ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 5, с. 540–548

УДК [591.556.2+591.513+591.13]:59.084

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ МОДЕЛИ ДИАДИЧЕСКОГО ОПЕРАНТНОГО ПОВЕДЕНИЯ КРЫС В РАЗЛИЧНЫХ СОЦИАЛЬНЫХ КОНТЕКСТАХ

© 2021 г. Е. П. Муртазина[a], *, И. С. Буянова (Матюлько)[a], **, Ю. А. Гинзбург-Шик[a]

[a]*ФГБНУ "НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина", Москва, 125315 Россия*

**e-mail: e.murtazina@nphys.ru*

***e-mail: irinamatulko@gmail.com*

Поступила в редакцию 30.03.2020 г.
После доработки 02.10.2020 г.
Принята к публикации 08.10.2020 г.

В современной этологии и нейрофизиологии используются разнообразные методы и подходы к изучению социальных взаимоотношений между животными. В настоящей работе представлены разработанные экспериментальные модели инструментального поведения крыс в парах, в которых животные обучаются конкурировать или кооперировать действия для получения пищевого или питьевого подкреплений, подаваемых автоматически после нажатий на изображения условных сигналов на сенсорном экране. На основе экспериментального комплекса Rat Touch Screen Chamber (Lafayette Instrument, США) были созданы и апробированы 3 модификации программно-аппаратных средств, обеспечивающих презентацию условных сигналов и подачу подкреплений в индивидуальном, конкурентном и кооперативном контекстах с параллельной видеозаписью поведенческих актов. Разработанные экспериментальные модели и алгоритмы анализа данных позволяют дифференцировать типы диадических взаимоотношений, в частности выявлять "паразитизм" или "донорство" крыс при конкуренции и лидерство при кооперации. Предложенные методы базируются на одном и том же оперантном навыке, предварительно приобретенном крысами при индивидуальном обучении, и могут быть использованы для сравнительного анализа влияний зоосоциальных, физиологических и фармакологических факторов на индивидуально-типологические поведенческие особенности групп особей.

Ключевые слова: зоосоциальное поведение, оперантное поведение, инструментальный навык, обучение, конкуренция, клептопаразитизм, кооперация

DOI: 10.31857/S0044513421050093

Изучение поведенческих основ социальных взаимодействий у различных видов животных вызывает все больший интерес в области нейросоциоэтологии. Кооперация и конкуренция – зоосоциальные формы поведения, эффективность которых обеспечивает как индивидуальный, так и популяционный успех у социальных животных. Индивидуальная конкурентная успешность и способность к кооперации определяются различными генетическими, физиологическими и средовыми факторами (Kasper et al., 2017). Конкурентные взаимоотношения между животными, как правило, проявляются через антагонистическое поведение особей в процессе борьбы за ресурсы (Smolla et al., 2015) и при выборе брачных партнеров (Clutton-Brock, 2017; Clutton-Brock, Huchard, 2013). При установлении внутригрупповой социальной иерархии конкурентные взаимодействия определяются уровнем агрессии и индивидуальными анатомо-физиологическими характеристиками особей (Scott, 1966). После формирования устойчивой иерархической структуры группы конкурентные взаимоотношения приобретают новые формы поведенческой реализации (ритуальные и аффилиативные действия, аллогруминг, игровые взаимодействия) (de Freslon et al., 2020; Freymond et al., 2013), соответствующие установившимся рангам и способствующие снижению агрессии (Lee et al., 2018).

Одним из методов изучения антагонистических отношений животных в диадах и определения уровня агрессии и доминантности является "Стандартный тест оппонентов" (Standard Opponent Test), в котором тестируемое животное, находясь в нейтральной обстановке, взаимодействует с оппонентом – незнакомой особью своего вида. Анализ поведения включает качественную оценку поведенческих актов обнюхивания тела и гениталий, преследования, встряхивания хвостом, а также количества укусов и столкновений

(Al-Maliki, Brain, 1979). Для изучения конкурентных взаимоотношений и социальных рангов крыс широко используется установка “Открытая нора” (Visible Burrow System) (Blanchard et al., 1995), состоящая из нескольких камер, соединенных коридорами. Для определения степени доминантности каждого животного регистрируют время, проведенное вне установки, ранения, количество конфликтов между особями в диадах, а также потерю массы тела. В тесте “Труба” (Tube Test) (Arrant et al., 2016) двух мышей запускают с обеих сторон экспериментальной установки, имеющей форму вытянутой трубы, ширина которой позволяет животному продвигаться только вперед или назад. Поскольку ширины трубы недостаточно для прохождения двух мышей одновременно, одно животное в паре, обладающее более высоким социальным статусом, продвигается вперед, вытесняя соперника с более низким социальным статусом назад.

Шабанов и Лебедев (2007) изучали антагонистическое поведение крыс в малых группах (8–10 особей) в модели конкуренции за доступ к поилке после суточной питьевой депривации. Животных помещали в экспериментальную камеру, в которой на высоте 22 см от пола находилась платформа с поилкой, соединенная наклонной лестницей с полом клетки. Коэффициент конкурентоспособности рассчитывали как соотношение времени питья особи к общему времени эксперимента.

Нами ранее был проведен обзор методов исследования процесса установления рангов доминирования в малых группах животных и описаны разработанные нами экспериментальная модель и методы определения иерархического статуса (ранга) крыс в группах до 9 особей (Матюлько и др., 2020). Модель основана на конкуренции животных за доступ к поилке на фоне исходной питьевой мотивации. Предложен комплексный подход к определению рангов животных в группе, который включает социометрический анализ с учетом всех соотношений побед и поражений особей в диадах в борьбе за доступ к поилке, построение гистограмм распределения количеств и длительностей питьевых актов крыс, а также оценку приоритетности особей в удовлетворении питьевой мотивации во временнОй динамике экспериментальных сессий.

Одним из видов конкурентных взаимоотношений является внутривидовой клептопаразитизм, при котором некоторые особи в группе насильственно или тайно присваивают чужие кормовые или гнездовые ресурсы, добытые другими животными (Hadjichrysanthou et al., 2018). Клептопаразитизм характерен для насекомых (Coelho et al., 2019), рыб (Shodipo et al., 2019), рептилий (Cooper, Pérez-Mellado, 2003), птиц (Brockmann, Barnard, 1979) и млекопитающих (Funston et al., 1998). Подобный тип конкурентных взаимодействий описан в модели “добытчик–паразит”, в которой вероятность победы “паразита”, т.е. особи, крадущей добытую другим животным пищу, определяется уровнем энергии, затраченной особью-паразитом для добычи чужой пищи, а также половыми, возрастными и индивидуальными физическими особенностями (Broom et al., 2015; Harten et al., 2018; Phillips et al., 2018).

Для исследования кооперативных форм поведения этологи, как правило, изучают процессы групповой охоты (Gazda et al., 2005; Lührs, Dammhahn, 2010), совместной заботы о потомстве (Kanagaretnam et al., 2009) и защиты от хищников (Garay, 2009). Мотивационное состояние особи оказывает существенное влияние на успешность кооперации. Так, пищевая депривация стимулирует кооперацию и равномерное распределение ресурсов между незнакомыми крысами (Weiss et al., 2017). Длительность пищевой депривации оказывает влияние на эффективность кооперации: животные, находящиеся в условиях пищевой депривации в течение длительного периода времени, кооперируют хуже тех, кто был депривирован на более короткий срок. Другим ключевым фактором, влияющим на эффективность кооперации, является временнОе дисконтирование, определяемое как предпочтение немедленного подкрепления и характеризующее импульсивность субъекта или уровень самоконтроля, который выражается в способности к ожиданию отсроченного, но более ценного подкрепления (Зайченко и др., 2011; Chia, Dubois, 2017; Stephens, McLinn, Stevens, 2002). Импульсивные животные характеризуются более низкой способностью к кооперации с другими особями из-за неспособности использовать реактивные стратегии взаимодействия (Chia, Dubois, 2017).

Рядом отечественных и зарубежных исследователей разработаны различные модели и методы для изучения кооперации между животными (Гаврилов, Косяков, 2015; Avital et al., 2016; Łopuch, Popik, 2011; Rutte, Taborsky, 2007). В работе Avital с соавторами (2016) проведено исследование кооперативного поведения лабораторных крыс с использованием автоматизированной установки для обучения синхронным перемещениям из стартового отсека экспериментального бокса к противоположному, оснащенному кормушками. Авторам удалось продемонстрировать влияние физических свойств перегородок (темные или прозрачные, сплошные или перфорированные), используемых для затруднения коммуникации между крысами, на способность к кооперации, что подчеркивает решающую роль сенсорных взаимодействий между особями в паре при формировании навыка кооперации. Добавление контекстных подсказок (полос на различных обла-

стях стен отсеков: стартовом, промежуточном или целевом) снижало эффективность кооперации, вероятно, отвлекая внимание животных на дополнительные обстановочные сигналы, в то время как отсутствие препятствий для зрительной коммуникации повышало успешность кооперации. В некоторых исследованиях модели кооперации усложняют использованием перегородок, ограничивающих зрительные, обонятельные или тактильные взаимодействия (Avital et al., 2016), а также применением временны́х задержек между совместно выполненным действием и получением подкрепления (Viana et al., 2010).

В сериях экспериментальных исследований на крысах Wood с соавторами (2016) использовали классический тест сотрудничества ("Дилемма заключенного"), в котором животные получают различные вознаграждения в зависимости от сотрудничества или отказа от него. Успешное установление взаимного сотрудничества между двумя крысами приводило к получению вознаграждения каждой особью. Если же сотрудничества не происходило, ни одна особь не получала подкрепление. В случае выполнения действия лишь одной крысой, она получала пищевое вознаграждение, а ее партнер не получал ничего. Результаты исследования продемонстрировали установление реципрокных взаимоотношений между крысами и проявление кооперативного поведения в условиях высокой физиологической мотивации, причем поведение особей в паре зависело как от доступности пищевых ресурсов, так и от ответа партнера.

Изучение кооперативного поведения млекопитающих, включая шимпанзе (Bullinger et al., 2014; Duguid et al., 2014), слонов (Plotnik et al., 2011), собак и волков (Marshall-Pescini et al., 2017; Ostojić, Clayton, 2014), дельфинов (Daura-Jorge et al., 2012) и птиц (Massen et al., 2015), проводят с использованием инструментальных моделей обучения получению положительного подкрепления животными в диадах. Традиционно в подобных исследованиях применяют классические модели кооперации, в которых особям необходимо скоординированно тянуть за два конца веревки (лески и т.п.), чтобы получить пищевое подкрепление каждым субъектом взаимодействия, при этом индивидуальные действия не приводят к достижению результата и/или усложняют это достижение. Перечисленные виды животных продемонстрировали способность к такой успешной кооперации. В частности, шимпанзе не только ждали партнера, но и могли выбирать партнеров по критерию их компетентности/опытности (Melis et al., 2006). Также показано, что только азиатские слоны (Plotnik et al., 2011) и попугаи Новой Зеландии (Heaney et al., 2017) могли ожидать действий партнера в течение длительного периода времени (до 45 секунд для слонов и 65 для попугаев).

Вопрос о роли вокализации, а именно ультразвуковой коммуникации при кооперации изучен в работе Гаврилова и Арутюновой (2013). Авторы использовали модель инструментального пищедобывательного поведения, в которой предварительно обученные нажимать на педаль для получения порции пищи крысы должны были научиться координировать свои нажатия для получения подкрепления обеими особями. В работе продемонстрирована способность крыс координировать свое поведение с поведением конспецифика для совместного достижения результатов, а также решающая роль ультразвуковой вокализации как средства коммуникации при кооперации.

Описанные данные демонстрируют актуальность изучения поведенческих и физиологических механизмов конкурентных и кооперативных взаимоотношений животных. Исходя из вышеизложенного, создание новых моделей и методов изучения социальных взаимодействий животных в группах с использованием современных экспериментальных лабораторных комплексов и разработка соответствующих программных средств для наблюдения и последующего количественного анализа поведения является актуальной проблемой социоэтологии.

Ранее нами были разработаны и описаны методы определения иерархического статуса крыс в малых группах на основе антагонистических взаимодействий при реализации питьевого поведения и экспериментальная модель выработки кооперативного пищедобывательного инструментального навыка (Матюлько и др., 2020; Matiulko et al., 2018). Однако в предыдущих наших работах и в ранее описанных исследованиях изучение конкурентных и кооперативных взаимодействий основано на разных экспериментальных и натуралистических моделях, что не позволяет сопоставлять показатели эффективности между разными контекстами социальных взаимодействий у одних и тех же животных. В связи с этим цель настоящей работы – разработать экспериментальные модели для сравнительного анализа типологических особенностей социального поведения грызунов в конкурентном и кооперативном контекстах, базирующихся на одной платформе ранее выработанного индивидуального оперантного поведения.

Задачи работы:

1) Разработать модель конкурентных диадических взаимодействий крыс на основе ранее выработанного индивидуального оперантного пищедобывательного навыка.

2) Разработать модель для изучения способностей животных в парах вырабатывать навык кооперации для получения пищевого подкрепления

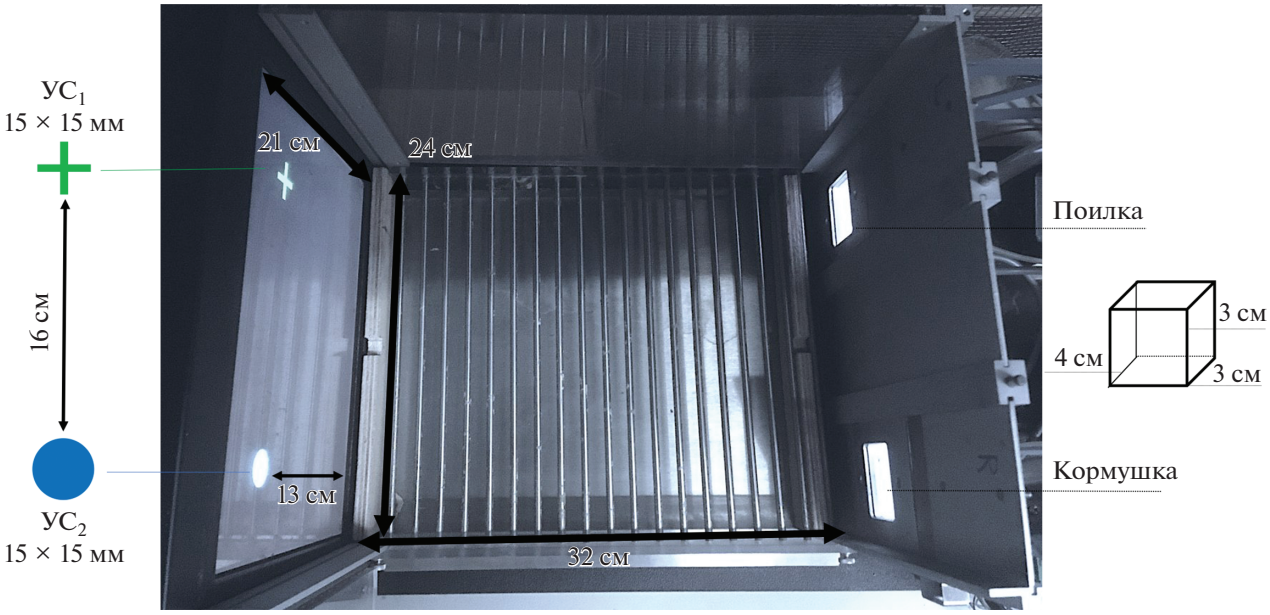

Рис. 1. Общий вид установки Rat Touch Screen Chamber. Вид сверху.

за счет синхронизации их инструментальных действий.

Объект исследования

Исследование проводили на самцах крыс линии Wistar ($n = 26$, исходная масса тела на момент начала исследования 190 ± 10 г), которых содержали в домашних боксах в группах по 5–6 особей в стандартных условиях вивария при температуре 20–22°C и 12-часовом световом режиме (включение света в 8:00, выключение в 22:00). Исследование было выполнено согласно принципам гуманности, изложенным в директиве европейского сообщества (86/609/EC), и в соответствии с принципами Базельской декларации и требованиями, указанными в Директиве 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях. Все экспериментальные процедуры были одобрены биоэтическим комитетом НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина.

Экспериментальная установка

Все модели выработки индивидуального инструментального навыка, диадического конкурентного и кооперативного поведения крыс были реализованы с использованием программно-аппаратного комплекса Rat Touch Screen Chamber (Lafayette Instrument, США) с программным обеспечением (ПО) Lafayette Instrument's versatile ABET II и Whisker's Control System. Размер рабочего пространства, внутри которого животные могли активно исследовать территорию, отвечать на условные стимулы и получать подкрепления, составлял 30.5 × 26 × 20 см (рис. 1).

Одна сторона установки была снабжена панелью с двумя отсеками (4 × 3 × 3 см), в которые автоматически подавались подкрепления: пищевые гранулы (45 мг) или порция воды (0.5 мл). Моменты активации устройств сопровождались выключением светодиодной подсветки в соответствующем отсеке, подача пищи в кормушку – коротким звуком срабатывания мотора, а подача воды в поилку – более длинным звуком работы помпы. Кормушка и поилка были оснащены дверцами (4 × 3 см) с датчиками, которые срабатывали и передавали входной сигнал в программное обеспечение системы от моментов, когда крыса открывала дверцу и когда дверца закрывалась после того, как животное вынимало голову.

На противоположной стороне бокса располагался сенсорный монитор (размер видимой области 10.25″ W × 7.9″ H), на котором отображались условные сигналы (УС, 15 × 15 мм): круг ($УС_1$,) на одной и крест ($УС_2$,) на другой половине монитора на высоте 13 см над полом, расстояние между изображениями 16 см. Нажатие крысой на изображение $УС_1$ активировало подачу гранулы в кормушку, а нажатие на изображение $УС_2$ включало насос для подачи порции воды в поилку. Видеозапись поведенческих актов крыс внутри интерактивной среды осуществляли с помощью камеры, помещенной над экспериментальной установкой.

Методика индивидуального этапа обучения крыс оперантному навыку

Экспериментальные сессии проводили после суточной депривации животных по пище и воде. В экспериментальной комнате все потенциально отвлекающие стимулы, включая свет и звук, были минимизированы. Обучение включало 20 сеансов (по две сессии в неделю), в течение которых у каждой особи вырабатывался индивидуальный инструментальный навык сочетанного пищедобывательного и питьевого поведения. Длительность первой сессии обучения 1 ч, второй – 40 мин, третьей сессии – 30 мин. Длительность последующих обучающих сессий 20 мин.

Результативность обучения животных оценивали на основе следующих показателей: суммарное количество пищевых и питьевых поведенческих актов; интервалы между нажатиями на УС; латентные периоды (ЛП) между нажатиями на УС и подкреплением, т.е. открытием дверки кормушки или поилки; количество ошибочных актов – выбор места подкрепления, не соответствующего нажатому УС; межсигнальные поведенческие акты в виде необусловленных открываний дверок кормушки и поилки. Обработку данных производили с использованием ПО ABET II и пакета Microsoft Excel.

Модель конкурентного инструментального поведения крыс в диадах

После суточной пищевой и водной депривации животных (по две особи) на 20 мин помещали в пространство того же экспериментального комплекса, в котором проводилось обучение. Любая из крыс могла получить подкрепление либо после собственного нажатия на УС, либо после оперантного действия другой крысы, более проворной, которая оказалась у кормушки или поилки раньше.

По каждой экспериментальной сессии записывался файл, в котором фиксировались моменты времени всех событий: предъявления УС, нажатия крысами на изображения УС, подачи пищевых гранул и порций воды, открывания и закрывания дверок кормушки и поилки. После просмотра видеозаписей моменты актов нажатия на изображения УС и открывания дверок кормушки и поилки сопоставлялись с номером крысы, которая осуществила то или иное из этих действий. На основе полученных данных были выделены 2 типа конкурентных поведенческих событий: получение подкрепления, “заработанного” каждой крысой самостоятельно после нажатия ею на одно из изображений УС; получение подкрепления, “украденного” крысой после нажатия на изображение УС другой особью в паре.

Для каждой крысы в паре рассчитывали показатели результативности конкурентного инструментального поведения за одну экспериментальную сессию: суммарное количество нажатий на изображения УС; число нажатий, после которых крысе удалось получить подкрепления; количество нажатий на изображения УС, после которых подкрепление было украдено другой крысой. Эти показатели дифференцировали по обоим условным сигналам “Круг” и “Крест”, нажатия на которые приводили к подаче пищи и воды, соответственно. Далее определяли общее количество добытых животным подкреплений (суммарно, отдельно по пище и по воде) и из них рассчитывали число заработанных собственными инструментальными действиями и украденных у другой особи в паре. Процентное соотношение добытых подкреплений к осуществленным нажатиям на изображения УС позволяло определить суммарную конкурентную эффективность крыс, которая складывается из собственной результативности инструментальных актов и способности добыть подкрепление после оперантных действий другого животного. Показатель эффективности конкурентных действий дифференцировали по обоим видам подкреплений: пищевому и питьевому.

В качестве примера в табл. 1 приведены показатели результативности диады крыс за одну экспериментальную сессию. Сравнительный анализ полученных показателей позволяет сделать заключение о том, которое из животных в диаде успешнее при конкурентных взаимодействиях, как по показателям самостоятельного инструментального поведения – способности защитить и получить добытые ресурсы, так и по умению захватить чужие ресурсы. В приведенном примере крыса № 1 демонстрирует бóльшую конкурентную успешность в добыче подкрепления как за счет собственных инструментальных действий, так и за счет кражи подкреплений, поданных после оперантных действий другой особи. Коэффициенты эффективности крысы № 1 в проиллюстрированной паре составили суммарно – 142.5%, по еде – 147,1% и по питью 130.8%, что более чем в два раза превышало эффективность крысы № 2: 67.2, 63.6 и 76.5% соответственно.

Модель кооперативного инструментального поведения крыс в диадах

Для реализации модели кооперации экспериментальный бокс Rat Touch Screen Chamber был разделен металлической сеткой на два равных по площади отсека так, что каждое животное имело доступ к одному из двух изображений условных сигналов и к одной кормушке. Металлическая сетка не препятствовала зрительной, тактильной, обонятельной и слуховой коммуникациям между животными. Выбор пищевого вознаграждения

Таблица 1. Показатели успешности (число подкреплений) конкурентных инструментальных пищедобывательных и питьевых поведенческих действий, произведенных крысами в паре за одну экспериментальную сессию

Подкрепления	Еда		Вода		Суммарно	
	крыса № 1	крыса № 2	крыса № 1	крыса № 2	крыса № 1	крыса № 2
Добыты после собственных нажатий на УС	23	17	11	11	34	28
Добыты после нажатий на УС другой крысой (украдены у оппонента)	27	11	6	2	33	13
Не достались после собственных нажатий на УС (украдены оппонентом)	11	27	2	6	13	33
Всего добыты	50	28	17	13	67	41

Примечание. УС - изображения условных сигналов.

при кооперации основывался на результатах нашего предыдущего исследования (Журавлев и др., 2015), в котором было продемонстрировано преобладание числа пищедобывательных инструментальных актов над числом питьевых при индивидуальном обучении. С помощью программного обеспечения ABET II была создана специальная подпрограмма, которая позволяла подавать пищевые подкрепления в две кормушки только после синхронизации нажатий обеими крысами на изображения УС в пределах заданного периода времени между ними (3 с). Через 10 с после нажатия первой крысой на изображение $УС_1$ и при отсутствии нажатия второй крысой на изображение $УС_2$ цикл прекращался. Новый цикл начинался с показа обоих УС.

Внутри каждой экспериментальной сессии выделяли три типа событий: успешная кооперация при согласованных нажатиях на изображения УС обеими крысами в течение заданного периода времени, которые подкреплялись подачей пищевых гранул в обе кормушки; несогласованное поведение при нажатии второй крысой на изображение своего УС с задержкой, т.е. с ЛП, превышающим заданное время; отсутствие ответа, при котором вторая крыса не нажимала на изображение УС в течение 10-секундного интервала после первой.

В каждой экспериментальной сессии длительностью 20 мин регистрировали моменты времени предъявления стимулов на мониторе, нажатий крысами на изображения УС, подачи пищевых гранул и моменты, когда животные открывали и закрывали дверки кормушек. Для каждой особи за одну экспериментальную сессию определяли суммарное число (N_1) и среднюю продолжительность латентных периодов ($ЛП_1$) нажатий на изображение своего УС первой крысой; число (N_2) и среднюю продолжительность $ЛП_2$ нажатий на изображение УС, которые осуществлялись после другой особи; количество событий (N_3), когда крыса не нажимала на изображение УС в отдельном поведенческом цикле. Значения N_2 и $ЛП_2$ дифференцировали по двум типам событий: первый тип ($N_{2.1}$ и $ЛП_{2.1}$), когда вторая крыса успевала нажимать на изображение УС после первой особи в пределах заданного периода времени синхронизации; второй тип ($N_{2.2}$ и $ЛП_{2.2}$), когда вторая крыса не успевала это сделать и нажимала после заданного периода (“запоздалый ответ”). В табл. 2 представлены показатели эффективности кооперации на примере одной пары крыс за одну экспериментальную сессию. Сравнительный анализ описанных показателей по отдельным экспериментальным сессиям кооперации в конкретных парах животных позволяет определить, какая из особей лидирует (нажимает на УС первой) или следует – нажимает на изображения УС второй, успевая или запаздывая в осуществлении инструментальных действий.

Апробация разработанной методики показала, что десинхронизация нажатий на изображения УС в дуэте может приводить к длительному неполучению крысами подкреплений, которое, в свою очередь, ведет к последующему угасанию инструментальной деятельности. Для поддержания высокой эффективности реализации выработанного ранее инструментального пищедобывательного навыка и проведения сравнительного анализа показателей индивидуальной и совместной деятельности в протокол исследований между сеансами кооперации включались сессии с реализацией индивидуального оперантного навыка.

Результаты исследований зоосоциальных отношений и поведения животных (Bode Wood, Franks, 2014; Cheney, 2011; Robinson, Barker, 2017; Schuster, 2002) позволяют сделать вывод о наличии у них сложных многосторонних внутригрупповых взаимосвязей (просоциальных, антагонистических и кооперативных), баланс которых играет ключевую роль в организации различных

Таблица 2. Результаты кооперативных инструментальных действий (число поведенческих циклов) двух крыс в одной экспериментальной сессии

Поведенческий цикл		Крыса № 1	Крыса № 2	Всего
Кооперация	Нажала первой, $N_{1,1}$	27	19	46 (55.4%)
	Нажала второй, $N_{2.1}$ (ЛП$_{2.1}$)	19 (2.70 с)	27 (1.90 с)	
Запоздалый ответ	Нажала первой, $N_{1,2}$	15	6	21 (25.3%)
	Нажала второй, $N_{2.2}$ (ЛП$_{2.2}$)	6 (7.23 с)	15 (7.28 с)	
Отсутствие ответа (N_3)		6	10	16 (19.3%)
Суммарное число предъявлений условных сигналов				83 (100%)

Примечания. N - число нажатий на изображение условного сигнала, ЛП - латентные периоды нажатий.

форм социального поведения и обеспечивает лучшую приспособляемость популяций социальных животных к изменяющимся условиям окружающей среды. Несмотря на то, что натуралистические наблюдения позволяют исследовать сложную совокупность различных форм социальных взаимодействий, а также изучать поведение группы как целого в естественной среде ее обитания, в этих условиях сложнее оценить отдельные индивидуальные поведенческие характеристики особей и “изолированно” изучать интересующую форму поведения (например, кооперацию или конкуренцию). К тому же, преимуществом лабораторных моделей является возможность минимизировать и стандартизировать влияние внешних факторов на поведение животных или же, наоборот, модифицировать среду и оказывать влияние на состояние животных посредством социальных, физиологических, фармакологических и иных воздействий, согласно целям исследования.

Разработанные инструментальные модели кооперации и конкуренции реализованы на базе общего программно-аппаратного комплекса и основаны на одном и том же оперантном навыке в различных социальных контекстах. При этом с учетом сопоставимых показателей (количество поведенческих актов разных типов, ЛП нажатий на УС, открытие дверок кормушек, межсигнальные заглядывания в кормушки и др.) можно осуществлять оценку эффективности реализации этого навыка у особей в различных социальных контекстах. Кроме того, эти модели могут быть использованы для создания более сложных протоколов с комбинированием или чередованием социальных контекстов на одних и тех же группах животных, а также для изучения влияния различных социальных факторов (например, изоляции или соотношения иерархических рангов) на изменение исходных индивидуально-типологических характеристик оперантного поведения особей, успешность конкуренции и способности к кооперации.

Программно-аппаратный комплекс Rat Touch Screen Chamber позволяет модифицировать экспериментальную среду добавлением контекстных подсказок, перегородок или дополнительных звуковых сигналов, сопровождающих моменты нажатий животными на изображения УС как факторов, привлекающих внимание к действиям партнера. Данный комплекс также оснащен устройствами вывода отметок регистрируемых поведенческих актов, которые, в совокупности с их видеозаписью, могут быть использованы для синхронизации с системами регистрации нейрофизиологических сигналов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При выполнении экспериментальных работ были соблюдены все международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаврилов В.В., Арутюнова К.Р., 2013. Формирование индивидуального опыта в модели кооперативного поведения у крыс // Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы. С. 106–112.

Гаврилов В.В., Косяков Н.Н., 2015. Brain activity in cooperating rats // Нейронаука для медицины и психологии. Одиннадцатый международный междисциплинарный конгресс. С. 122–123.

Журавлев Б.В., Муртазина Е.П., Гурковский Б.В., 2015. Временные паттерны смены пищевого и питьевого поведения крыс при самопроизвольном обучении в условиях выбора пусковых сигналов на сенсорном

мониторе // Нейрокомпьютеры: Разработка, Применение. № 4. С. 33–34.

Зайченко М.И., Мержанова Г.Х., Ванециан Г.Л., 2011. Различия в поведении импульсивных и самоконтролирующих крыс при исследовании их в тестах открытого поля и светло-темной камеры // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. № 3. С. 340–350.

Матюлько И.С., Муртазина Е.П., Журавлев Б.В., 2020. Методы определения социальных рангов животных в малых группах // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. Т. 106. № 1. С. 121–132.

*Шабанов П.Д., Лебедев А.А.,*2007. Зоосоциальное поведение крыс // Обзоры по клинической фармакологии и лекарственной терапии. Т. 5. № 31. С. 2–77.

Al-Maliki S., Brain P.F., 1979. Effects of food deprivation on fighting behaviour in standard opponent tests by male and female 'TO' strain albino mice // Animal Behaviour. V. 27. P. 562–566.

Arrant A.E., Filiano A.J., Warmus B.A., Hall A.M., Roberson E.D., 2016. Progranulin haploinsufficiency causes biphasic social dominance abnormalities in the tube test // Genes, Brain, and Behavior. V. 15. № 6. P. 588–603.

Avital A., Aga-Mizrachi S., Zubedat S., 2016. Evidence for social cooperation in rodents by automated maze // Scientific Reports. V. 6. № 1. P. 1–8.

Blanchard D.C., Spencer R.L., Weiss S.M., Blanchard R.J., McEwen B., Sakai R.R., 1995. Visible burrow system as a model of chronic social stress: Behavioral and neuroendocrine correlates // Psychoneuroendocrinology. V. 20. № 2. P. 117–134.

Bode N.W.F., Wood A.J., Franks D.W., 2014. Group movement and animal social networks // Animal Social Networks. Oxford University Press. P. 73–83.

Brockmann H.J., Barnard C.J., 1979. Kleptoparasitism in birds // Animal Behaviour. V. 27. P. 487–514.

Broom M., Johanis M., Rychtář J., 2015. The effect of fight cost structure on fighting behaviour // Journal of Mathematical Biology. V. 71. № 4. P. 979–996.

Bullinger A.F., Melis A.P., Tomasello M., 2014. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) instrumentally help but do not communicate in a mutualistic cooperative task // Journal of Comparative Psychology. V. 128. № 3. P. 251–260.

Cheney D.L., 2011. Extent and Limits of Cooperation in Animals // In the Light of Evolution: Volume V: Cooperation and Conflict. National Academies Press (US). Chapter 15.

Chia C., Dubois F, 2017. Impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: An experiment with zebra finches. Scientific Reports, 7(1), 8544.

Clutton-Brock T., 2017. Reproductive competition and sexual selection // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 372. P. 1729.

Clutton-Brock T.H., HuchardE., 2013. Social competition and selection in males and females // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 368. P. 1631.

Coelho J.R., Holliday C.W., Hastings J.M., 2019. Intra- and Interspecific Prey Theft in Cicada Killers (Hymenoptera: Apoidea: Sphecius) // Journal of Insect Science. V. 19. № 1. P. 13.

Cooper W., Pérez-Mellado V., 2003. Kleptoparasitism in the Balearic lizard, Podarcis lilfordi // Amphibia-Reptilia. V. 24. № 2. P. 219–224.

Daura-Jorge F.G., Cantor M., Ingram S.N., Lusseau D., Simões-Lopes P.C., 2012. The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen // Biology Letters. V. 8. № 5. P. 702–705.

de Freslon I., Peralta J.M., Strappini A.C., Monti G., 2020. Understanding Allogrooming Through a Dynamic Social Network Approach: An Example in a Group of Dairy Cows // Frontiers in Veterinary Science. V. 7. P. 535.

Duguid S., Wyman E., Bullinger A.F., Herfurth-Majstorovic K., Tomasello M., 2014. Coordination strategies of chimpanzees and human children in a Stag Hunt game // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 281. № 1796. P. 20141973.

Freymond S.B., Briefer E.F., Niederhäusern R.V., Bachmann I., 2013. Pattern of Social Interactions after Group Integration: A Possibility to Keep Stallions in Group // PLOS ONE. V. 8. № 1. P. e54688.

Funston P.G., Mills M.G.L., Biggs H.S., Richardson P.R.K., 1998. Hunting by male lions: Ecological influences and socioecological implications // Animal Behaviour. V. 56. № 6. P. 1333–1345.

Garay J., 2009. Cooperation in defence against a predator // Journal of Theoretical Biology. V. 257. № 1. P. 45–51.

Gazda S.K., Connor R.C., Edgar R.K., Cox F., 2005. A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida // Proceedings. Biological Sciences. V. 272. № 1559. P. 135–140.

Hadjichrysanthou C., Broom M., Rychtář J., 2018. Models of kleptoparasitism on networks: The effect of population structure on food stealing behaviour // Journal of Mathematical Biology. V. 76. № 6. P. 1465–1488.

Harten L., Matalon Y., Galli N., Navon H., Dor R., Yovel Y., 2018. Persistent producer-scrounger relationships in bats // Science Advances. V. 4. № 2. P. e1603293.

Heaney M., Gray R.D., Taylor A.H., 2017. Keas Perform Similarly to Chimpanzees and Elephants when Solving Collaborative Tasks // PLOS ONE. V. 12. № 2. P. e0169799.

Kanagaretnam K., Mestelman S., Nainar S.M.K., Shehata M., 2009. The Impact of Social Value Orientation and Risk Attitudes on Trust and Reciprocity // Journal of Economic Psychology. V. 30. P. 368–380.

Kasper C., Vierbuchen M., Ernst U., Fischer S., Radersma R. et al., 2017. Genetics and developmental biology of cooperation // Mol. Ecol. V. 26. № 17. P. 4364–4377.

Lee W., Yang E., Curley J.P., 2018. Foraging dynamics are associated with social status and context in mouse social hierarchies // PeerJ. V. 6. P. e5617.

Łopuch S., Popik P., 2011. Cooperative behavior of laboratory rats (*Rattus norvegicus*) in an instrumental task // Journal of Comparative Psychology. V. 125. № 2. P. 250–253.

Lührs M.-L., Dammhahn M., 2010. An unusual case of cooperative hunting in a solitary carnivore // Journal of Ethology. V. 28. № 2. P. 379–383.

Marshall-Pescini S., Schwarz J.F.L., Kostelnik I., Virányi Z., Range F., 2017. Importance of a species' socioecology: Wolves outperform dogs in a conspecific cooperation task // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. V. 114. № 44. P. 11793–11798.

Matiulko I.S., Murtazina E.P., Zhuravlev B.V., 2018. Models and methods to study cooperation and competition in pairs of rats while exhibiting foraging activity in the interactive rat touch screen chamber // European Journal of Natural History. № 3. P. 3–6.

Massen J.J.M., Ritter C., Bugnyar T., 2015. Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*) // Scientific Reports. V. 5. P. 15021.

Melis A.P., Hare B., Tomasello M., 2006. Chimpanzees recruit the best collaborators // Science. V. 311. № 5765. P. 1297–1300.

Ostojić L., Clayton N.S., 2014. Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving task with a conspecific and a human partner // Animal Cognition. V. 17. № 2. P. 445–459.

Phillips J.A., Peacock S.J., Bateman A., Bartlett M., Lewis M.A., Krkošek M., 2018. An asymmetric producer-scrounger game: Body size and the social foraging behavior of coho salmon // Theoretical Ecology. V. 11. № 4. P. 417–431.

Plotnik J.M., Lair R., Suphachoksahakun W., de Waal F.B.M., 2011. Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. V. 108. № 12. P. 5116–5121.

Robinson E.J.H., Barker J.L., 2017. Inter-group cooperation in humans and other animals // Biology Letters. V. 13. № 3. P. 20160793.

Rutte C., Taborsky M., 2007. Generalized Reciprocity in Rats // PLOS Biology. V. 5. № 7. P. e196.

Scott J.P., 1966. Agonistic Behavior of Mice and Rats: A Review // American Zoologist. V. 6. № 4. P. 683–701.

Schuster R., 2002. Cooperative coordination as a social behavior: Experiments with an animal model // Human Nature. № 13. P. 47–83.

Shodipo M.O., Gomez R.D.C., Welicky R.L., Sikkel P.C., 2019. Apparent kleptoparasitism in fish-parasitic gnathiid isopods // Parasitology Research. V. 118. № 2. P. 653–655.

Smolla M., Gilman R.T., Galla T., Shultz S., 2015. Competition for resources can explain patterns of social and individual learning in nature // Proceedings. Biological Sciences. V. 282. № 1815.

Stephens D.W., McLinn C.M., Stevens J.R., 2002. Discounting and Reciprocity in an Iterated Prisoner's Dilemma. Science 298, 2216–2218.

Viana D.S., Gordo I., Sucena É., Moita M.A.P., 2010. Cognitive and Motivational Requirements for the Emergence of Cooperation in a Rat Social Game // PLOS ONE. V. 5. № 1. P. e8483.

Weiss O., Dorfman A., Ram T., Zadicario P., Eilam D., 2017. Rats do not eat alone in public: Food-deprived rats socialize rather than competing for baits // PLOS ONE. V. 12. № 3. P. e0173302.

Wood R.I., Kim J.Y., Li G.R., 2016. Cooperation in rats playing the iterated Prisoner's Dilemma game // Animal Behaviour. V. 114. P. 27–35.

EXPERIMENTAL MODELS OF THE DYADIC OPERANT BEHAVIOR OF RATS IN DIFFERENT SOCIAL CONTEXTS

E. P. Murtazina[1, *], I. S. Buyanova (Matiulko)[1, **], Yu. A. Ginzburg-Shik[1]

[1]*P.K. Anokhin Institute of Normal Physiology, Moscow, 125315 Russia*

**e-mail: e.murtazina@nphys.ru*

***e-mail: irinamatulko@gmail.com*

To date, a number of methods of and approaches to the study of animal social behavior are used in ethology and neurophysiology. The present study describes experimental models of the operant behavior of rats in dyads, in which the animals have to compete or cooperate to earn food or water reward delivered automatically after pressing the image of a conditioned stimulus presented on a touch-sensitive display. Three hardware-software modifications which enable the presentation of conditioned stimuli and rewards in three social contexts, i.e. individual learning, competition, and cooperation, have been developed and tested using the experimental complex Rat Touch Screen Chamber (Lafayette Instrument, United States). These experimental models and data analysis algorithms make it possible to distinguish between different types of dyadic interactions and to identify certain behavioral patterns, such as parasitism and donorship during competition or leadership during cooperation. All these methods are based on the implementation of the same instrumental skills acquired by animals during individual learning sessions. Therefore they may be used in a comparative analysis of the effects of zoosocial, physiological, and pharmacological factors on typological and individual features of animal groups.

Keywords: zoosocial behavior, operant behavior, instrumental skill, learning, competition, cooperation