

© М. А. Клещев, Н. В. Гуторова,  
Л. В. Осадчук

ФГБУН Институт цитологии  
и генетики Сибирского отделения  
Российской академии наук,  
Новосибирск

✿ Цель настоящей работы состояла в том, чтобы изучить особенности онтогенетического формирования агонистического поведения у самцов лабораторных мышей разного генотипа и социального статуса в условиях социальной иерархии. Для этого самцов мышей инбредных линий РТ и СВА/Лас содержали в генетически гетерогенных парах с 38-го по 70-й дни жизни. Наблюдение за поведением каждого самца в паре проводили на 41, 42, 43, 45, 50, 55, 60, 65 и 70-й дни жизни. Подсчитывали число наступательных и оборонительных атак, «убеганий» и вертикальных поз подчинения. Число элементов агонистического поведения у самцов мышей было максимальным в первый день образования пары (41-й день жизни), в последующие дни значительно снижаясь. У 80% пар ранговая асимметрия в агонистическом поведении сохранялась на протяжении всего эксперимента — наступательные атаки были характерны для доминантов, а вертикальные позы подчинения и «убегания» — для субординантов. При этом в условиях стабильной социальной иерархии (на 42–70-й дни жизни) наблюдалось транзитное увеличение числа наступательных атак у доминантов линии СВА/Лас и увеличение числа вертикальных поз подчинения и убеганий у субординантов линии РТ с максимумом на 60-й день жизни. Проведенное исследование выявило существенное влияние генотипа и возраста на паттерны агонистического поведения у самцов мышей разного социального статуса.

✿ **Ключевые слова:** социальная иерархия; агрессивное и субмиссивное поведение; инбредные линии мышей; половое созревание.

Поступила в редакцию 11.07.2013  
Принята к публикации 29.09.2013

УДК 591.556.223:575.222.5:599.323.4

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНОЙ ДИНАМИКИ АГОНИСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ У САМЦОВ ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ В УСЛОВИЯХ СОЦИАЛЬНОЙ ИЕРАРХИИ

### ВВЕДЕНИЕ

Животные многих видов живут группами и демонстрируют разнообразные формы социального поведения. Одним из видов социального поведения является агонистическое поведение, т. е. сложный комплекс поведенческих реакций, возникающий во время конфликтов между особями одного вида. Агонистическое поведение включает в себя прямую и демонстративную агрессию (атаки, преследования, агрессивные чистки, позы угрозы), а также субмиссивное поведение, к которому можно отнести бегство и разнообразные позы подчинения (Панов, 2010; Maxson, Canastar, 2003). Агонистическое поведение играет ведущую роль в установлении и поддержании иерархической структуры сообщества, которая определяет закономерности использования лимитирующих ресурсов среды. У многих видов животных, от насекомых до млекопитающих (Neumann et al., 2011) взаимоотношения между особями организованы на основе социального доминирования. Социальное доминирование или социальная иерархия — это система взаимоотношений между особями в социальной группе, когда одни члены группы (доминанты) получают преимущество в доступе к лимитирующим ресурсам среды по сравнению с другими (подчиненными) (Громов, 2008; Панов, 2010; Neumann et al., 2011). В качестве лимитирующих ресурсов может выступать пища, удобные участки обитания, половой партнер и некоторые другие ресурсы. У многих видов животных социальная иерархия устанавливается в результате агрессивных столкновений между особями и чаще всего доминирующего положения добиваются наиболее агрессивные из них (Панов, 2010). Поэтому экспрессия агонистического поведения необходима для формирования и поддержания иерархической структуры сообществ и является важнейшим предиктором социального ранга. Социальное доминирование является, несомненно, адаптивным феноменом, т. к. способствует повышению упорядоченности взаимоотношений между особями (Брагин, 2006) и тем самым уменьшению внутривидовой агрессии и сохранению устойчивости сообщества. Кроме того, социальная иерархия зачастую сопряжена с дифференциальным размножением, когда высокоранговые особи оставляют больше потомков по сравнению с подчиненными (Lee, 1995) и, следовательно, имеют эволюционное преимущество. Поэтому изучение агонистического поведения как ведущего фактора установления и поддержания иерархической структуры сообществ, его генетических и средовых детерминант необходимо для понимания закономерностей существования и развития популяций животных и их эволюции.

На выбор стратегии поведения особи оказывают влияние ее генотип (Науменко и др., 1983; Осадчук и др. 2010; Maxson, Canastar, 2003), эндокринный статус (Albers et al., 2002), прежний социальный опыт, особенности поведения оппонента и некоторые другие факторы. Кроме того, экспрессия агонистического поведения зависит от стадии онтогенетического развития особи

(Hayashi, 1993; McKinney, Desjardins, 1973; Terranova et al., 1998). Данный аспект проблемы может представлять значительный интерес, т. к. индивидуальные особенности в онтогенетическом развитии агонистического поведения могут предопределять возрастные изменения в способности животных занимать определенный социальный ранг (Gosling, 2000) и оказывать влияние на этологическую структуру и устойчивость популяции во времени.

Ранние работы, описывающие формирование агонистического поведения в онтогенезе, были проведены в лабораторных условиях на хорошо известных модельных объектах для изучения социального поведения — домашних мышах (Hayashi, 1993; McKinney, Desjardins, 1973), крысах (Taylor, 1980), золотистых хомячках (Wotmack, Delville, 2007). Они показали, что формирование паттернов агонистического поведения начинается в начале полового созревания, когда происходит постепенное замещение игровой борьбы на агрессию. В ходе полового созревания интенсивность агрессии постепенно увеличивается, достигая дефинитивного уровня в конце пубертатного периода. При этом индивидуальные особенности паттернов агонистического поведения, сложившиеся в начале пубертатного периода, сохраняются и во взрослом состоянии (Terranova et al., 1998). Дальнейшие физиологические исследования позволили установить, что перинатальный (первые несколько дней после родов) и пубертатный периоды онтогенеза являются ключевыми для андроген-зависимого формирования нервных центров, ответственных за агонистическое поведение (Sisk, Zehr, 2005; Trainor et al., 2008). Однако вопрос о влиянии генетических и средовых факторов на формирование агонистического поведения в эти сенситивные периоды онтогенеза остается малоизученным.

Социальный статус особи в сообществе и ее предыдущий социальный опыт являются важнейшими факторами, модифицирующими наследственно обусловленные особенности агонистического поведения, что было показано на взрослых животных (Громов, 2008). Исследования, посвященные влиянию социальных взаимодействий на онтогенетическое становление агонистического поведения, проводились в основном в ранний препубертатный период (Cushing, Kramer, 2005). Хотя известно, что в семейной группе, где животные, в частности домовые мыши, находятся на ранних этапах онтогенеза, отношения между сибсами миролюбивы (Ricegu et al. 2007). В конце периода полового созревания животные выселяются из гнезда (Nunes, 2007) и при освоении новых участков обитания могут попадать в условия жесткой социальной конкуренции с особями своего вида. Социальный опыт, полученный в этих взаимодействиях, а также достигнутый социальный статус могут оказывать существенное влияние на дальнейшее онтогенетическое развитие паттернов агонистического поведения. Однако особенности возрастной динамики агонистического поведения в пубертатный период у животных разного

социального ранга остаются неясными. Имеются только единичные работы, проведенные на морских свинках, которые посвящены изучению влияния социальных факторов на формирование поведения в период полового созревания (Hurst et al 1993). Также неизученным остается вопрос о генетических особенностях онтогенетического формирования паттернов агонистического поведения в условиях социальных взаимодействий.

*Цель настоящей работы* состояла в том, чтобы изучить особенности возрастной динамики агонистического поведения в пубертатный и ранний постпубертатный периоды у самцов лабораторных мышей разного генотипа и социального статуса. Для этого мы проводили регулярные наблюдения за агрессивным и субмиссивным поведением самцов линий РТ и СВА/Лас, содержащихся в генетически гетерогенных парах на протяжении пубертатного и частично постпубертатного периода (с 41-го по 70-й дни жизни). Выбор исследуемых генотипов был обусловлен имеющимся набором данных о гормональном и репродуктивном статусе и особенностях поведения самцов этих линий. В возрасте 90 дней самцы линии РТ характеризовались более высоким уровнем доминирования и агрессивности по сравнению с самцами линии СВА/Лас (Осадчук и др., 2010). Представляет интерес выяснить, как эти особенности поведения проявляются в ходе полового созревания в условиях социальной группы. Кроме того, самцы линии РТ характеризуются более высоким гормональным потенциалом семенников по сравнению с таковым у самцов линии СВА (Дубовенко, Осадчук 2010).

## МЕТОДИКА

### *Животные и экспериментальные процедуры*

Все животные были выращены в стандартных условиях вивария Института цитологии и генетики СО РАН. В возрасте 1 мес. животных отсаживали от родителей, и формировали однополые группы по 3–7 самцов, которых содержали в стандартных пластиковых клетках до эксперимента. В помещениях, где мыши выращивались, а также содержались в течение эксперимента, поддерживалась стандартная температура (+22 °С) и световой режим (свет/темнота — 12/12 ч), вода и пища предоставлялись животным без ограничения.

В нашем исследовании мы использовали парное совместное содержание самцов линий РТ и СВА/Лас с 38-го по 70-й дни жизни. Данный возрастной интервал включает период полового созревания самцов мышей (Ojeda, Urbanski, 1994), которое начинается с 35-го дня и заканчивается на 55–60-й день постнатального развития и частично постпубертатный период. Перед рассадкой в экспериментальные группы животных содержали поодиночке в течение 4 суток (с 34-го по 38-й день жизни) для снятия семейных и групповых эффектов. Масса тела партнеров была максимально выровнена соответству-

ющим подбором. На 38-й день жизни самцов линий РТ и СВА/Лас попарно помещали в экспериментальную клетку, разделенную посередине непрозрачной пластиковой перегородкой, не допускающей зрительных и тактильных контактов между самцами. Подобный подход, позволяющий каждому самцу предварительно освоить свою территорию и познакомиться с запахом потенциального оппонента, увеличивает агрессивность партнеров, что позволяет более точно идентифицировать доминанта. Через два дня перегородку убрали и начинали наблюдения за поведением каждой пары самцов в течение последовательных 3 дней (41–43-й дни жизни) и в дальнейшем на 45, 50, 55, 60, 65, 70-й дни жизни. Наблюдения проводились три раза в день по 20 минут, в одно и то же время (8.30, 11.00, 17.30). На 70-й день жизни проводили всего два поведенческих теста.

Агрессивное поведение мышей оценивали по числу наступательных атак, субмиссивное — по количеству вертикальных поз подчинения и «убеганий». Подробное описание этих элементов поведения дано ранее (Брагин и др., 2006).

Социальный ранг каждого самца определяли ретроспективно уже в первый день наблюдений (на 41-й день жизни) по асимметрии в проявлении агрессивного и субмиссивного поведения. В дальнейшем сохранение социального ранга партнерами контролировали так же по асимметрии в агонистическом поведении, которая сохраняется у мышей в период поддержания социальной иерархии (Брагин и др., 2006). Если в период поддержания социальной иерархии (42–70-й дни жизни) социальные роли самцов менялись, т.е. подчиненный самец

начинал нападать на своего оппонента, а тот в ответ проявлял субмиссивное поведение, то такую пару исключали из анализа поведения в данной работе. Всего в эксперименте использовано 49 пар самцов (98 животных). При этом иерархические отношения оставались стабильными на протяжении всего исследования в 39 парах, которые и были использованы для анализа паттернов агонистического поведения в данной работе.

### Статистическая обработка результатов

Статистическую обработку данных проводили с использованием трехфакторного дисперсионного анализа с помощью пакета компьютерных программ Statistica (версия 6.0). Трехфакторный дисперсионный анализ был проведен по схеме  $2 \times 9 \times 2$  (генотип  $\times$  день жизни  $\times$  социальный ранг). Для сравнения групп в рамках дисперсионного анализа применяли тест множественного сравнения Дункана (Duncan's test). Данные представлены как средняя арифметическая и ее ошибка ( $\text{Mean} \pm \text{SEM}$ ). Уровень социального доминирования определяли как долю (%) доминантных самцов в данной инбредной линии, достоверность межлинейных различий оценивали методом  $\chi^2$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Стабильность иерархических отношений и уровень социального доминирования

У 39 пар (79,6%) из 49 социальный ранг устанавливался уже в первый день наблюдения (41-й день жизни) и оставался стабильным в течение всего пери-

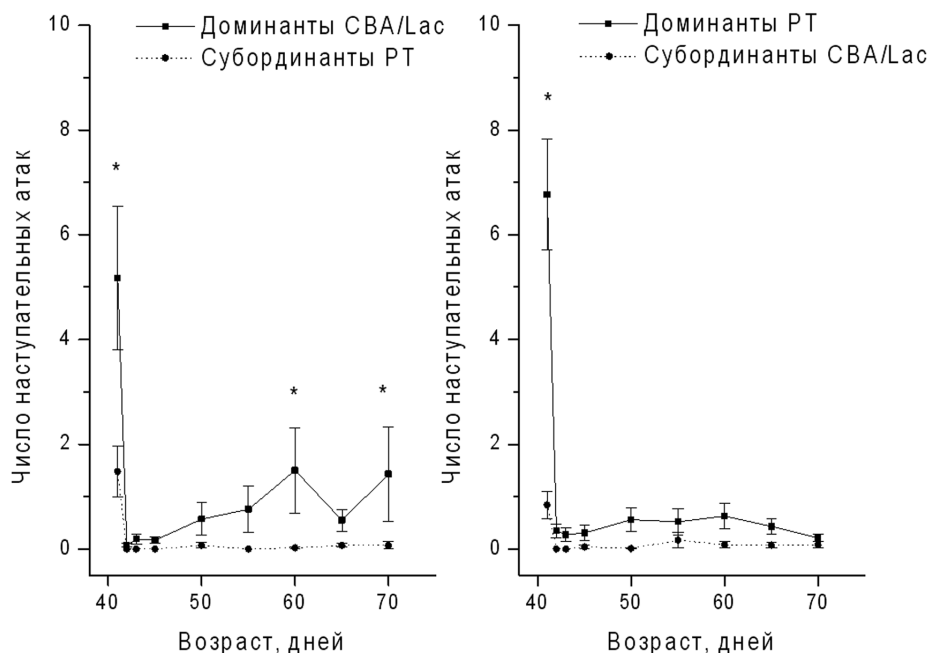
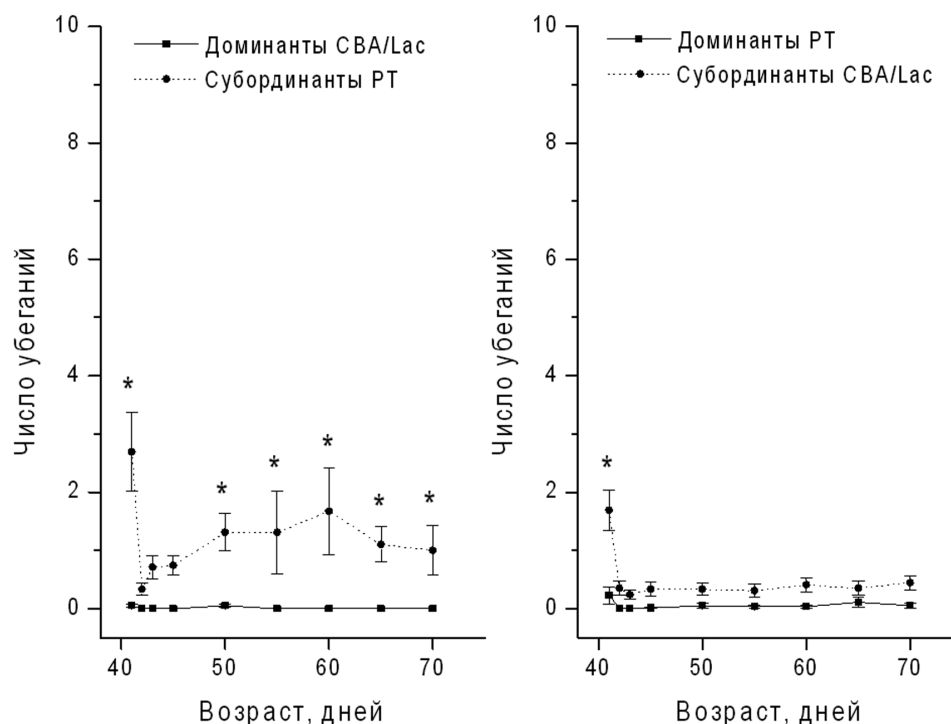


Рис. 1. Возрастная динамика числа наступательных атак у самцов мышей двух инбредных линий РТ и СВА/Лас в экспериментальной модели социальной иерархии. \* — достоверность ранговых различий ( $p < 0,05$ ). Количество животных в каждой группе варьировало от 14 до 25



**Рис. 2.** Возрастная динамика числа «убеганий» у самцов мышей двух инбредных линий PT и CBA/Lac в экспериментальной модели социальной иерархии. \* — достоверность ранговых различий ( $p < 0,05$ ). Количество животных в каждой группе варьировало от 14 до 25

ода наблюдения. В этих парах в период поддержания социальной иерархии (42–70-й дни жизни) доминанты проявляли только агрессивное, а субординанты только субмиссивное поведение. В двух парах (4,1 %) асимметрия по агонистическому поведению не наблюдалась. У 8 пар (20,4 %) происходила инверсия социального ранга, как правило в период завершения полового созревания (с 50-го по 65-й дни жизни). При этом у 5 пар (10,2 %) доминантный статус теряли самцы линии CBA/Lac, у 3 пар (6,1 %) доминантный статус теряли самцы линии PT.

У 39 пар самцов с устойчивой асимметрией по агонистическому поведению уровень доминирования был смещен в сторону линии PT. В 25 парах (64,1 %) доминировали самцы линии PT, в 14 парах (35,9 %) — самцы линии CBA/Lac. Однако межлинейные различия по уровню социального доминирования не были статистически достоверными ( $\chi^2 = 3,38$ ,  $p = 0,066$ ).

#### **Агонистическое поведение в парах с устойчивой асимметрией**

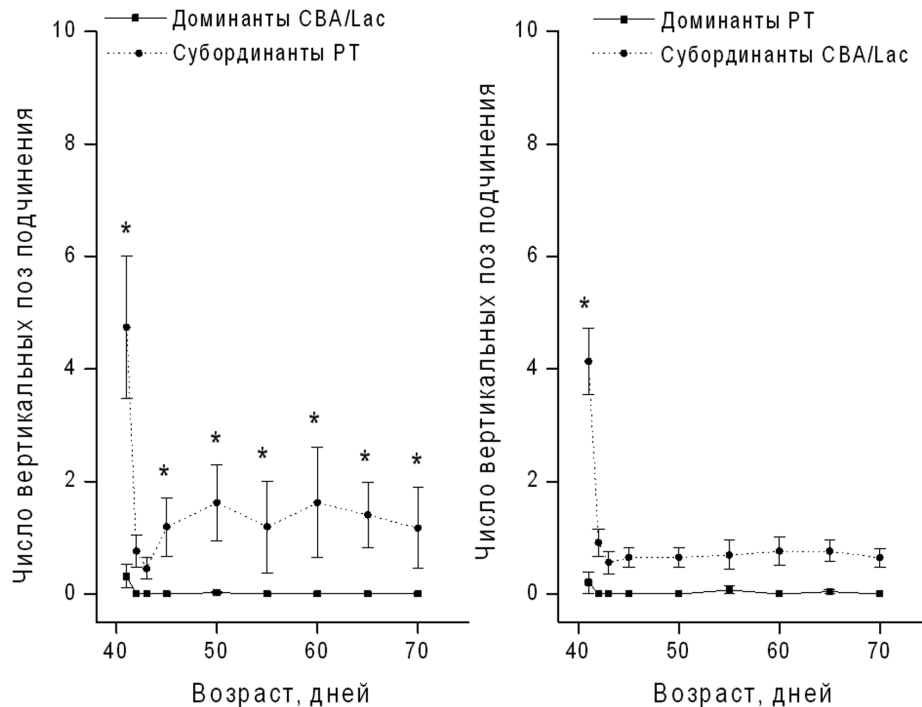
Трёхфакторный дисперсионный анализ числа наступательных атак (рис. 1) выявил достоверное влияние социального статуса ( $F_{1,666} = 62,96$ ,  $p < 0,01$ ), возраста самца ( $F_{8,666} = 36,29$ ,  $p < 0,01$ ), а также взаимодействие факторов ( $F_{8,666} = 16,01$ ,  $p < 0,01$ ), но не показал генерального влияния генотипа.

У доминантов всех генотипов наступательных атак было значительно больше, чем у субординантов. Число

наступательных атак у самцов всех генотипов было максимальным в первый день взаимодействия (41-й день жизни, рис. 1) и существенно снижалось на 42–70-й дни жизни. Впоследствии число наступательных атак у доминантов линии CBA/Lac увеличивалось и достигало максимума на 60-й день. У доминантов линии CBA/Lac количество наступательных атак на 60 и 70 день жизни было достоверно ( $p < 0,05$ ) выше, чем на 42 день. Начиная со второго дня совместного существования пары и далее, у доминантов линии PT никаких изменений в количестве наступательных атак не наблюдалось.

Несмотря на то, что генерального влияния генотипа на число наступательных атак не выявлено, установлено, что самцы доминанты линии PT на 41-й день жизни достоверно чаще ( $p < 0,01$ ) атаковали партнера, чем доминанты линии CBA/Lac, но в дальнейшем (на 42–70-й дни жизни) межлинейные различия по числу наступательных атак не отмечались.

Трёхфакторный дисперсионный анализ числа «убеганий» (рис. 2) выявил достоверное влияние генотипа ( $F_{1,666} = 30,17$ ,  $p < 0,01$ ), социального ранга ( $F_{1,666} = 140,53$ ,  $p < 0,01$ ), возраста самца ( $F_{8,666} = 7,98$ ,  $p < 0,01$ ), а кроме того достоверные двухфакторные взаимодействия генотип-ранг ( $F_{1,666} = 23,33$ ,  $p < 0,01$ ) и возраст-ранг ( $F_{8,666} = 5,97$ ,  $p < 0,01$ ). Максимально часто «убегания» отмечались на 41-й день жизни (в первом тесте), на 42–70-й дни жизни «убегания» наблюдались значительно реже. Однако на 50, 60, и 65-й дни жизни



**Рис. 3.** Возрастная динамика числа вертикальных поз подчинения у самцов мышей двух инбредных линий РТ и СВА/Лас в экспериментальной модели социальной иерархии. \* — достоверность ранговых различий ( $p < 0,05$ ). Количество животных в каждой группе варьировало от 14 до 25

число «убеганий» у подчиненных самцов линии РТ было достоверно ( $p < 0,01$ ) выше, чем на 42-й день. У субординантов всех генотипов число убеганий было значительно выше, чем у доминантов. Субординанты линии РТ достоверно ( $p < 0,01$ ) чаще убегали от самца доминанта, чем субординанты линии СВА/Лас.

Трехфакторный дисперсионный анализ числа вертикальных поз подчинения (рис. 3) выявил достоверное влияние генотипа ( $F_{1,666} = 4,7019$ ,  $p < 0,05$ ), социального статуса ( $F_{1,666} = 134,09$ ,  $p < 0,01$ ), возраста животного ( $F_{8,666} = 14,256$ ,  $p < 0,01$ ). Двухфакторные взаимодействия генотип–статус ( $F_{1,666} = 4,8177$ ,  $p < 0,05$ ) и возраст–статус ( $F_{8,666} = 10,815$ ,  $p < 0,01$ ) тоже были достоверны. На 41-й день жизни число вертикальных поз подчинения было значительно выше, чем на 42–70-й дни жизни. Число вертикальных поз подчинения у субординантов линии РТ на 50-й и 60-й дни было достоверно выше, чем на 42-й день жизни ( $p < 0,05$ ). Достоверных возрастных изменений по этому показателю у субординантов линии СВА/Лас не наблюдалось. Число вертикальных поз подчинения у субординантов всех генотипов было значительно выше, чем у доминантов ( $p < 0,01$ ).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основным результатом настоящей работы является установление ранговых и генетических различий в возрастной динамике агонистического поведения у самцов

лабораторных мышей, живущих на протяжении периода полового созревания в условиях стабильной социальной группы.

В период формирования социальной иерархии, т. е. на 41-й день жизни, количество наступательных атак у доминантов и количество элементов субмиссивного поведения у субординантов было максимальным. Наступательные атаки при установлении доминантно-субординантных отношений отмечались также у будущих субординантов, хотя и значительно реже. Интересно, что на выбор стратегии агонистического поведения при формировании социальной иерархии существенное влияние оказывал генотип особи. Самцы линии РТ в период формирования социальной иерархии показывали более высокий по сравнению с животными линии СВА/Лас уровень наступательных атак, что ассоциируется с более высоким уровнем доминирования у самцов линии РТ. Этот факт соответствует данным, полученным на взрослых животных (Осадчук и др., 2010). Вероятно, высокий уровень наступательных атак при формировании социальной иерархии является ведущей адаптивной поведенческой стратегией для самцов линии РТ уже в молодом возрасте и позволяет им чаще достигать доминирующего положения по сравнению с самцами линии СВА/Лас. На 42–70-й дни жизни, в период поддержания социальной иерархии число наступательных атак у доминантов и число элементов субмиссивного поведения у субординантов всех генотипов было значительно ниже, чем на 41-й день. В подавляющем



большинстве (80 %) пар ранговая асимметрия по агонистическому поведению между самцами, которая устанавливалась уже на 41-й день, сохранялась на протяжении всего эксперимента — наступательные атаки были характерны для доминантов, а вертикальные позы подчинения и «убегания» — для субординантов. Таким образом, иерархические отношения у самцов мышей в модели «минимального социума», состоящего всего из двух животных, характеризуются высокой устойчивостью на протяжении длительного времени.

Интересно отметить, что субмиссивное поведение субординантов обоих генотипов часто проявлялось при отсутствии атак со стороны доминантов. Считается, что субмиссивное поведение подчиненных самцов является быстрым и точным маркером социального ранга, что способствует уменьшению агрессивности со стороны доминантов (Брагин и др., 2006; Осадчук и др., 2010). Таким образом, субординантным самцам также принадлежит активная роль в регуляции иерархических отношений.

Уменьшение числа агонистических взаимодействий после формирования социальной иерархии при сохранении четкой ранговой асимметрии по агрессивному и субмиссивному поведению показано в предыдущих исследованиях на взрослых лабораторных мышах (Брагин и др., 2006; Осадчук и др. 2010). Снижение числа агрессивных столкновений после установления доминантно-субординантных отношений является адаптивным феноменом, т. к. уменьшает социальный стресс, энергозатраты самцов на агрессию, минимизирует вероятность травм в ходе агрессивных столкновений и в целом способствует поддержанию устойчивости сообщества.

Устойчивость ранговой асимметрии по агонистическому поведению в течение длительного времени обусловлена, по-видимому, хемокоммуникационными механизмами. Запаховые сигналы, продуцируемые как доминантами, так и субординантами, позволяют распознать знакомого члена группы, а также несут информацию о его текущем физиологическом и социальном статусе (Cushing, Kramer, 2005) и, таким образом, могут играть важную роль для поддержания социальной толерантности в группе (Hurst et al., 1993).

В наших экспериментах у доминантов линии СВА/Лас после установления доминантно-субординантных отношений наблюдалось увеличение числа наступательных атак с 45-го дня жизни и достигало максимума на 60-й день. У доминантов линии РТ и у субординантов всех генотипов таких изменений в агрессивном поведении не наблюдалось. Увеличение числа атак в ходе полового созревания ранее было показано у самцов лабораторных мышей (Теганова et al., 1998) и крыс (Taylor, 1980), а также диких домовых мышей (McKinney, Desjardins, 1973). Увеличение агрессивности в конце пубертатного периода у самцов мышей, является, вероятно, адаптивным феноменом, т. к. высокий уровень экспрессии агрес-

сивного поведения повышает вероятность успеха в конкуренции за территорию и полового партнера в период половой зрелости (Rusu, Krackow, 2005).

В приведенных выше исследованиях поведенческие тесты проводились на «нейтральной арене» и после тестирования животных возвращали в домашние клетки. Отметим, что такой подход позволяет описать агонистическое поведение мышей только в начальный период формирования социальной иерархии при освоении новых участков обитания, но не дает возможности оценить онтогенетические паттерны поведения самцов, живущих в условиях уже сложившихся иерархических отношений. В нашем эксперименте проводили регулярные наблюдения за агонистическим поведением генетически гетерогенной пары самцов, содержащихся на протяжении всего эксперимента в одной экспериментальной клетке. В результате самцы, живущие в одной и той же социальной группе на одной территории, устанавливали между собой доминантно-субординантные отношения, характеризующиеся относительной устойчивостью. Выбранный нами экспериментальный дизайн позволил установить, что увеличение агрессивности у самцов мышей в ходе полового созревания может происходить в условиях уже сложившихся доминантно-субординантных отношений.

Физиологический механизм, обуславливающий выявленные ранговые и генетические различия в возрастной динамике агрессивного поведения, может включать ранговые и генетические различия в онтогенетическом профиле продукции тестостерона. Тестостерон, секрция которого клетками Лейдига семенников увеличивается в ходе полового созревания, оказывает активирующее влияние на нервную систему, обуславливая увеличение агрессивности в пубертатном возрасте (Sisk, Zehr, 2005; Trainor et al., 2008). Вероятно, в условиях стабильной социальной иерархии, доминанты линии СВА/Лас в период полового созревания (45–70-й дни жизни), характеризуются более высоким уровнем тестостерона по сравнению с доминантами линии РТ и субординантами всех линий, что может эффективнее стимулировать агрессивное поведение.

Итак, в используемой нами генетически гетерогенной модели социальной иерархии с длительным парным содержанием животных наблюдалась относительная онтогенетическая устойчивость сложившихся иерархических отношений между самцами мышей инбредных линий РТ и СВА/Лас. Установлено увеличение интенсивности агрессивных столкновений на протяжении периода полового созревания, которое зависит от социального статуса самца и его генотипа и, вероятно, ассоциировано с онтогенетическим усилением тестикулярной продукции тестостерона.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование выявило существенное влияние генотипа и возраста на паттерны агонистического поведения у самцов лабораторных мышей разного

социального статуса, живущих в стабильной социальной группе. В ходе полового созревания отмечалось зависящее от генотипа возрастное увеличение агрессивности у доминантных самцов мышей, вероятно, ассоциированное с пубертатным увеличением секреции тестостерона. Предполагается, что период полового созревания является критическим периодом, когда действие социальных факторов может необратимо модифицировать формирование поведения.

Работа поддержана грантом РФФИ (грант № 09-04-00930-а).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Брагин А. В., Осадчук Л. В., Осадчук А. В. (2006) **Экспериментальная модель формирования и поддержания социальной иерархии у лабораторных мышей.** *Журн. высш. нерв. деят.* Т. 56: С. 412–419.
2. Громов В. С. (2008) **Пространственно-этологическая структура популяций грызунов.** М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.
3. Дубовенко Е. А., Осадчук Л. В. (2010) **Гормональная реакция семенников на хорионический гонадотропин у мышей инбредных линий СВА/Лас и РТ: эффект дозы и времени после введения препарата.** *Бюлл. эксп. биол. мед.* Т. 150: С. 194–198.
4. Науменко Е. В., Осадчук А. В., Серова Л. И., Шишкина Г. Т. (1983) **Генетико-физиологические механизмы регуляции функции семенников.** Новосибирск: Наука. С. 127–136.
5. Осадчук Л. В., Брагин А. В., Осадчук А. В. (2010) **Межлинейные различия в социальном доминировании и временных паттернах агонистического поведения у самцов лабораторных мышей.** *Журн. высш. нерв. деят.* Т. 59: С. 473–481.
6. Осадчук Л. В., Саломачева И. Н., Осадчук А. В. (2010) **Зависимые от генотипа изменения репродуктивной функции при формировании социальной иерархии у самцов лабораторных мышей.** *Журн. высш. нерв. деят.* Т. 60: С. 339–351.
7. Панов Е. Н. (2010) **Поведение животных и этологическая структура популяций.** М.: Книжный дом Либроком. 424 с.
8. Albers H. E., Nuhman K. L., Meisel R. L. (2002) **Hormonal basis of social conflict and communication.** *Hormones, Brain and Behavior.* Eds Pfaff D. W., Arnold A., Etgen A., Fahrbach S., Rubin R. N. Y.: Acad. Press, P. 393–434.
9. Cushing B. S., Kramer K. M. (2005) **Mechanisms underlying epigenetic effects of early social experience: The role of neuropeptides and steroids.** *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* V. 29: P. 1089–1105.
10. Drickamer L. C. (2001) **Urine marking and social dominance in male house mice. (*Mus musculus domesticus*).** *Behavioural Processes.* V. 53: P. 113–120.
11. Gosling L. M., Roberts S. C., Thornton E. A., Andrew M. J. (2000) **Life history costs of olfactory status signaling in mice.** *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 48: P. 328–332.
12. Hayashi S. (1993) **Development and diversity of social structure in male mice.** *J. Ethol.* V. 77: P. 77–82.
13. Hurst J. L., Fang J., Barnard C. J. (1993) **The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*.** *Anim. Behav.* V. 45: P. 997–1006.
14. Kaiser S., Harderthauer S., Sachser N., Hennessy M. (2007) **Social housing conditions around puberty determine later changes in plasma cortisol levels and behavior.** *Physiol Behav.* V. 90: P. 405–411.
15. Lee E. (1995) **Dominance and reproductive success among nonhuman animals: A cross-species comparison.** *Ethology & Sociobiology.* V. 16: P. 257–333.
16. Maxson S. C., Canastar A. (2003) **Conceptual and methodological issues in the genetics of mouse agonistic behavior.** *Horm. Behav.* V. 44: P. 258–262.
17. McKinney T. D., Desjardins C. (1973) **Postnatal development of the testis, fighting behavior and fertility of the house mice.** *Biol. Reprod.* V. 9: P. 279–294.
18. Neumann C., Dubocq G., Dubuc C. (2011) **Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating.** *Anim. Behav.* V. 82: P. 911–921.
19. Nunes S. (2007) **Dispersal and Philopatry.** Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective / Ed. Wolf J. O., Sherman P. W. Chicago, University Chicago Press. P. 150–163.
20. Ojeda S. R., Urbanski H. F. (1994) **Puberty in the rat. The physiology of reproduction /** Eds. Knobil E., Neill J. D. N. Y. Raven Press Ltd. P. 363–409.
21. Riccery L., Moles A., Crawley J. (2007) **Behavioral phenotyping of mouse models of neurodevelopmental disorders: Relevant social behavior patterns across the life span.** *Behav. Brain Research.* V. 176: P. 40–52.
22. Rusu A. S., Krackow S. (2005) **Agonistic onset marks emotional changes and dispersal propensity in wild house mouse males (*Mus domesticus*).** *J. Comp. Psychol.* V. 119: P. 58–66.
23. Sisk C., Zehr J. (2005) **Pubertal hormones organize the adolescent brain and behavior.** *Frontiers in Neuroendocrinology.* V. 26: P. 163–174.
24. Taylor G. T. (1980) **Fighting of juvenile rats and the ontogeny of agonistic behavior.** *Journal of Comparative and Physiological Psychology.* V. 94: P. 953–961.
25. Terranova M. L., Laviviova G., Acetis L., Alleva E. (1998) **A description of ontogeny of mouse agonistic behavior.** *Journal Comparative Psychology.* V. 112: P. 3–12.
26. Trainor B. C., Sisk C. L., Nelson R. J. (2009) **Hormones and the Development and Expression of Aggressive**

**Behavior. Hormones.** *Brain and Behavior, 2nd edition.* V. 1. San Diego, Academic Press. P. 167–203.

27. Wommack J. C., Delville Y. (2007) **Stress, aggression, and puberty: neuroendocrine correlates of the development of agonistic behavior in golden hamsters.** *Brain Behav EV.* V. 70: P. 267–273.

#### GENETIC FEATURES OF DEVELOPMENTAL PATTERNS OF AGONISTIC BEHAVIOR IN LABORATORY MALE MICE UNDER SOCIAL HIERARCHY CONDITIONS

*Kleshchev M. A., Gutorova N. V., Osadchuk L. V.*

✿ **SUMMARY: Background.** Agonistic behavior is necessary for formation of dominant-subordinate relationship and for maintenance of social hierarchy in animal communities. However? there are few reports about the genetic features of agonistic behavior development in animals living in stable social groups. The aim of the present study was to investigate the ontogeny of agonistic behavior in male mice of different genotype and social status under stable social hierarchy conditions.

**Materials and methods.** We studied the age dynamics of offensive attacks, the vertical defensive postures and the “runaway” behavior in male mice of inbred strains PT and CBA/Lac housed in genetically heterogeneous pairs during puberty (from 38 to 70 days of life). **Results.** Dominant-subordinate relationships were stable in 80 % of pairs during the experiment. During the period of stable social hierarchy we observed a transient increase in the number of offensive attacks at the end of puberty in dominants of the strain CBA/Lac but not in PT. **Conclusion.** In conclusion, the study revealed a significant influence of social rank and genotype on the development of patterns of social behavior in laboratory male mice during puberty.

✿ **KEY WORDS:** social dominance; aggressive and defensive behavior; inbred mice strains sexual maturation.

#### ✿ REFERENCES (TRANSLITERATED)

- Albers H. E., Huhman K. L., Meisel R. L. (2002) In: Pfaff D. W. editor. *Hormones, Brain and Behavior.* N. Y.: Acad. Press; p. 393–434.
- Bragin A. V., Osadchuk L. V., Osadchuk A. V. (2006) **Экспериментальная модель формирования и поддержания социальной иерархии у лабораторных мышей [The experimental model of establishment and maintenance of social hierarchy in laboratory mice].** *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat. Im I. P. Pavlova.* V. 56(3): P. 412–419.
- Cushing B. S. Kramer K. M. (2005) *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* V. 29(7): P. 1089–1105.
- Drickamer L. C. (2001) *Behavioural Processes.* V. 53(1–2): P. 113–120.
- Dubovenko E. A., Osadchuk L. V. (2010) **Гормональная реакция семенников на хорионический гонадотропин у мышей инбредных линий SVA/Lac и RT: эффект дозы и времени после введения препарата [Hormonal reaction of the testes to chorionic gonadotropin in CBA/Lac and PT mice: effects of the dose and time after treatment].** *Bull Exp Biol Med.* V. 150(8): P. 194–198.
- Gosling L. M., Roberts S. C., Thornton E. A., Andrew M. J. (2000) *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 48 (4): P. 328–332.
- Gromov V. S. (2008) **Пространственно-этологическая структура популяций грызунов [Spatial and ethological structure of rodent populations].** М.: Товарищество научных изданий КМК.
- Hayashi S. (1993) *J. Ethol.* V. 11(2): P. 77–82.
- Hurst, J. L., Barnard, C. J., Fang, J. (1993) *Anim. Behav.* V. 45(1): P. 997–1006.
- Kaiser S., Harderthauer S., Sachser N., Hennessy M. (2007) *Physiol Behav.* V. 90(2–3): P. 405–411.
- Lee E. (1995) *Ethology & Sociobiology.* V. 16(4): P. 257–333.
- Maxson S. C., Canastar A. (2003) *Horm. Behav.* V. 44(3): P. 258–262.
- McKinney T. D., Desjardins C. (1973) *Biol. Reprod.* V. 9(3): P. 279–294.
- Naumenko E. V., Osadchuk A. V., Serova L. I., Shishkina G. T. (1983) **Генетико-физиологические механизмы регуляции функции семенников [Genetic and physiologic regulation of testes function].** Новосибирск: Наука. P. 127–136.
- Neumann C. Dubosecq G. Dubuc C. (2011) *Anim. Behav.* V. 82(4): P. 911–921.
- Nunes S. (2007) In: Wolf J. O., Sherman P. W. editor. *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective.* Chicago: University Chicago Press; p. 150–163.
- Osadchuk L. V., Bragin A. V., Osadchuk A. V. (2010) **Межлинейные различия в социальном доминировании и временных паттернах агрессивного поведения у самцов лабораторных мышей [Interstrain differences in social dominance and time patterns of agonistic behavior in male laboratory mice].** *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat. Im I. P. Pavlova.* V. 59(4): P. 473 –481.
- Osadchuk L. V., Salomacheva I. N., Osadchuk A. V. (2010) **Зависимые от генотипа изменения репродуктивной функции при формировании социальной иерархии у самцов лабораторных мышей [Genotype-related changes in the reproductive function under social hierarchy in laboratory male mice].** *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat. Im I. P. Pavlova.* V. 60(3) P. 339–351.
- Ojeda S. R., Urbanski H. F. (1994) In: Knobil E., Neill J. D. editors. *The physiology of reproduction.* N. Y.: Raven Press Ltd. p. 363–409.
- Panov E. N. (2010) **Поведение животных и этологическая структура популяций [Animal behavior and ethological structure of populations].** М.: Книжный дом Либроком.
- Riccery L., Moles A., Crawley J. (2007). *Behav. Brain Research.* V. 176(1): P. 40–52.



22. Rusu A. S., Krackow S. (2005) *J. Comp. Psychol.* V. 119(1): P. 58–66.
23. Sisk C. Zehr J. (2005) *Frontiers in Neuroendocrinology*. V. 26(3–4): P. 163–174.
24. Taylor G. T. (1980) *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. V. 94(5): P. 953–961.
25. Terranova M. L., Laviviova G., Acetis L., Alleva E. (1998) *Journal Comparative Psychology*. V. 112(1): P. 3–12.
26. Trainor B C, Sisk C L., Nelson R. J. (2009) In: *Hormones, Brain and Behavior*, 2nd edition, V. 1. San Diego: Academic Press. p. 167–203.
27. Wommack J. C., Delville Y. (2007) *Brain Behav. EV*. V. 70(4): P. 267–273.

✿ Информация об авторах

**Клещев Максим Александрович** — младший научный сотрудник. Сектор эндокринологической генетики. ФГБУН Институт цитологии и генетики СО РАН. 630090, Новосибирск, пр-т Академика Лаврентьева, д. 10. E-mail: max82cll@ngs.ru.

**Kleshchev Maksim Aleksandrovich** — Junior Researcher. Group of Endocrine Genetics. Institute of Cytology and Genetics. 630090, Novosibirsk, Prospekt Lavrentyeva, 10. Russia. E-mail: max82cll@ngs.ru.

**Гуторова Наталья Владимировна** — к. б. н., инженер-исследователь. Сектор эндокринологической генетики. ФГБУН Институт цитологии и генетики СО РАН. 630090, Новосибирск, пр-т Академика Лаврентьева, д. 10. E-mail: kras\_nv@bionet.nsc.ru.

**Gutorova Natalya Vladimirovna** — Junior Researcher. Group of Endocrine Genetics. Institute of Cytology and Genetics. 630090, Novosibirsk, Prospekt Lavrentyeva, 10. Russia. E-mail: kras\_nv@bionet.nsc.ru.

**Осадчук Людмила Владимировна** — д. б. н., ведущий научный сотрудник. Сектор эндокринологической генетики. ФГБУН Институт цитологии и генетики СО РАН. 630090, Новосибирск, пр-т Академика Лаврентьева, д. 10. E-mail: losadch@bionet.nsc.ru.

**Osadchuk Lyudmila Vladimirovna** — Leading Researcher. Group of Endocrine Genetics. Institute of Cytology and Genetics. 630090, Novosibirsk, Prospekt Lavrentyeva, 10. Russia. E-mail: losadch@bionet.nsc.ru.