

© *Моисеева Л.А.*

ВЛИЯНИЕ ОСТРОГО ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СТРЕССА НА ФОРМИРОВАНИЕ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У ОБЕЗЬЯН

Аннотация. Статья посвящена проблеме устойчивости к стрессу обезьян разного вида и социального ранга. Симптомы стрессовых состояний возникали под воздействием различных патогенных раздражителей – конкурентного пищедобывания или иммобилизации. Адаптация к стрессу – явление общебиологическое, поэтому представленные факты могут оказаться полезными при исследовании деятельности человека.

Ключевые слова: поведение, стресс, обезьяны, адаптация, социальные ранги.

© *L. Moiseeva*

EFFECT OF ACUTE EMOTIONAL STRESS ON THE FORMATION OF SOCIAL BEHAVIOR IN MONKEYS

Abstract. The problem of resistance to stress states caused by the influence of various pathogenic stimuli-food competition and immobilization. Adaptation to stress – the general biological phenomenon, so the facts can be useful in the investigation of human behavior.

Key words: behavior, stress, monkeys, adaptation, social ranks.

Поведение приматов в процессе эволюции считается одним из ведущих факторов, обеспечивающих формирование группы особей в социальную структуру для оптимальной адаптации в изменяющейся многофакторной среде и выживания вида [6, 104; 7]. Изучение влияния стрессовых воздействий (и его последствий) на поведение разных видов обезьян уточняет механизмы функционирования поведенческих и физиологических систем, а также представляет интерес для понимания нормы и патологии поведения приматов в сравнительном аспекте. Стресс у животных рассматривается как функциональное состояние психического напряжения, проявляющееся в процессе неспецифической адаптации в ответ на воздействие значительных неблагоприятных факторов внешней и внутренней среды [4, 8]. Изменение поведения особей и их взаимоотношений в группе служит объективным и достаточно информативным критерием эмоционального психического состояния [2]. Проблема закономерностей взаимоотношений, обуславливающих индивидуальное и групповое поведение различных видов обезьян в стрессовых и постстрессовых условиях, совершенно не представлена ни в теории, ни в практике этологического и физиологического эксперимента. Задача работы заключалась в установлении факторов, вызывающих отклонение поведенческого ответа от нормы у павианов-гамадрилов и макак-резусов, а также зависимости уровня адаптивности их к стрессовой ситуации от социального ранга и вида.

Методика. В качестве объекта исследования использовались павианы-гамадрилы и макаки-резусы (всего 12 особей). Эти 2 вида приматов значительно различаются по характеру социальной организации. Павианы-гамадрилы в естественных условиях представляют собой односамцовые группы, объединяющиеся в стада и агрегации до 180 особей. Между самцами отмечается достаточно жёсткая линейная иерархия. У макак-резусов существует типичная для приматов мультисамцовая организация: группы состоят из 40-60 особей, иерархические отношения между которыми выражены слабее, чем у павианов [10, 625]. В эксперименте участвовали половозрелые животные, в основном

самцы. Самки менее пригодны для подобных опытов из-за большей их устойчивости к стрессовым ситуациям по сравнению с самцами, а также из-за менструальной цикличности, влияющей на поведение. Эмоциональный стресс у обезьян вызывался двумя ситуациями: условиями конкурентного пищедобывания (1-я серия экспериментов) и условиями «экспериментально-моделированного стресса» путём двухчасовой иммобилизации ненаркотизированного животного (2-я серия экспериментов).

В первой серии стресс провоцировался ситуацией жёсткой конкуренции за пищевое подкрепление [6, 104; 7]. Изучалась динамика взаимоотношений в парах особей павианов-гамадрилов, макак-резусов и смешанных (по виду и рангу) парах. В условиях конкурентного пищедобывания каждой паре животных предъявлялись для подкрепления одна или две заряжённые пищей кормушки.

Экспериментальная камера представляла собой куб размером 1,5x1,5x0,5 (рис. 1). У одной из стенок камеры с наружной стороны расположен стартовый бокс (СБ) для пары обезьян, открывающийся в экспериментальную камеру прозрачной дверью. На противоположной стенке находились две кормушки (К), расстояние между которыми – один метр. Эксперименты проводились по следующей схеме. Обезьян брали в опыт только после стабилизации групповых отношений при совместном содержании в вольере. Вначале каждое животное обучалось выполнять инструментальную реакцию побега из стартового блока к кормушкам и реакции пищедобывания из обеих кормушек путём открывания дверцы и захвата подкрепления [3, 863]. Сигналом являлся вид пищи, закладываемой на глазах у обезьян одновременно в обе кормушки. Пусковым стимулом служило открытие прозрачной двери стартового блока, сдерживающей двигательную реакцию животного. Как только достигался 80%-100% уровень правильных решений задач каждой обезьяной, начинали эксперименты на паре обезьян в этих же условиях.

На следующем этапе схема опыта усложнялась – ужесточались условия конкуренции: сначала путём предъявления паре обезьян только одной заряженной пищей кормушки вместо двух; затем введением постепенно увеличивающейся временной задержки между сигналом и подкреплением от нескольких секунд до 4-х минут. В течение одного эксперимента осуществлялось 30 предъявлений подкрепляемого сигнала, характер приманки при этом варьировался для сохранения устойчивой мотивации животных. Кроме того, в целях поддержания равенства исходных условий для каждой особи, производилось чередование индивидуальных и групповых опытов через день. Учитывалось число подкреплений в опыте, а не правильных решений, вероятность эффективного, активного и пассивного поведения, наличие голосовых реакций, дефекаций и мочеиспусканий, знаковые контакты (игровые, агрессивные). Всего проведено 24 опыта.

Во второй серии экспериментов моделирование эмоционального стресса осуществлялось с помощью двухчасовой иммобилизации обезьян. Перед процедурой животных помещали в общие клетки группами по 3 особи для установления внутригрупповых отношений. Только после этого проводилась иммобилизация животного. В опытах участвовали половозрелые самцы павианов-гамадрилов и макак-резусов (по 3 особи каждого вида). Самцов (без наркоза) фиксировали горизонтально, спиной к деревянным щитам на глазах у стада. Такое положение является мощным нервно-эмоциональным раздражителем для обезьян, приводящим к развитию стресс-реакции [1, 26]. В первые 2 часа после процедуры регистрировали поведение самца с помощью временных и частотных матриц. Частотный метод – число элементов поведения за 30 минут наблюдения; временной – регистрация поведения каждой особи через 5 секунд в течение получаса [2]. Для анализа материала использовались количественные оценки разных форм поведения: кю-факторный анализ, коэффициент ранговой корреляции по Спирману, метод Стьюдента.

Результаты исследования. Перед опытами в условиях конкурентного пищедобывания обезьян содержали в вольере смешанными группами по 3 особи для стабилизации иерархических отношений в пределах микрогруппы. Установлена ранговая разнокачественность особей в отношении к пище: первой поедала пищу самка павиана Альфа, которую у неё иногда результативно оспаривала другая самка павиана – Бета. Самец макака-резус Гамма 1 был оттесняем в дальний угол клетки самками павианов и приближался к пище только после их полного насыщения. В другой вольерной клетке содержались 2 самца павианов и 1 самец макак-резусов. В этой микрогруппе социальный статус в отношении к пище распределялся соответственно: Альфа и Бета – самцы павианов, Гамма 2 – самец макак-резусов.

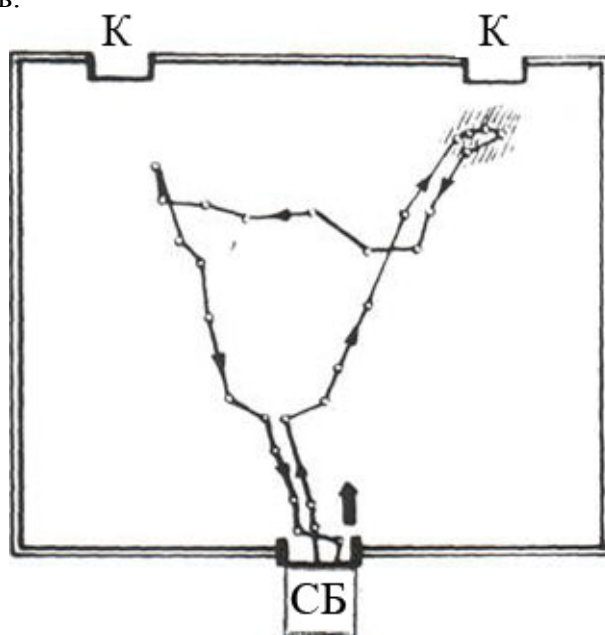


Рис. 1. Схема экспериментальной установки для изучения конкурентного поведения обезьян при выполнении инструментальной реакции пищедобывания.

Примечание: К – кормушки; СБ – стартовый блок; стрелки – путь перемещения обезьян в экспериментальной камере.

В условиях наименьшей конкуренции, при одновременном подкреплении из двух кормушек, в парах доминант – субдоминант, независимо от биологического вида и пола животного, устанавливалось относительное равенство в овладении приманкой (рис. 2 а, б). Каждая особь в данных условиях эксперимента могла подкрепляться дважды, что составляет 200%. Соотношение подкреплений в паре между обезьянами Альфа и Бета составляло 102,7% и 97,3% соответственно. В другой паре особей Альфа и Гамма распределение подкреплений было примерно такое же: 99,7% и 98% (в некоторых случаях доминант и сам не брал пищу, и не позволял субдоминантной особи).

Совершенно иначе складывались взаимоотношения в паре между двумя субдоминантными особями (рис. 2 в). Активность обезьяны Бета значительно (в 1,7 раза) превышала активность Гаммы 1. Среднее число подкреплений между Бетой и Гаммой 1 составляло 128,3% и 71,7%. На рис. 3 видно, что та же тенденция, но более чётко выраженная, отмечалась между 2-мя низкоранговыми субдоминантами – Гаммой 1 и Гаммой 2 (159% и 41% соответственно). Таким образом, даже в условиях наименьшей конкуренции, в паре субдоминантных особей резко нарушено равновесие сторон при пищевом подкреплении.

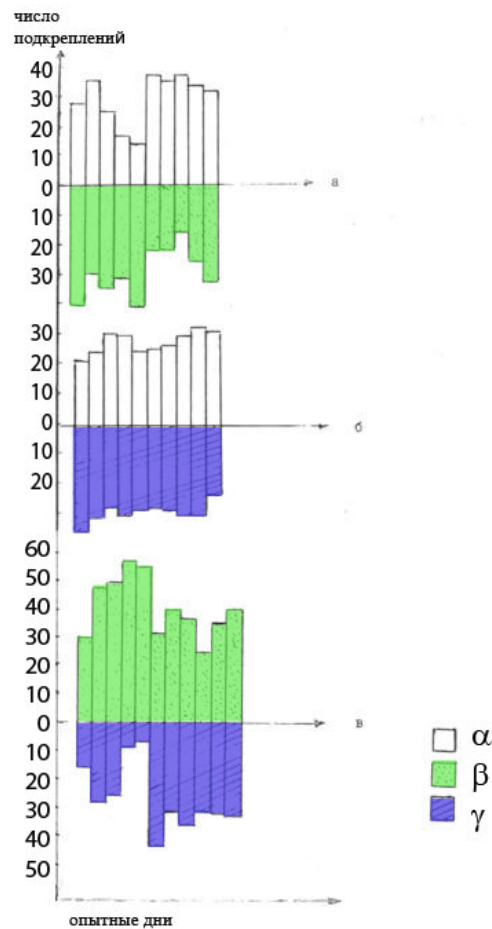


Рис. 2. Динамика правильного выбора двух кормушек из двух для пары обезьян.

Примечание: а – обезьяны Альфа и Бета; б – Альфа и Гамма; в – Бета и Гамма. По оси абсцисс – номер опыта, по оси ординат – число подкреплений для каждой особи.

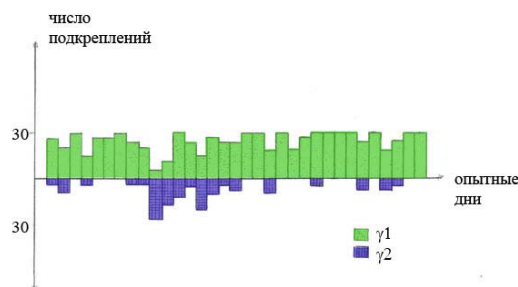


Рис. 3. Динамика правильного выбора двух кормушек из двух для пары низкоранговых обезьян.

Примечание: Гамма 1 – самец павиана-гамадрила; Гамма 2 – самец макаки-резуса. По оси абсцисс – номер опыта; по оси ординат – число подкреплений.

В следующей серии экспериментов с выбором одной заряженной кормушки из двух условия конкуренции за овладение приманкой ужесточались: уменьшалась возможность подкрепления для каждой из конкурирующих особей (100% уровень вместо 200%), тем самым усиливалось нервно-мышечное и эмоциональное напряжение. В этих условиях эффективность деятельности каждой обезьяны снижалась: уменьшался процент пра-

вильных решений и увеличивалось число ошибок в индивидуальном опыте. Для особей Альфа – 90% и 10%; Бета – 65% и 35%; Гамма 1 – 80% и 20%; Гамма 2 – 85% и 15% соответственно. Характер отношений между членами пары резко менялся. Устанавливалась чётко выраженная конкуренция между лидером – особью Альфа – и другими субдоминантами. Подчинённые обезьяны могли подкрепляться ровно настолько, насколько это позволяла доминантная особь: для обезьяны Бета подкрепление составляло 37%; для Гамма 1 – 30%; для Гамма 2 – 28%. В случае взаимодействия двух субдоминантных особей (Бета и Гамма 1, а также Бета и Гамма 2) устанавливались новые определённые отношения «доминант – субдоминант» (89% – 11%, а также 91% – 9% соответственно). Во всех парах подопытных животных в условиях жёсткой конкуренции за пищу увеличивалось количество локомоторных движений, агрессивных-контактных элементов, вокализаций, мочеиспусканий. Поведенческая парадигма доминантной особи оставалась неизменной.

Для субдоминантных животных характерно изменение линии реагирования, а именно перебор стратегий поведения. В одном варианте наблюдалась смещённая активность: реализация инструментальной реакции пищедобывания у заведомо пустой кормушки или у кормушки, из которой только что изъята пища. В другом варианте регистрировался отказ животного возвращаться в стартовый блок или уходить от кормушек. В третьем – использование ошибки доминанта: из оставшейся заряженной кормушки извлекалось подкрепление, за которое со стороны лидера тут же следовало наказание и отнятие пищи. В четвёртом варианте имел место отказ животного выходить из стартовой камеры. Такое поведение было характерно особенно для подчинённых особей павианов. Так, у самки павиана-гаммадрила Беты в ходе одного из экспериментов произошло резкое нарушение локомоций задних конечностей. Восстановительный период в этом случае продолжался 5 дней. Таким образом, результаты этой серии опытов показали, что, независимо от вида обезьян, чем ближе ранги конкурирующих особей, тем выше конкуренция, особенно резко она выражена между самыми низкоранговыми животными: соотношение подкреплений от 1:1,6 до 1:7. Вероятно, это следствие начала формирования новых иерархических рангов.

В ходе дальнейших исследований по ужесточению условий конкуренции и усилению стрессовых воздействий в схему эксперимента вводилась временная задержка между сигналом и возможностью подкрепления от 4 секунд до 4 минут. Небольшие интервалы времени (от 4 до 60 секунд) практически не сказывались на успешности выполнения опытной задачи доминантной особью. Правильный выбор составлял 85%-90%. Увеличение времени задержки подкрепления до 2-2,5 минут вызывало, прежде всего у лидирующей особи, изменение характера поведения: устанавливался либо латерализованный выбор одной и той же кормушки, либо челночное их чередование. В этом случае число подкреплений не опускалось ниже 50%. Эта ситуация значительно облегчала положение подчинённым особям, так как возможность подкрепления у них увеличивалась (до 20%). Однако именно это обстоятельство вызывало рост агрессивности доминанта к напарнику в виде участвующих драк, покусываний, криков, отнятия пищи.

На следующем этапе опытов увеличивалось время отсрочки подкрепления до 4 минут, что усиливало нервно-эмоциональное напряжение взаимоотношений особей в паре – возрастала сила конфликтов, которые, в большинстве случаев, заканчивались полным отказом от участия в эксперименте обеих обезьян. Таким образом, фактор задержки подкрепления (особенно длительные интервалы времени) обострял напряжённость между обезьянами в конкуренции за корм. Наибольшие отклонения в поведении наблюдались у доминантной особи, что свидетельствует о более высокой адаптивности субдоминантных животных к крайне сложным стрессовым ситуациям.

Во второй серии экспериментов по моделированию острого эмоционального стресса самцов павианов перед иммобилизацией предварительно помещали в вольерные клет-

ки группами по 3 особи для стабилизации внутригрупповых отношений. Только после этого периода проводилось экспериментальное тестирование социальных рангов обезьян в группе с помощью таких поведенческих параметров, как частота и направленность груминга, агрессии, подставлений, очерёдность подхода к корму. Иммобилизация самца-доминанта происходила на глазах у подчинённых особей, что являлось мощным стрессовым фактором. Сразу после иммобилизации доминанта возвращали в вольерную клетку к собственной группе и в течение двух часов регистрировали групповое и индивидуальное поведение. Оказалось, что внутригрупповые отношения были резко нарушены: изменялась система жёсткой иерархии, отсутствовал груминг и проявление доминантности, наблюдалась общая заторможенность, скованность поз. В группе отмечалось снижение агрессивности, за счёт смещённой активности в виде почёсывания, покусывания собственной лапы или жевания губы, маятникообразные движения головой.

Индивидуальное поведение каждого животного, находящегося в стационарной клетке, также менялось. Оно выражалось в снижении локомоторной активности – продолжительном сидении или лежании, а также поглощении пищи в лежачем положении. У павианов средних социальных рангов поведение изменялось существенней, чем у доминанта и самого низкорангового животного (табл. 1). Макаки-резусы более устойчивы к стрессу, чем павианы-гамадрилы, так как их поведение нормализовалось уже через 36 часов после иммобилизации, в отличие от 72 часов, необходимых павианам.

Анализ результатов. Приведённые результаты получены при исследовании поведенческого ответа у обезьян разного социального ранга и вида. Наличие жёсткой социальной иерархии в отношениях между особями в популяциях высших и низших антропоидов выражалось, прежде всего, в существовании приоритета или «права сильного» в отношении поедания пищи, особенно в условиях ограниченных пищевых ресурсов [8]. Однако этот вопрос является, несомненно, более сложным и не может решаться однозначно для всех условий существования приматов. Такие моменты экспериментальной ситуации, как степень напряжения при конкуренции за пищу и непродолжительная иммобилизация животного являлись сильными нервно-эмоциональными факторами.

Таблица 1

Частота проявления некоторых форм поведения павианов-гамадрилов в норме и после иммобилизации у доминантной (Д) и субдоминантной (СД) особях среднего ранга в %% от общей активности

Поведение	Норма		Стресс		Через 2 часа		Через сутки	
	Д	СД	Д	СД	Д	СД	Д	СД
Отдых	36,25	29,23	-	-	48,74	51,26	27,38	43,78
Локомоции	2,45	5,37	6,29	9,46	6,23	19,63	2,61	7,89
Питание	0,60	0,70	-	-	2,41	3,52	2,38	1,36
Дружелюбное	8,92	14,42	-	-	10,31	10,01	4,52	12,31
Агрессивное	44,33	10,78	13,65	2,50	29,43	4,50	58,56	5,85
Замещающее	-	7,54	53,28	9,82	2,37	11,45	-	8,33
Другие формы	7,45	31,96	26,78	78,2	0,51	-	4,55	20,18

В первой серии опытов по конкурентному пищедобыванию величина стрессирующего воздействия при предъявлении пары заряженных приманкой кормушек двум обезьянам была существенно ниже, чем при выборе одной кормушки из двух. В условиях высокой вероятности подкрепления в паре животных с чётко установленным статусом, независимо от вида, субдоминант имел почти равную возможность овладения приманкой, наряду с лидирующей особью (рис. 2 а, б).

Деятельность подчинённых обезьян в этом случае полностью зависела от эффективности деятельности доминанта. И только между двумя субдоминантными животными возникала высокая степень эмоционального напряжения, несмотря на достаточность предъявляемого пищевого подкрепления. Такой эффект обусловлен началом установки рангов в микрогруппе обезьян в новой ситуации (рис. 2 в).

Введение в эксперимент условий, ограничивающих пищевые ресурсы (выбор одной кормушки из двух) и затрудняющих доступ к ним (длительные задержки подкрепления), стало мощным стрессирующим фактором, изменившим не только поведение каждой особи, но и взаимоотношения между ними. При выборе одной кормушки из двух в отношениях «доминант – субдоминант» паритет подкрепления не сохранялся, а проявлялось отчётливое преимущество лидирующей особи. Подчинённое животное вынуждено было всё время менять тактику своего поведения, перебирая различные варианты. В этих же условиях между двумя субдоминантными особями усиливался накал конкуренции. Он выразился в увеличенной латерализации характера подкрепления по сравнению с ситуацией выбора двух кормушек из двух. Непродолжительные задержки подкрепления до двух минут существенно дифференцировали характер индивидуального поведения обезьян. Доминантное животное, не справляясь с экспериментальной ситуацией, предпочитало для себя простейший вариант – латерализованный выбор кормушек, что, в свою очередь, способствовало эффективности пищедобывания субдоминантного животного. Однако именно это обстоятельство стимулировало усиление агрессии лидера по отношению к подчинённой особи. У последней отмечалось наиболее сильное отклонение поведения от нормы – смещённая активность, вокализации, мочеиспускания. Всё это может свидетельствовать о низкой адаптивности к стрессу животных с низким статусом. Длительные интервалы задержек подкрепления (до 4 минут) настолько обостряли конфликтную ситуацию в паре обезьян, что у обеих наступал полный отказ от выполнения экспериментальной задачи.

Поведение конкурирующей пары животных в стрессовых условиях опыта выявило их видовую специфику. У павианов (даже самок, которые резистентны к стрессу больше, чем самцы) фиксировались значительные отклонения поведения: от высокой двигательной, вокализационной активности до резкого нарушения локомоций. Макаки-резусы, обладающие гибкой системой ранговых отношений, лучше адаптировались в конфликтной ситуации [9; 10, 623; 2].

Изучение поведения обезьян в условиях моделирования стресса путём иммобилизации особей показало также видовую разнокачественность животных. Макаки-резусы значительно устойчивее к экстремальным факторам, чем павианы-гамадрилы: восстановление уровня поведения до нормы у них проходило в более короткие сроки (36 и 72 часа соответственно). Эти факты свидетельствуют о том, что способность к переживанию стресса связана с типом социальной организации вида. Кроме того, показана зависимость устойчивости к стрессу также и от иерархического статуса особи: легче эмоционально напряжённые ситуации переносят самые высоко- и низкоранговые самцы.

Таким образом, изучение поведения обезьян в стрессовом и раннем постстрессовом периоде выявило неодинаковую резистентность, связанную с социальным статусом и видом. Однако следует учитывать, что взаимосвязь обезьян в микрогруппах приводит

к модификации поведения не только особи, подвергнутой воздействию повреждающего фактора, но и другого партнёра – члена группы. В зависимости от социального ранга обезьяны в группе эффект может быть различным. Причиной этого является связь функционального состояния особи с социально-иерархической структурой микро- и макро-популяций.

Вывод. Степень эмоционального напряжения при конкуренции и длительный диапазон оперативного удержания информации, а также непродолжительная иммобилизация павианов-гамадрилов и макак-резусов являются теми факторами, которые вызывают стрессовые состояния у обезьян. Специфичность реагирования в этих условиях зависела от вида и социального статуса приматов.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Бутовская М.Л., Дерягина М.А., Чалян В.Г., Чирков А.М., Старцев В.Г. Этологические аспекты изучения моделей острого эмоционального стресса у обезьян // Матлы Всес. научн. конф. «Использование моделей патологических состояний при поиске биологически активных препаратов». М., 1983. Ч.1.
2. Дерягина М.А. Эволюция поведения приматов (этологический подход к проблемам антропосоциогенеза) / Автореферат диссертации... докт. биол. наук. М., 1997.
3. Кения В.М. Формирование взаимозависимых пищедобывательных реакций у низших обезьян. ЖВНД, 1984. Т.2. В.4.
4. Китаев-Смык Л.А. Психология стресса. М., 1983.
5. Кортнетов А.Н., Самохвалов В.П., Коробов А.А. Этология в психиатрии. Киев, 2001.
6. Моисеева Л.А. О взаимоотношениях низших антропоидов в микрогруппах переменного состава при пищедобывании / Физиол. ж. 1992. Т. 8. В. 7.
7. Моисеева Л.А. О видовой и ранговой устойчивости обезьян к стрессовым воздействиям // Сб.: Адаптация организма к неблагоприятным условиям среды обитания. СПб, 2002.
8. Щербатых Ю.В. Психология стресса. М.: Эксмо, 2006.
9. Kummer H. Primate societies Group techniques of ecological adaption. Chicago, 1971.
10. Vessey S.H. Dominance among rhesus monkeys // Political Psychology. 1994. N. 5.