.Е. Соколова, В.В. Рожнова, М.А. Сербенюка. М., 1998. – С. 106-118.

12. Мунтяну А.И., Чемыртан Н.А. Ориентировочно-исследовательское поведение *Apodemus microps* в периоды репродуктивного покоя и активности // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. Тр. Международного совещания 1-3.П. 1995г. / Гл. ред. В.Е. Соколов. – М., 1996. – С. 231-237.

13. Пегельман С.Г. Некоторые аспекты внутрисемейных, внутривидовых и межвидовых взаимоотношений у грызунов // Групповое поведение животных (Доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных). М.: Наука, 1977. – С. 294-296.

14. Серая крыса. Систематика. Экология. Регуляция численности / Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. – М.: Наука, 1990. – 456 с.

15. Смирин В.М. Позы и выразительные движения серой крысы // Серая крыса (Экология и распространение) (Материалы 1-го Всесоюзного совещания по экологии и медицинскому значению серой крысы).

М.: Наука, 1986. – Т.1. – С. 242-251.

16. **Соколов В.Е., Ляпунова К.Л., Хорлина И.М.** Особенности поведения и формирования социальной структуры группы серых крыс (*Rattus norvegicus norvegicus* Berkenhaut) в искусственных условиях // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. – С. 84-106.

17. **Соколов В.Е., Ляпунова К.Л.** Особенности иерархической структуры сообществ серых крыс (*Rattus norvegicus norvegicus* B.) в условиях вольерного содержания // Феромоны и поведение. М.: Наука, 1982. – С. 162-179.

18. **Соловьева М.Ю., Плюснина И.З.** Влияние доместикации на внутривидовую агрессию у серых крыс // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции 9-12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. – 14 с.

19. **Тинберген Н.** Поведение животных. – М.: Мир, 1985. – 192 с.

20. **Berton O., Ramos A., Chaouloff F., Mormède P.** Behavioral Reactivity to Social and Nonsocial Stimulations: A Multivariate Analysis of Six Inbred Rat Strains // Behavior Genetics. – 1997. – Vol.27, No. 2. – P. 155-166.

21. **Delville Y., David J.T., Taravosh-Lahn K., Wommack J.C.** Stress and the Development of Agonistic Behavior in Golden

Hamsters // Hormones and Behavior. – 2003. – No.44. – P. 263-270.

22. **Drickamer L.C., Vessey S.H.** Animal behavior: Concepts, Processes & Methods. – Belmont, CA: Wadsworth, 1986. – 619 p.

23. **Miczek K.A., de Boer S.F.** Aggressive, defensive and submissive behavior // I.Q. Whishalaw, B. Kolb (Eds.) The behaviour of the laboratory rat. A handbook with tests. – NY.: Oxford University Press, 2005. – P. 344-353.

24. **Mitcell P.J.** Ethological Studies of the Social Behaviour of the Rat // Animal Technology. – 1993. – Vol.44, No. 2. – P. 109-120.

25. **Norris M.L., Adams C.E.** Suppression of Aggressive Behaviour in the Mongolian Gerbil, *Meriones unguiculatus* // Laboratory Animals. – 1972. – No.6. – P. 295-299.

26. **Oliver B., Young L.J.** Animal Models of Aggression // K.L. Devis, D. Charney, J.T. Coyle, C. Nemeroff (Eds.) Neuropsychopharmacology: The Fifth Generation of Progress. – New York, 2002. – P. 1699-1708.

27. **Volodin I.A., Goltsman M.E.** Strategies of Aggressive Fighting Reflect Degree of Sociality in Three Species of Gerbils // G.R. Singleton, L.A. Hinds, C.J. Krebs, D.M. Spratt (Eds.) Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management. – Canberra, 2003. – P. 169-172.

Ethological aspects of rats different genetic lines on occupied and neutral territory

D.A. Belyaev, M.M. Pekelis, Yu.V. Fokin, L.Kh. Kazakova

Behaviour of rats with different development of hair covers during encounters on occupied and neutral territory is analyzed in the article. Hairless males are considered to display exploratory behaviour less frequently. It may be a result of less movable type of higher nervous activity of them.

Key words: hairless rats, territorial behaviour, agonistic behaviour, exploratory behaviour, ethological researches.

Моделирование стойкого токсического гепатита на мини-свиньях светлогорской популяции

**А.О. Ревякин¹, Г.Д. Капанадзе¹, С.Е. Деньгина¹, Н.В. Касинская¹,
О.И. Степанова¹, Л.Х. Казакова¹, И.Ю. Колышев²**

¹ – ФГБУ «Научный центр биомедицинских технологий» РАМН, Московская область

² – Федеральный медицинский центр им. А.И. Бурназяна ФМБА России

Контактная информация: к.б.н. Ревякин Артем Олегович, ar_info@mail.ru

В работе представлены данные экспериментального моделирования токсического гепатита на мини-свиньях Светлогорской популяции. Выявлены дозы и сроки введения четыреххлористого углерода для получения умеренного хронического гепатита.

Ключевые слова: биомодель, токсический гепатит, мини-свиньи.

Мини-свиньи являются удобными биологическими моделями для изучения многих заболеваний, распространенных у человека (атеросклероз, инфаркты, язва желудка и т.д.). Однако их использование в экспериментальном моделировании патологий печени очень слабо освещено в научной литературе [3, 4]. Индуцированный гепатит – необходимая составляющая доклинических исследований гепатопротекторных лекарственных средств [5]. По литературным данным, применение четыреххлористого углерода дает оптимальные результаты при моделировании гепатитов у лабораторных животных и свиней [1].

Целью эксперимента являлось получение модели стойкого токсического гепатита на мини-свиньях светлогорской популяции.

В задачи работы входило определение доз и схемы введения четыреххлористого углерода для получения острой формы гепатита; запуск аутоиммунных процессов путем введения Т-клеточного митогена Кон-А. Для контроля развития заболевания проводили регулярный отбор проб крови для биохимического анализа. По окончании

эксперимента был проведен сравнительный гистологический анализ печени.

Материалы и методы

Исследования проводились в ФГБУ «Научный центр биомедицинских технологий» РАМН на 3-х мини-свиньях со средней живой массой 15 кг в возрасте 6-8 мес. Животные были взяты в эксперимент методом случайной выборки. Кормление осуществлялось стандартным полнорационным комбикормом, поение ad libitum. Животные содержались в групповых станках по 3 головы. Зоогигиенические параметры содержания были в пределах нормы. Ежедневно всем животным натошак перорально вводили 50% раствор ССl₄ в персиковом масле.

Отбор проб крови осуществлялся согласно схеме эксперимента из хвостовой вены. Биохимические показатели определяли на анализаторе ChemWell+ с использованием реактивов VITAL.

Забой животных производился на 102, 117 и 130 день от начала эксперимента. Из каждой группы брали по 1 животному и умерщвляли путем пропускания электрического тока.