

На правах рукописи

Попов Сергей Владиленович

**МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ:
РОЛЬ СТРЕССА И НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ СРЕДЫ.**

Специальность 03.02.04 – зоология

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва

2011

Работа выполнена в отделе научных исследований ГУК «Московский зоологический парк».

Официальные оппоненты:

профессор, доктор биологических наук Е.Н. Панов

доктор биологических наук И.И. Полетаева

профессор, доктор биологических наук Ю.А.Дубровский

Ведущее учреждение:

Учреждение Российской Академии медицинских наук НИИ Нормальной физиологии им. П.К. Анохина РАМН

Защита диссертации состоится 17 мая 2011 года в 14 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук в УРАН Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33
email: admin@sevin.ru, www.sevin.ru.

Телефон/факс: (495) 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан апреля 2011 года

Ученый секретарь

Диссертационного Совета

Кандидат биологических наук

Кацман Е.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы.

В дисциплинах, занятых изучением поведения, просматривается очевидная дихотомия. С одной стороны поведенческая экология и социобиология преследуют цель раскрытия механизмов эволюции поведения, на основе анализа результатов проявления конкретных форм поведения. Здесь не придают большого значения вопросам о побудительных мотивах и непосредственных механизмах, вызвавших данные проявления. В рамках этого направления сложилась точка зрения, согласно которой при изучении эволюции поведения непосредственными побудительными мотивами и проксимальными механизмами поведения можно пренебречь, поскольку селективную выгоду дают лишь результаты действия этих механизмов. Еще меньше внимания привлекают при таком подходе неспецифические непосредственные механизмы, управляющие не конкретными формами поведения, а динамикой фонового состояния организма (такого, например, как стресс). То же можно сказать в отношении факторов внешней среды, влияющих на эти механизмы (один из важнейших факторов такого рода - неопределенность). Однако поведенческая организация животного направлена на непосредственные цели, которые только лишь коррелятивно связаны с основными функциями поведения (Wechsler, 1995). Без учета действия непосредственных механизмов оказывается крайне трудно, а часто и невозможно, оценить все результаты того или иного поведения. Этим вызваны многие известные трудности «зоологических» наук, изучающих поведение. В частности, попытки анализа «биологических преимуществ» напрямую (минуя проксимальные механизмы их формирования) вызывают серьезные проблемы, особенно заметные при рассмотрении социальной жизни животных. (Попов, 2006). С другой стороны, основной предмет психологических психо-физиологических исследований – процессы внутри организма, которые обуславливают поведение, и, таким образом выступают в роли его непосредственных механизмов. Но в рамках этих работ мало внимания уделяют результатам поведения и практически не рассматриваются эволюционные механизмы.

Несмотря на очевидную комплиментарность этих двух направлений, примеры междисциплинарного подхода и попытки построения объяснительных схем, учитывающих действие как непосредственных мотивов, так и эволюционных механизмов, обеспечивающих адаптивность поведения, крайне редки.

Имея все это в виду, приходится признать, что насущная задача современной науки о поведении – это формулирование гипотез, которые описывали бы наиболее общие проксимальные механизмы. Именно действие общих законов и правил отличает целостную систему от несвязного конгломерата разнородных частей. Можно ожидать, что такого рода гипотезы позволят выявить связи между

поведенческими проявлениями разных уровней и модальностей, т.е. вернуть исследованиям поведения целостный подход и разрешить ряд сложных связанных с поведением проблем теории эволюции.

Отсутствие в рамках зоологических наук разработанных объяснительных схем действия неспецифических непосредственных механизмов поведения, помимо прочего, означает отсутствие теоретической основы для попыток управления поведением и, в частности, для коррекции нарушений поведения диких животных в условиях неволи. Таким образом эта ситуация порождает не только теоретические, но и практические проблемы.

Цель и задачи исследования:

Цель работы: исследовать действие непосредственных механизмов поведения, с учетом влияния неопределенности внешней среды на чувствительность особи к поступающим из этой среды стимулам. Построить модель действия таких механизмов и оценить ее работоспособность и прогностическую силу при решении теоретических и практических проблем поведения млекопитающих.

Для достижения цели решались следующие задачи:

1. Проанализировать и обобщить имеющиеся подходы к анализу непосредственных побудительных мотивов поведения, определить содержание основных понятий, используемых в работе.
2. Построить обладающую прогностической силой модель действия неспецифических механизмов поведения, которые могли бы служить признаками, меняющимися в ходе эволюции и не зависеть от конкретной формы активности или таксономического положения индивида.
3. Проверить работоспособность модели при решении теоретических и практических проблем поведения млекопитающих, в частности:
 - при исследовании механизмов социального поведения;
 - при анализе видовой специфики исследовательского поведения;
 - при решении задачи нормализации поведения млекопитающих в условиях неволи.
4. Определить сферу действия и возможности критической проверки (фальсификации) модели.

Положения, выносимые на защиту:

- Оптимальный уровень стимуляции и соответствующий оптимальный уровень стресса имеют не только ситуационную и индивидуальную, но и *видовую* специфику.
- Животные способны изменять свою *чувствительность* к внешним стимулам, воздействуя на степень *неопределенности* этих стимулов и среды в целом.

- Поведение, которое приближает уровень стресса особи к оптимальным значениям, связано с улучшением эмоционального фона (т.е. *мотивировано*) и *адаптивно*, поскольку обеспечивает максимальную эффективность деятельности и снижает повреждающее действие дистресса.
- Универсальный непосредственный механизм *оптимизации уровня стресса* – это способность животного манипулировать составляющими неопределенности среды – предсказуемостью и возможностями контроля. Соответственно *регуляция* этих показателей – реальная *функция* многих проявлений поведения разных модальностей и на разных уровнях.
- Если уровень стресса близок к оптимуму, то в ответ на изменения неопределенности внешней среды можно ожидать поведения, *компенсирующего* эти изменения (т.е. возвращающие уровень стресса к оптимуму).
- Социальные связи между животными, независимо от своей модальности, снижают степень неопределенности социальной среды и, таким образом, играют роль *стресс-протектора*. Правомерно рассматривать усиление социальных связей, как *адаптацию к повышению стрессогенности внешней среды*.
- Соотношение реального и оптимального уровней стресса – ведущий фактор, влияющий на *интенсивность исследовательской активности*
- Максимальное *благополучие* животных при содержании их в неволе достигается при *оптимальном уровне стресса*. Это положение лежит в основе выбора методов коррекции поведения.
- Модель «Оптимизации уровня стресса» не является альтернативной по отношению к имеющимся концепциям непосредственных механизмов поведения – она *не заменяет, а дополняет* эти объяснительные схемы.

Большинство этих положений опубликованы и обсуждались на ряде научных конференций:

Научная новизна.

Оптимизация уровня стресса впервые рассматривается как самостоятельная функция и одновременно важный неспецифический мотив поведения.

Предложен новый поведенческий механизм оптимизации уровня стресса – поведение, влияющее на воспринимаемую животным степень неопределенности среды.

Разработана модель действия механизмов оптимизации уровня стресса, позволяющая предсказывать характер поведенческого ответа на конкретные изменения среды и анализировать неспецифические адаптивные выигрыши различных форм поведения.

На основании разработанной модели предложены новые представления о неспецифической адаптивности социальных связей и механизмах исследовательского поведения.

Использование модели оптимизации позволило предложить новые объяснения ряда сложных феноменов поведения.

Практическая ценность работы.

Предложенная модель создает теоретические основы для управления поведением животных. В частности, на основе модели в Московском зоопарке разработана и применяется на практике система мер по нормализации поведения животных в неволе.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены и обсуждались на 17 научных форумах, в том числе:
на 3-7 Съездах Всесоюзного (после 1991 г – Всероссийского) Териологического Общества (на 6-м Съезде – пленарный доклад)
на третьей и четвертой Всесоюзной (Всероссийской) Конференциях по поведению (на четвертой конференции – пленарный доклад)
на втором и третьем Всесоюзных совещаниях по песчанкам
на первой и второй Всероссийских конференциях «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (пленарные доклады)
на 5-й международной конференции "Rodents & Spatium" (1995, Марокко)
на съезде Ассоциации исследователей поведения (ASAB, 1995, Нидерланды)
на международной конференции "Hierarchy and Power in the History of Civilizations" (2000, Москва)
на 4-м Европейском Конгрессе по млекопитающим (2003, Чехия)
на международной конференции «Animals, zoos & conservation» (2006, Польша)
на 8-й международной конференции «International Conference on Environmental Enrichment» (2007, Австрия, пленарный доклад),
кроме того, неоднократно докладывались и обсуждались на Московском этологическом семинаре, на семинарах лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН, лаборатории нейробиологии памяти Института нормальной физиологии им. П.К.Анохина РАМН и Отдела научных исследований Московского зоопарка.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 55 научных работы, из них 17 в журналах из списка ВАК, 23 статьи в сборниках, одна коллективная монография и 14 тезисов отечественных и зарубежных конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и выводов. Текст диссертации изложен на 262 страницах. Список цитируемой литературы состоит из 770 работ, в том числе 149 на русском и 621 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 8 таблицами и 27 рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении обосновывается актуальность исследования, формулируются цели и задачи. Кроме того, в этой части работы раскрываются примененные методологические подходы и приводится объем использованного в работе оригинального материала. Дается обоснование применения дедуктивного подхода для понимания сложных, многоуровневых систем. Он необходим для получения новых знаний путем выводов из принятых общих положений. На основании этих выводов затем дается формулировка все более и более частных следствий, которые могут быть экспериментально проверены. В задачи автора при таком подходе входит, во-первых, показать логическую непротиворечивость своей теории, во-вторых, доказать ее содержательность, т.е. показать, что, не вступая в противоречие с известными фактами, теория объясняет более широкий круг явлений, чем другие теории, оперирующие теми же фактами или объясняющие те же явления. Наконец, автор должен в явном виде обозначить возможности фальсификации (проверки с целью опровержения) своей теории. Именно такой дедуктивный, подход был положен в основу настоящей работы. Схема работы включала в себя построение дедуктивных выводов из имеющихся научных фактов и гипотез; разработка на основе этих выводов оригинальной модели и затем проверка того, насколько предлагаемая модель а) позволяет осмыслить имеющийся у автора оригинальный материал, б) дает возможные решения проблем, имеющихся в общепризнанных на сегодняшний день теориях, в) обладает предсказательной силой, позволяющей на основании исходных данных предвидеть ход развития событий и/или оказывать на него влияние.

В соответствии с принятой методологией собранный различными методами оригинальный фактический материал используется для демонстрации объяснительных возможностей выдвинутых теоретических положений. Этот материал включает в себя результаты многолетних сравнительных исследований поведения представителей семейства песчанок (*Rodenta, Gerbelinae*), а также данные, полученные автором и его коллегами из лаборатории этологии отдела научных исследований Московского зоопарка при изучении проблемы поведенческой адаптации млекопитающих к условиям неволи. Объем и характер оригинального материала представлен в таблице 1.

Сведения о конкретных применявшихся при сборе и анализе данных методах даются в соответствующих разделах работы.

Таблица 1. Объем использованного в работе оригинального материала.

Направление	Объекты	Период	Число публикаций
Социальное поведение и социальные структуры	песчанки, пищухи, песцы	1979-2007	17(7)
Индивидуальные и видовые особенности исследовательского поведения и научения	песчанки	1986-2009	6(3)
Адаптации поведения животных в неволе	грызуны, хищные, приматы, прыгунчики.	1982-2009	13(1)
Теоретические проблемы поведения		1986-2010	19(6)
ИТОГО:	Млекопитающие: 5 отрядов, 10 семейств, 19 родов 42 видов	1979-2010	55(17) в скобках – публикации в журналах списка ВАК

ГЛАВА 1. ОПРЕДЕЛЕНИЯ И АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ.

Глава посвящена анализу (установке содержания и связей) и определению тех основных понятий, которые будут затем использованы в работе.

Поведение определяется, как *поддающиеся внешнему наблюдению проявления состояния объекта во времени*, при этом под состоянием подразумевается мотивационно-эмоциональное состояние. Приводится анализ возможных подходов к описанию поведения. В качестве непосредственных (проксимальных) механизмов поведения рассматриваются механизмы, определяющие изменения состояния животных. Предлагаемая классификация непосредственных побудительных механизмов поведения основана на характере действующих стимулов и на доступном времени для реакции. В случае если действуют специфические стимулы, которые вызывают готовые поведенческие программы, - работают «рефлекторные» механизмы; в других случаях при дефиците времени работают механизмы «подгонки состояния», при наличии времени могут, кроме того, включаться механизмы «когнитивного планирования».

В литературе встречаются четыре различных понимания термина «*стресс*». Брум и Джонсон (Broom, Johnson, 1993) и их последователи называют «стрессом» неблагоприятное, воздействие на организм, которое оказывают стрессирующие стимулы - «стрессоры» (McGrath 1982), но не дают критериев, позволяющих отличить «стресс» от «не стресса». Все остальные подходы рассматривают «стресс» не как воздействие, а как реакцию или состояние организма. В некоторых психологических доктринах «стрессом» называют субъективное переживание любых сильных ощущений (Adam, Van Wieringen, 1988). Однако, в таком понимании «стресс» приложим только к исследованиям на людях, поскольку может быть оценен только по их отчетам (см Matthews et al., 1997). Классическое

понимание термина «стресс», введенное Гансом Селье, рассматривает стресс, как «состояние, проявляющееся в синдроме, состоящем из всех неспецифических вызванных изменений в биологических системах» (Selye, 1956, с. 64). В качестве стадий стресс-реакции Селье выделял «эустресс» или «полезный стресс», когда реакция способствует успешной адаптации организма, и «дистресс», когда внешнее воздействие, а сама реакция стресса оказывается причиной заболевания и даже гибели организма (Селье, 1979). Стало общим местом отождествлять стресс «по Селье» с адренокортикальной активностью и оценивать уровень стресса по концентрации кортикостероидов. В действительности адренокортикальная активность - только часть проявлений стресса, а адаптивный ответ на стрессирующую ситуацию в принципе возможен без какого-либо повышения адрено-кортикальной активности. (Von Holst, 1998). Стресс резко повышает защитные силы организма, позволяя ему справиться с проблемами или болезнью. В этом смысле несомненно положительное влияние стресса как активатора защитных сил организма (Меересон, 1981; Китаев-Смык, 1983; Moberg, 1996; Жуков, 1997).

Последний, четвертый, подход к стрессу обусловлен тем, что, как оказалось, психологическая (эмоциональная) компонента является неотъемлемым звеном стресс-реакции, и, более того, определяет специфику этого «неспецифического» ответа на действие «вызовов среды», а «...подъем уровня кортикостероидов не связан с какими-либо специфическими реакциями, а скорее отражает сравнительно неспецифическое состояние общего эмоционального возбуждения» (Mason, 1968, с.596). Эти данные легли в основу теории стресса, как когнитивной активации (Ursin, Eriksen, 2004), основные положения которой иллюстрирует рисунок 1.

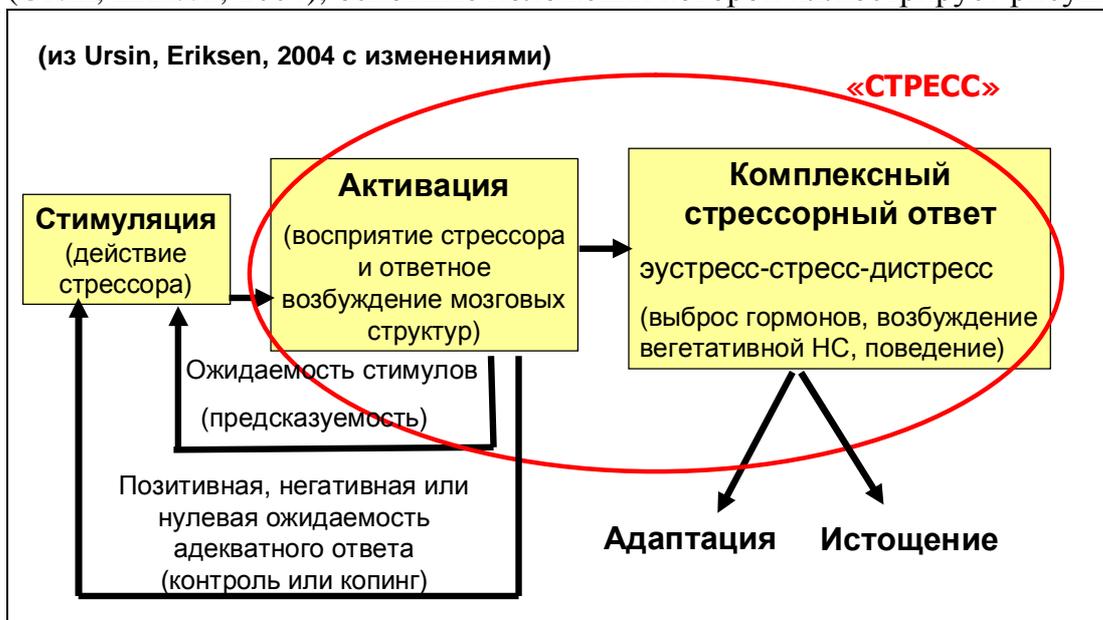


Рисунок 1. Схема Теории стресса, как когнитивной активации.

В соответствии с теорией стресса, как когнитивной активации *«стресс» это - активация регулирующих мозговых структур и вызванная ей неспецифическая физиологическая реакция организма; а «уровень стресса» -*

степень этой активации. Измерения стресса проводятся по любому (а лучше по нескольким одновременно) из показателей «стрессорной реакции». Мы принимаем это определение в своей работе и формулируем три важных положения, которые будут использованы в дальнейших построениях 1) уровень стрессорного ответа определяется уровнем активации; 2) определенный уровень стресса есть у всех организмов, имеющих активные регулирующие структуры мозга; 3) сила активации (а значит и стресса) рассматривается как функция не только количества и силы внешней стимуляции, но и чувствительности к поступающим стимулам. Принятое определение позволяет в дальнейшем при анализе литературных источников ставить знак равенства между «активацией» и «стрессом», имея в виду, что «активация» - это неразрывно связанный со «стрессорным ответом» компонент стресса, обуславливающий уровень стресса.

Второе центральное понятие работы – **неопределенность среды**, рассматривается, как **субъективное восприятие вероятности наступления значимых для субъекта событий.** Важно подчеркнуть, что, несомненно, существует и объективная неопределенность, но на поведение влияет именно ее субъективное восприятие. Неопределенность складывается из двух, самостоятельных, хотя и зависимых, факторов: предсказуемости - оценки вероятности поступления значимых стимулов, и возможности контроля - оценки собственной способности адекватно реагировать на эти стимулы.

ГЛАВА 2. СТРЕМЛЕНИЕ К ОПТИМУМУ СТРЕССА, КАК НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ МОТИВАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ. МОДЕЛЬ «ОПТИМИЗАЦИИ УРОВНЯ СТРЕССА»

2.1 Оптимум активации, его связь со стрессом и стимуляцией.

Концепция, известная, как закон Йеркса-Додсона (Yerks, Dodson, 1908), утверждает, что **каждый вид активности живого существа наилучшим образом проявляется при определенном (оптимальном) уровне активации.** На физиологическом уровне оптимуму активации соответствует уровень стрессорного ответа, который так же может быть назван оптимальным для данной ситуации. При сильном отклонении от оптимума в меньшую сторону происходит общее торможение, затрудняющее необходимую активность. Отклонение в большую сторону – это острый стресс, а при продолжительном отклонении – дистресс с их разрушительными для организма последствиями (рисунок 2).

В течение XX века закон Йеркса-Додсона неоднократно подвергался проверкам и послужил основой для многих психологических практик.

Позже закон был дополнен положением Дональда Хебба и Кларенса Лейба, согласно которому **оптимальный уровень возбуждения достигается при оптимальном уровне стимуляции** (Hebb, 1955; Leuba, 1955). При этом между интенсивностью стимуляции и силой возбуждения подразумевалась линейная зависимость.

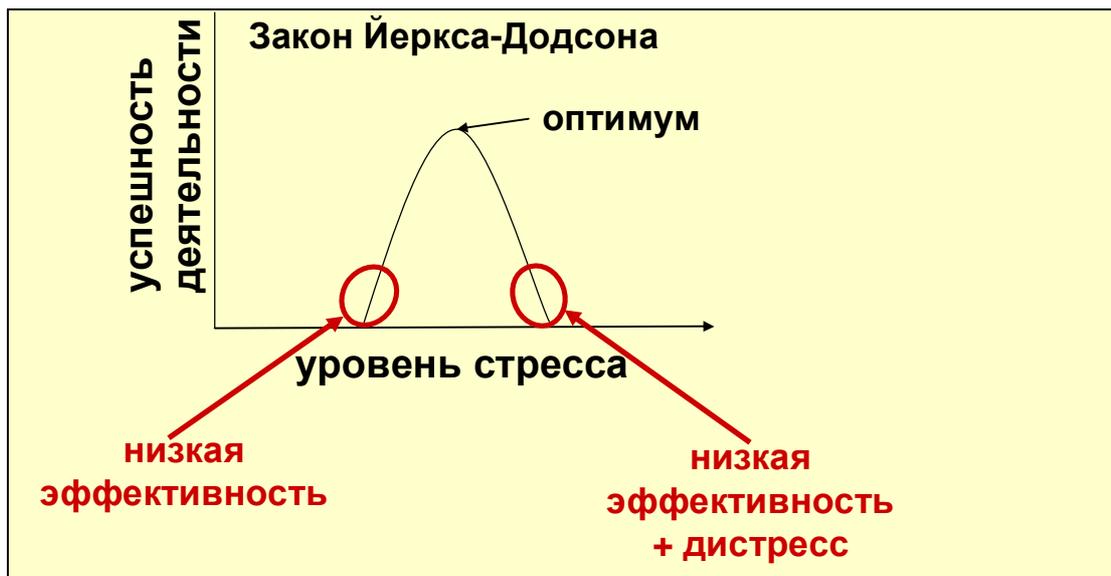


Рисунок 2. Закон Йеркса-Додсона.

2.2 Факторы, влияющие на параметры кривой Йеркса-Додсона: внешняя среда, индивидуальность, видовая принадлежность.

Показана и изучена (Рождественская, 1973, 1980; Стреляу, 1982; Brush et al., 1985 и др.) индивидуальная (связанная с типом нервной системы) и ситуационная (связанная с типом решаемой задачи) изменчивость оптимальных значений уровня стресса. Сравнительно-видовые исследования оптимума стресса проводятся значительно реже. Между тем вопрос о наличии видоспецифических различий показателей оптимума представляет большой интерес для развиваемой нами концепции. Непосредственные измерения оптимума, как «уровня активации, который обеспечивает максимальную эффективность реакции», разработанные для человека (Немчин, 1983; Nelson, Luciana, 2001), практически непригодны для исследований животных в условиях свободного поведения. Однако, на основе данных о том, что животные предпочитают условия, при которых стресс приближается к оптимальным показателям, допустимо оценивать межвидовые различия оптимума, ориентируясь на различия в предпочитаемых условиях. Косвенно на различия оптимальных показателей стресса указывают также различия эффектов близких по интенсивности воздействий и различия степени воздействия (стимуляции), необходимые для достижения однотипного эффекта.

В исследованиях на приматах (Mason, 1978; Mendoza, Mason, 1989; Mason et al., 1993) и грызунах (Попов, 1988; Гольцман и др., 1994; Попов, Чабовский 1995, 2005) обнаружены межвидовые различия в реакции на изменения плотности социальной среды. Наши исследования полового поведения песчанок (Gerbillinae) показали межвидовые различия количества генитальной стимуляции, необходимой самцам для достижения эякуляции (Попов, Ильченко, 2005), а наблюдения за

поведением млекопитающих, экспонируемых в Московском зоопарке, свидетельствуют о четких межвидовых различиях реакции на увеличение числа посетителей у вольеры (Попов, Зубчанинова, 1995).

Таким образом, данные литературы и наш оригинальный материал свидетельствуют, что оптимальные показатели интенсивности внешней стимуляции и вызванного этой стимуляцией стресса имеют не только ситуационную и индивидуальную, но и видовую специфику. Дальнейший анализ показал, что такая специфика связана с межвидовыми различиями характеристик базовых психо-физиологических регуляторных структур поведения и однонаправлено проявляется в различных ситуациях (Попов, 1988 а,б).

2.3. Достижение оптимума стресса, как мотивирующий фактор.

Предположение о том, что достижение оптимального уровня активации может служить наиболее важной неспецифической мотивацией поведения, было впервые высказано Хеббом в 1955 году (Hebb, 1955). С тех пор это предположение неоднократно подвергалось экспериментальной проверке (обзор Bassett, Buchanan-Smith, 2007). Например, имеются данные, что животные активно пытаются оптимизировать уровень социальной стимуляции. У шимпанзе отмечено общее снижение частоты социальных взаимодействий в условиях скученности (Aureli, de Waal, 1995). Индийские песчанки *Meriones hurrianae* усиливают маркировочную активность в условиях низкой численности и меньше маркируют, когда плотность населения возрастает (Prakash, Idris, Soni, 1988).

Другой пример – повышение активности и концентрация ее у переднего ограждения при среднем (не слишком высоком) числе посетителей у вольера, свойственные в неволе некоторым животным, не получающим от посетителей ни подкормки, ни иной очевидной выгоды (Попов, Зубчанинова, 1995). Единственно возможное объяснение такого «бескорыстного» интереса к посетителям – попытки повысить уровень стресса за счет дополнительной стимуляции.

Эти и другие, приведенные в работе данные, позволяют рассматривать достижение или поддержание оптимального уровня стресса как сильную неспецифическую мотивацию. Для удовлетворения этой мотивации субъекты готовы платить определенную «цену» (затрачивая ресурсы, подвергаясь риску и теряя результаты прежних адаптаций). Это понятно, если принять во внимание, что следствием сильного или длительного отклонения реального уровня стресса от оптимума является не только «снижение эффективности деятельности», но и все разрушительные последствия дистресса. Отсюда следует, что все не справившиеся с оптимизацией особи должны эффективно элиминироваться естественным отбором.

Итак, мы пришли к выводу, что животные стремятся к достижению или поддержанию оптимального уровня стресса, имеющего кроме индивидуальной и ситуационной, также и видовую специфику.

2.4. Возможности изменения уровня стресса. Модель «Оптимизации»

До сих пор, рассматривая стремление к оптимуму стресса, мы, вслед за литературными источниками, имели в виду лишь одну возможность изменения этого показателя – изменение уровня стимуляции (больше и/или сильнее стимулы – выше уровень стресса и наоборот). Путь оптимизации стресса через изменения уровня внешней стимуляции широко рассматривается в этологии, как «аппетентное» поведение в случае поиска стимулов (Мак-Фарленд, 1988) и как многообразные формы поведения, связанные с избеганием определенных стимулов (Edmunds, 1974). Однако в природе достаточно обычны ситуации, когда субъект не в состоянии изменить уровень внешней стимуляции или такие изменения имеют слишком высокую «цену» (например, отказ от размножения). В таком случае уровень стресса можно оптимизировать, изменив соответствующим образом чувствительность к внешней стимуляции. Механизмы подобного изменения описывает разработанная нами модель «Оптимизации уровня стресса».

2.4.1. Зависимость действия стимулов от степени их неопределенности

Как было показано выше, при рассмотрении концепций стресса, воздействие стимулов зависит от их восприятия и обработки в центральной нервной системе. Поэтому однозначных связей между силой стимула и физиологическим ответом особи может и не быть.

Исследования физиологов второй половины XX века (Mason, 1968 a, b; Weiss, 1970, 1971a,b и др.) показали, что сила воздействия аверсивных стимулов резко увеличивается, если они неожиданны или неизбежны (животное никак не может воздействовать на ситуацию). Напротив, повышение определенности резко снижает чувствительность животного к стимулам и его подверженность патогенному действию дистресса. На сегодняшний день имеются данные, что ситуация неопределенности вызывает повышение концентрации кортикостероидов у большинства позвоночных, включая млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и костных рыб (обзор Wingfield, Ramenofsky, 1999).

На уровне субъективных мотивов эти данные хорошо дополняются Информационной теорией эмоций П.В.Симонова (Симонов, 1970), согласно которой недостаток информации для планирования дальнейшей деятельности – универсальная причина возникновения отрицательных эмоций. Более подробно этот вопрос рассматривали в своей статье Н.Г. Овсяников и Я.К. Бадридзе (Овсяников, Бадридзе, 1989), которые считали, что негативные эмоции проявляются как психологический дискомфорт, возникающий при отклонении уровня стресса от оптимума. Ощущение психологического дискомфорта побуждает индивида изменить свое состояние, что и служит мотивом различных форм поведения.

Эффект, который уровень неопределенности оказывает на чувствительность к внешней стимуляции, не зависит от типа активности и

поэтому этот эффект можно рассматривать в качестве неспецифического механизма, управляющего изменениями уровня стресса.

Животные в экспериментах воспринимали возможность контроля над своей средой как сильное подкрепление (Kavanau, 1963, 1968; Kavanau, 1963, 1968; Badia et al., 1973). Со своей стороны исследователи, рассматривавшие эволюционные механизмы, отводили контролю над внешней средой место главного адаптивного аспекта поведения (Sambrook, Buchanan-Smith, 1997).

Резюмируя предпосылки нашей работы, можно сказать, что существуют оптимальные показатели стресса, как когнитивной активации, которые обеспечивают наилучшее исполнение поведенческих программ и в то же время понижают или полностью снимают возможное повреждающее действие стрессорного ответа, т.е. достижение таких показателей имеет очевидный адаптивный смысл и дает селективные преимущества. В качестве механизма оптимизации принято рассматривать изменение уровня стимуляции, однако возможен и иной механизм – изменение чувствительности к стимулам. Этот неспецифический механизм достижения оптимума стресса может быть реализован через изменение степени неопределенности окружающей среды.

Обе эти предпосылки по отдельности достаточно хорошо изучены физиологами и психологами, а так же легли в основу соответствующих практик (например, подготовки спортсменов – Сох, 1990), но никогда ранее не объединялись в рамках одной концепции и до сих пор никак не учитываются в русле зоологических наук о поведении.

2.5.1 Модель оптимизации уровня стресса через изменения степени неопределенности среды

В основу разработанной нами модели «оптимизации уровня стресса» (Попов и др., 2006; Neprintceva et al., 2006; Popov et al. 2008) легли представления об оптимуме стресса; данные о влиянии степени неопределенности стимуляции на чувствительность к стимулам, а также свидетельства того, что снижение уровня неопределенности внешней среды может быть сильным мотивирующим фактором.

Модель включает допущение, что предсказуемость и контроль – это два различных, хотя и взаимовлияющих фактора (Dess et al., 1983). Взаимодействие этих факторов создает воспринимаемый индивидом уровень неопределенности. Сущность модели «Оптимизации» проиллюстрирована на рисунке 3.

Исходя из закона Йеркса-Додсона снижение неопределенности и следующее за ней снижение уровня стресса – это не *цель*, а *средство* достижения оптимума. Из этого закона также следует, что отклонения от оптимума возможны не только в большую сторону (именно такие случаи изучали с применением авersiveивной стимуляции), но также и в меньшую сторону. В зависимости от направления и степени отклонения от оптимума желательные изменения чувствительности (и,

за счет снижения возможностей контроля стимулов. Этой возможностью иногда пользуются для нормализации состояния животных в обедненной среде.

Можно ожидать, что объективные изменения неопределенности среды под действием внешних факторов будут вызывать поведенческий ответ, компенсирующий эти изменения. Это дает возможность устанавливать и прогнозировать связи между изменениями степени неопределенности среды с одной стороны и изменениями в поведении – с другой. Подобные прогнозы демонстрируют предсказательную силу модели «Оптимизации» и делают её хорошо фальсифицируемой.

Учитывая данные о том, что достижение оптимального уровня стресса – сильный мотивирующий фактор для самых различных животных, можно ожидать, что модель отражает непосредственные побудительные причины поведения всех существ, испытывающих эмоциональный стресс. Исходя из этой схемы, субъективная мотивация получить положительные эмоции и избежать отрицательных вызывает поведение, направленное на соответствующие изменения уровня неопределенности среды и следующие за этим изменения чувствительности к стимулам. Животные стремятся к оптимальному в данных условиях уровню стресса, изменяя с помощью своего поведения собственное восприятие неопределенности окружающей среды. Поскольку оптимальный уровень стресса создает возможности для достижения наилучших результатов текущей активности, то развитие способностей достигать этот уровень должно давать существенные эволюционные преимущества.

Таким образом, оптимизацию степени неопределенности ситуации предлагается рассматривать как неспецифический мотив поведения, который субъективно воспринимается как стремление к достижению психологического комфорта. По сути дела, предложенная модель демонстрирует новую, не рассматривавшуюся ранее, функцию поведения - **целенаправленно и избирательно менять чувствительность особи к внешним стимулам.**

Мне представляется, что анализ этой, новой, функции позволит подвести общее основание под многие феномены поведения, ранее изучавшиеся вне связи друг с другом, а также прольет свет на ряд сложных вопросов современной науки о поведении.

Концепция «оптимизации» включает решения, предложенные рядом признанных теорий, или предлагает свои решения вопросов, затронутых в этих теориях, и не противоречит известным фактам. В ряде случаев модель «Оптимизации» предлагает решения сложных для признанных теорий вопросов. Это свидетельствует в пользу содержательности модели «Оптимизации стресса». В работе рассматривается соотношение модели «оптимизации» со следующими теориями: теория биологических сигнальных полей (Н.П.Наумов, 1973); концепция мотивирующей роли оптимизации уровня активации (Zentall and Zentall ,1983);

модель «стремления к психологическому комфорту» (Овсяников, Бадридзе, 1989); мотивационная модель стресса (Jensen, 1996); теория самодетерминации (Deci & Ryan, 1985, 1991; Ryan & Deci, 2000); концепция центральной роли снижения непредсказуемости в определении поведения» (Inglis, 2000); идея о влиянии неопределенности стимулов на чувствительность к ним (Bassett, Buchanan-Smith, 2007).

Хотя в перечисленных концепциях уделялось много внимания отдельным компонентам модели оптимизации уровня стресса, но ни в одной из предшествующих схем все составляющие этой модели (оптимальный уровень стресса – неопределенность, как фактор, влияющий на чувствительность – поведение, как средство целенаправленно изменять неопределенность – достижение оптимума стресса, как неспецифический мотив поведения) не присутствовали в полном составе.

Сравнение с другими теориями показывает, что модель действия неспецифических механизмов «оптимизации» не отменяет, а дополняет имеющиеся в науке представления о действии специфических (управляющих конкретными формами поведения или действующими в конкретных ситуациях) механизмов поведения.

ГЛАВА 3. ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОНЦЕПЦИИ «ОПТИМИЗАЦИИ СТРЕССА» ПРИ АНАЛИЗЕ СОЦИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ ЖИВОТНЫХ.

Приложения концепции «Оптимизации» рассматриваются при анализе социальных взаимодействий, социальных связей и социальных структур.

На уровне взаимодействий предпринята попытка решения проблемы как в результате взаимодействий формируются и поддерживаются социальные связи. Эти механизмы изучались нами на примере агонистического взаимодействия самцов песчанок (Попов, Воцанова, 1996). Показано, что динамика взаимодействия определяется видоспецифическими показателями оптимума стресса и моментом установления асимметрии отношений – резкого снижения уровня неопределенности (рис.4). При последующих встречах тех же партнеров уровень агрессии резко падает у «социальных» песчанок и незначительно снижается у «социально-независимых» (рис 5).

Мы считаем, что более продолжительная агрессия перед определением победителя у песчанок Виноградова отражает их более высокий оптимум стресса, а резкое снижение агрессии при последующих встречах – следствие «запоминания» результатов агонистического контакта. У светлых песчанок такого «запоминания», очевидно, не происходит и устойчивая социальная связь не складывается. Возможно, это связано с тем, что в силу более низкого оптимального уровня стресса, их агрессивные контакты менее напряжены и продолжительны и обладают меньшим последствием.

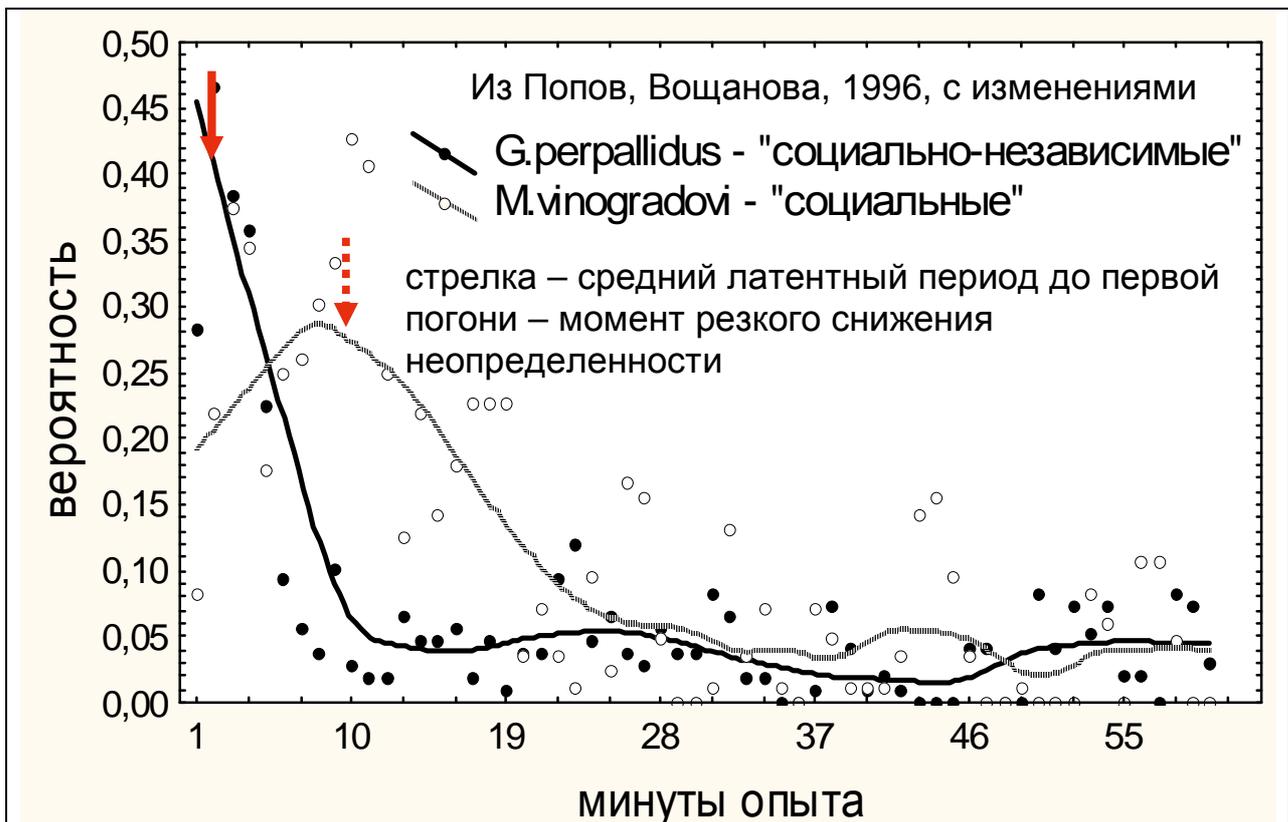


Рисунок 4. Изменения вероятности проявления агрессии в течении первого ссаживания незнакомых самцов песчанок. У *G. perpallidus* агрессия практически сразу достигает максимума и быстро затухает, тогда, как у *M. vinogradovi* агонистическая борьба заметно растянута. У обоих видов спад уровня агрессии начинается сразу после среднего для данного вида момента первой погони (выявление победителя, резко снижающее неопределенность ситуации).

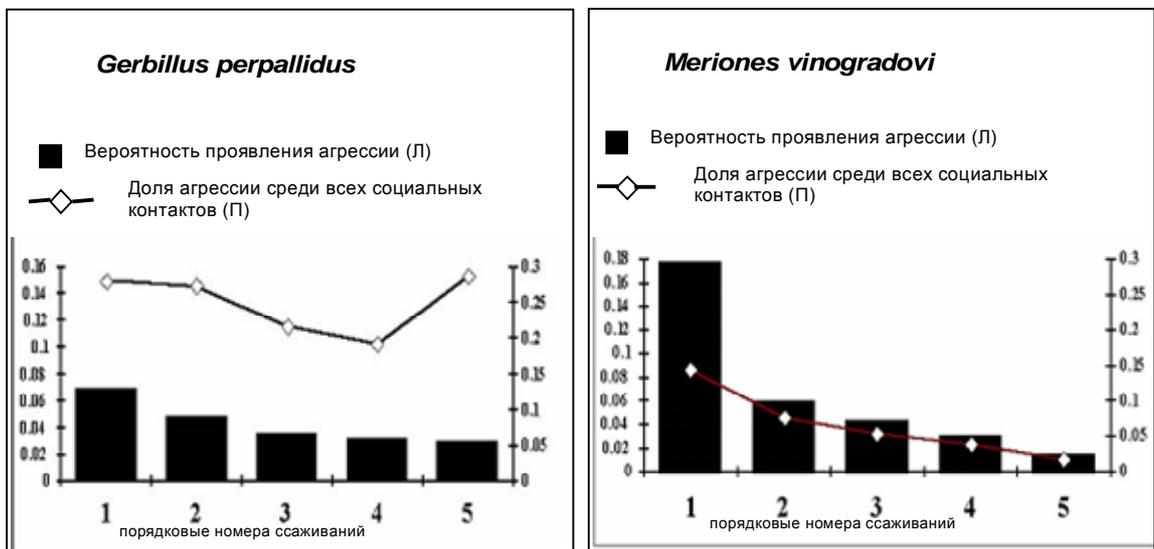


Рисунок 5. Изменения вероятности проявления агрессии от первого к пятому ссаживанию постоянных пар самцов светлых песчанок и песчанок Виноградова. У обоих видов вероятность агрессии закономерно снижается. Однако в этом случае более резкое падение уровня агрессии наблюдается у *M. vinogradovi*,

На основании предложенной схемы выделяются такие не зависящие от типа связи характеристики социальной связи, как *скорость формирования, сила*

(степень предсказуемости), *степень асимметрии, стабильность или устойчивость* (длительность существования в неизменном виде).

Основная проблема, которую мы пытаемся решить на уровне социальных связей – поиск той неспецифической «выгоды», которую приносит любая социальная связь. Это необходимо как для определения мотивов установления и поддержания связей, зачастую ограничивающих возможности их участников (например, связи доминирования-подчинения), так и для понимания адаптивного смысла (а значит и эволюционных механизмов) подобных связей. В работе дается оригинальное определение понятия «социальная связь»: ***Социальная связь – взаимоотношения между индивидами, предсказуемость которых повышена, благодаря предыдущему опыту общения этих индивидов*** (Попов, 2008). Согласно этому определению любая социальная связь обладает свойством повышения предсказуемости социальной среды (а многие типы социальных связей, очевидно, повышают так же и ощущение контроля). Соответственно любая социальная связь может эффективно снижать неопределенность внешней среды, тем самым снижая восприимчивость к действию стрессоров. В таком случае для формирования и поддержания любой социальной связи выявляется неспецифическая составляющая побудительных мотивов субъекта – улучшение эмоционального фона (Симонов, 1970) и повышение психологического комфорта (Овсяников, Бадридзе, 1989). В качестве адаптивной основы такого мотива выступает повышение устойчивости к повреждающему действию стресса, т.е. очевидное повышение приспособленности. Это, разумеется, не означает, что устойчивая агонистическая связь дает больший психологический комфорт, чем слабая affiliативная связь, но из двух агонистических связей более прочная будет менее аверсивной и менее стрессирующей. Относительная роль неспецифического мотива снижения неопределенности при формировании социальных связей зависит от силы специфических составляющих текущей мотивации с одной стороны и силы стрессирующего давления среды – с другой. Таким образом, любая социальная связь дает участвующим в ней особям некие, не учитываемые в рамках господствующей парадигмы, преимущества, которые способны перекрыть очевидные «затраты». Можно предположить, что чем больше отклонение уровня стресса от оптимума, тем на более «затратные» способы формирования социальных связей готово животное для его нормализации. Однако в случае социальной связи контроль - это возможность влиять на поведение партнера. Это значит что, в отличие от контроля над элементами абиотической среды, контроль над социальным окружением может быть достигнут только в результате конкурентных взаимодействий: повышение возможностей контроля у одного из социальных партнеров неизбежно означает снижение таких возможностей у другого партнера. Это обстоятельство, по-видимому, вызывает разнообразие стратегий достижения контроля – среди них не только активное доминирование,

сопровождается преимущественным доступом к ресурсам, но и активное подчинение, «помошничество» или потребность в агонистических связях с соседями. С другой стороны, для аутсайдеров, не способных выиграть в конкуренции за возможность контролировать поведение партнера, остается путь повышения предсказуемости социальных отношений, который также позволяет снизить уровень неопределенности и повысить устойчивость к стрессу.

Формирование и усиление социальных связей можно рассматривать как способ понижения уровня стресса до оптимального и, следовательно, поведение, направленное на укрепление связей должно быть свойственно в первую очередь особям, чей текущий уровень стресса превышает оптимум. Учитывая невозможность точно оценить оптимум, можно принять, что степень стремления к установлению и усилению социальных связей должна быть прямо пропорциональна степени стрессогенности внешней среды. Можно на качественном уровне оценить стрессогенность среды и посмотреть, как связаны с этим показателем изменения характера социальных связей у тех видов, у которых этот характер изменчив. Результаты проведенного с этой целью анализа литературы обобщены в таблице 2.

Таблица 2. Факторы, вызывающие укрепление социальных связей у социально-полиморфных видов.

Объекты	Фактор	Источник
полевки <i>Microtus</i>	пресс хищников низкие температуры высокая смертность ограниченные ресурсы	Getz et al.1990, 1992, 1993 Storey et al., 1994 Boyce, Boyce, 1988 Brown,1974 Emlen,1982
приматы грызуны	степень использования открытых пространств (степень риска от хищников)	Janson, Goldsmith, 1995 Чабовский, 2006 Ebenspergera., Blumstein, 2006
песчанки Палеарктики	холодный климат, дефицит ресурсов	Randall,1994
львы	риск инфантицида	Grinnell, McComb, 1996
копытные	гнус дефицит ресурсов	Mooring, Hart, 1992 Простаков, 1996
рукокрылые	избыток молока у кормящих самок	Wilkinson, 1992

Что общего есть во всех этих случаях? Лишь одно – стремление животных к формированию прочных социальных связей тем выше, чем сильнее пресс внешних стрессорирующих воздействий. **Усиление социальной зависимости («социальности») можно рассматривать как адаптацию к высокому уровню стресса, и эта адаптация тем важнее, чем выше стрессогенность среды.**

С этим выводом хорошо согласуются проанализированные в работе литературные данные о том, что виды с прочными социальными связями имеют в норме значительно более высокий базальный уровень кортикостероидов, чем близкие, социально-независимые виды. Показано, что высокие концентрации кортикостероидов играют важную роль в целом ряде физиологических и поведенческих механизмов, обеспечивающих специфику «социальности» (обзор Carter, Roberts, 1997). Это говорит о неслучайности и значительной эволюционной истории связи «социальности» с высоким уровнем стресса.

Таким образом, анализ литературы подтвердил сделанное на основе модели «Оптимизации» предположение о связи усиления социальных связей с повышенной стрессогенностью внешней среды.

На следующем уровне анализа социальности – уровне социальных структур, основные проблемы связаны с анализом механизмов, обеспечивающих видоспецифичность и конечную адаптивность этих структур (Попов, 2006). В рамках разрабатываемой концепции предложено представление о социальности, как социальной зависимости, которая определяется видоспецифическими показателями оптимума стресса, вызванного социальной стимуляцией (Попов, Чабовский, 1995, 2005). Ранее нами (Попов, Чабовский, 2005) были предложены характеристики оптимальной плотности социальной среды, как основа для классификации социальности. С точки зрения развиваемого в настоящей работе подхода характеристики кривой оптимума стресса, возникающего под действием социальных стимулов, определяющим образом влияют на специфику социальных связей. При линейной зависимости силы реакции от силы стимула такая кривая соответствует графику оптимального уровня социальной стимуляции. Модель «Оптимизации» показывает возможность отклонения от подобной линейной зависимости – изменения реального уровня стресса не только за счет количественных изменений стимуляции, но и за счет изменений чувствительности к стимулам. Это открывает дополнительные возможности достижения оптимума за счет изменений степени определенности социальной стимуляции, но не меняет данной нами ранее (Попов, Чабовский, 2005) принципиальной оценки значения характеристик кривых оптимума для формирования видовой специфики социальных отношений. Главную роль при этом играют эксцесс («острота пика») и степень дисперсии кривой, характеризующие степень эволюционной специализации к определенному уровню стресса, вызванного социальными стимулами («социальную зависимость»); а также – местоположение кривой на оси ординат, определяющее этот оптимальный уровень. (Рис.6).

Степень социальной зависимости (а значит и «социальности» в нашем понимании) на этой иллюстрации обратно пропорциональна степени изменчивости приемлемых, в отношении приспособленности и психологического комфорта, социальных условий.

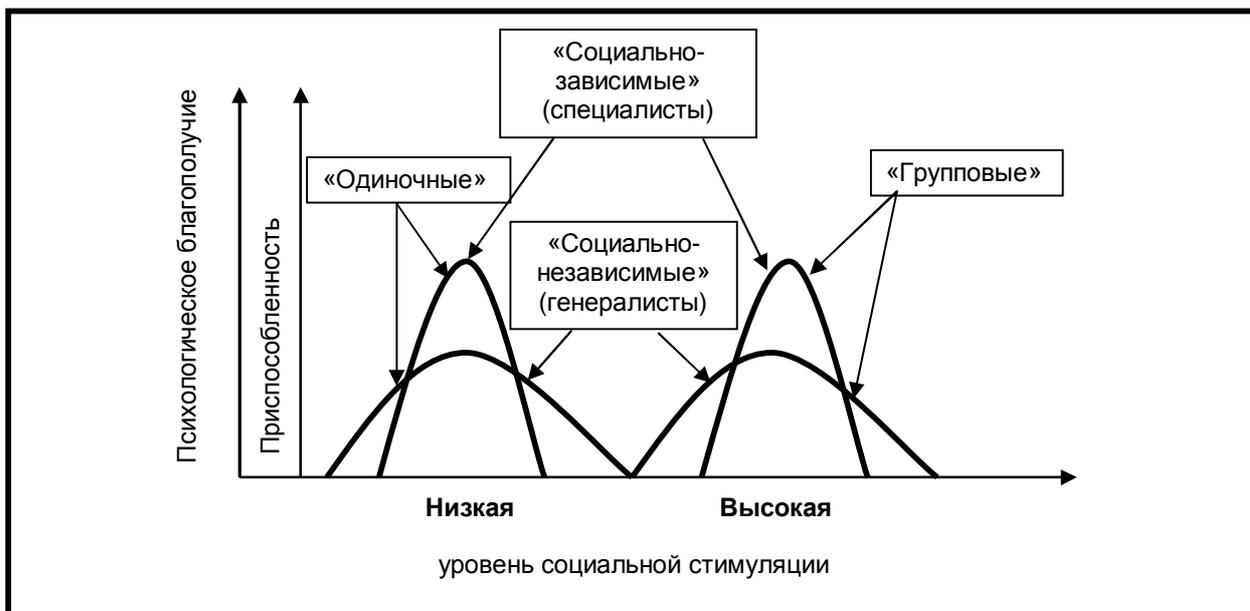


Рисунок 6. Социальность, как социальная зависимость (из Попов, Чабовский, 2005)

Такое понимание социальности позволяет выявить ее наследственную основу, обеспечивающую видоспецифичность социальных структур – психофизиологические показатели, влияющие на характеристики кривой оптимума стресса. При этом такие важнейшие особенности образа жизни, как характер суточной активности и способы кормодобывания должны также существенным образом зависеть от динамических характеристик общих регуляторных систем. Это позволяет рассматривать основные составляющие образа жизни вида как единый «адаптивный комплекс» (Попов, 1986а, 2006).

Поскольку очевидно, что каждый вид существует в условиях, обеспечивающих динамическое равновесие оптимального уровня стресса (в противном случае на эволюционных временах произошли бы соответствующие адаптивные изменения), то эти представления связывают с «адаптивным комплексом» различные характеристики кривых оптимумов стресса и видоспецифические предпочтения среды с определенным уровнем стрессогенности. Подобная логика делает понятным механизм связей между большим количеством признаков, формирующих «жизненный облик» вида. Весь комплекс этих признаков эволюционно должен возникать вследствие сдвига характеристик регуляторных структур, как единое приспособление к условиям развития в рамках соответствующей эволюционной стратегии. Следовательно, рассматривать социальную структуру, как адаптацию к внешним условиям столь же правомерно, как рассматривать выбор животными конкретных местообитаний в качестве адаптации к видоспецифическим формам социальной структуры. Вопрос о том, какая из этих характеристик является адаптацией, а какая – фактором, вызвавшим адаптацию, таким образом, вообще снимается (Попов, 2006).

Таким образом, применение модели оптимизации позволило предложить решения ряда сложных вопросов, возникающих при исследовании социальных связей в рамках господствующей парадигмы. Анализ литературы подтвердил сделанное на основе модели предположение о связи усиления социальных связей с повышенной стрессогенностью внешней среды.

ГЛАВА 4. ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ (НА ПРИМЕРЕ ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ ПРИ ОСВОЕНИИ НОВОГО ПРОСТРАНСТВА).

4.1. Достижения и проблемы в анализе исследовательского поведения.

Исследовательское поведение представляет особый интерес для концепции «Оптимизации стресса», поскольку функция этой формы поведения – снижение степени неопределенности среды (Berlyne, 1965; Fein, 1978; Хекхаузен, 1986). Предполагается, что мотивация к исследованию не связана с какими-либо конкретными биологическими потребностями. (Ryan et al., 1997), но само исследование новых объектов может выступать в качестве одной из основных потребностей животных (Panksepp, 1999; Power, 2000).

Вместе с тем, исследовательское поведение очевидно очень «затратно», поскольку любое общение с новизной объективно связано с повышенным риском, а субъективно является одним из сильнейших психогенных стрессоров (Mason, 1968 a, b). Во многих работах показано, что стрессирующие воздействия и вещества, которые выделяются в ответ на них в организме, угнетают исследовательское поведение (напр. Baron, 1964; Berridge, Dunn, 1986, 1989).

Складывается противоречие: стремление проявлять исследовательское поведение приводит к повышению стресса, который это исследовательское поведение подавляет. Пытаясь разрешить это противоречие, Даниэль Берлайн разработал теорию, согласно которой, исследовательское поведение направлено на регуляцию уровня активации так, чтобы достигнуть уникального индивидуального оптимума (Berlyne, 1960). Это поведение запускается состоянием активации, которое воспринимается, как не достигающее оптимума. Особь пытается повысить свой уровень активации за счет взаимодействия с новыми стимулами. Те из них, что обеспечивают оптимальную активацию, становятся объектом внимания. Существенное превышение реальной активации над оптимальным уровнем вызывает прекращение исследовательского поведения (Фрэнкин, 2003). В ряде других работ показано, что интенсивность исследовательского поведения положительно скоррелирована с величиной оптимального уровня стимуляции (Zuckerman, 1979; Raju, Venkatesan, 1980; Raju, 1981). Однако и эта теория не отвечает на некоторые важные вопросы. Главный из этих вопросов: как разрешается противоречие между потребностью в новизне и поисками ее при уровне активации ниже оптимума с одной стороны и сильным стрессирующим (т.е. активирующим) эффектом новизны в сочетании с подавляющим исследовательское

поведение эффектом дистресса с другой? Возможно ли исследование тогда, когда уровень стимуляции от нового объекта сразу вызывает превышение оптимума стресса?

4.2. Исследовательское поведение с позиций модели «Оптимизации»

В рамках модели «Оптимизации» сформулированы следующие представления о механизмах исследовательского поведения.

Субстратом этого поведения является новизна – незнакомые компоненты окружающей среды. Исследовательское поведение включает в себя **поиск новизны** (аналог «любопытства» в теории Бернлайна) и **освоение новизны** (соответствует «инспекции» Бернлайна). Эти элементы существенно различаются по своим функциям и психо-физиологической подоплеке: новизна повышает уровень стресса, следовательно, ее поиск направлен на повышение уровня стресса и происходит тогда, когда исходно этот уровень ниже оптимума; освоение сопровождается снижением уровня новизны и, соответственно, снижением стресса, следовательно, оно характерно для ситуаций, когда уровень стресса выше оптимума. Для объяснения механизмов исследовательского поведения мы постулируем, что, помимо оптимума, уровень стресса имеет и пороговые верхнее и нижнее значения. Превышение верхнего полностью подавляет исследовательское поведение, падение ниже нижнего порога делает исследовательскую мотивацию доминирующей. Схема, отражающая механизмы исследовательского поведения с позиций модели «Оптимизации», приведена на рисунке 7.

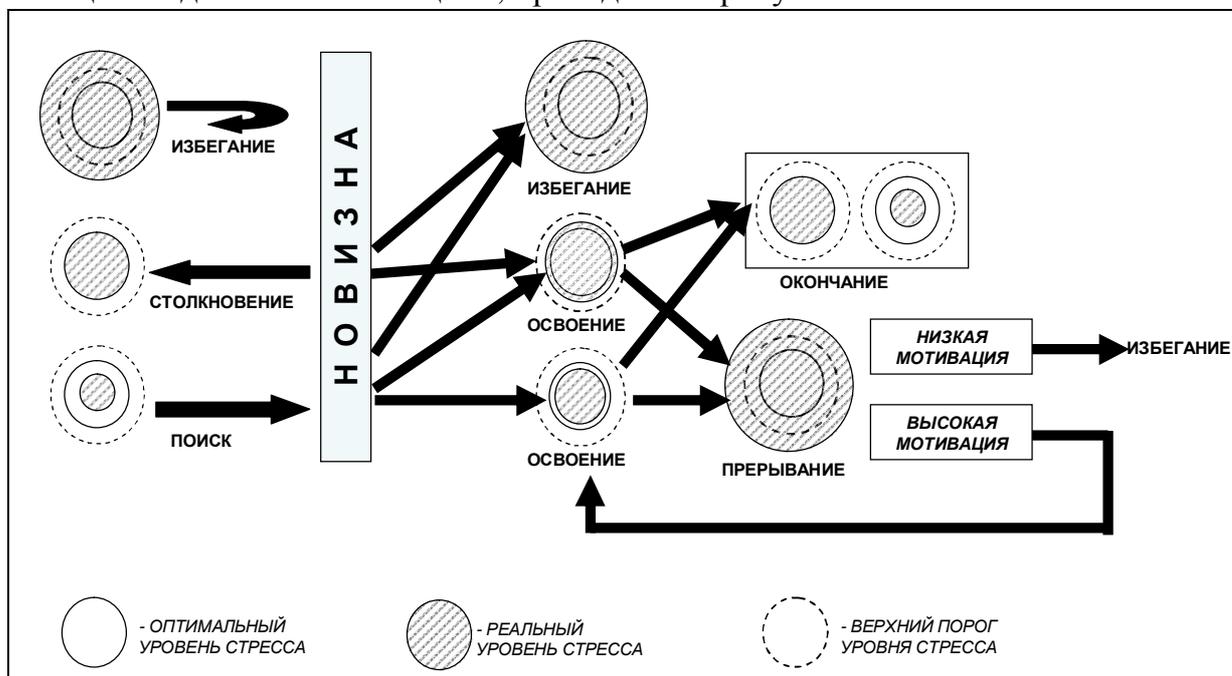


Рисунок 7. Механизмы исследовательского поведения с позиций модели «Оптимизации» (объяснения в тексте)

Мотивация к поиску новизны возникает и усиливается при уровне стресса ниже оптимума. При обнаружении новизны уровень стресса резко поднимается. Он может превысить оптимум настолько, что исследовательское поведение оказывается полностью подавленным, однако если стресс не достигает порогового

уровня, то начинается освоение новизны, по ходу которого новизна исчезает. Однако в процессе освоения новизна продолжает оказывать стрессорирующее воздействие, и уровень стресса продолжает повышаться. Если на этом этапе он превысит критическое значение, то освоение прерывается. Возможность возобновления исследовательской активности зависит от специфической мотивации к объекту исследования. В случае если такая мотивация достаточно сильна (например, стремление выбраться из незнакомого пространства), то исследование возобновляется спустя время, необходимое для снижения стресса до допустимого уровня. В случае если такой мотивации нет (например, при столкновении с незнакомым, потенциально опасным объектом) все ограничивается первой ориентировочно-исследовательской реакцией. Если в исходный момент уровень стресса оптимален, то это исключает поиск новизны, но не исключает возможности освоения при столкновении с ней. Если исходный уровень стресса превышает верхний порог, то особь избегает новизны, и не проявляется ни один из компонентов исследовательского поведения. Окончание освоения означает исчезновение новизны и, соответственно, снижение неопределенности среды. Это снижает уровень стресса.

Таким образом, основные неспецифические (т.е. не связанные с устойчивыми индивидуальными характеристиками особи) факторы, влияющие на исследовательское поведение, это: исходный уровень стресса относительно оптимальных значений; степень стрессорирующего воздействия нового объекта; наличие и степень специфической мотивации, которую вызывает объект исследований. Это означает, что при условном равенстве двух последних факторов по интенсивности исследовательского поведения можно судить о соотношении реального и оптимального уровней стресса, а по динамике интенсивности исследований при нарастании уровня неопределенности – о величине оптимального уровня стресса.

4.3. Исследовательское поведение и фоновая неопределенность среды обитания.

В наших экспериментах с полуденными песчанками (*Meriones meridianus poggiorum*) было показано влияние степени неопределенности внешней среды на отношение животных к новым предметам (Подтуркин, Попов, в печати). Зверьки, которых содержали в стабильной среде, дающей высокие возможности контроля, (т.е. в среде с низким уровнем неопределенности) быстрее реагировали на появление нового объекта и дольше его исследовали по сравнению с теми, кого содержали в изменчивых и «обедненных» условиях (Табл. 3). После изменения условий содержания каждой группы на альтернативные в соответствующем направлении изменилась и интенсивность исследовательского поведения экспериментальных животных (Табл. 4).

Таблица 3. Результаты сравнения (критерий Манна-Уитни) показателей реакции на новый объект полуденных песчанок в условиях с низкой (1, n=8) и с высокой (2, n=8) степенью неопределенности среды.

	Медиана 1	Медиана 2	U	Z	p
Латентный период до начала исследования (сек)	555	3600	4,0	-2,941	0,003276
Суммарное время исследования (сек)	14,5	0	10,0	2,311	0,020863
Средняя непрерывная продолжительность исследования (сек)	2,6	0	11,0	2,205	0,027424

Таблица 4. Результаты попарного сравнения (критерий Вилкоксона для сопряженных пар) исследовательского поведения одних и тех же песчанок в альтернативных («высоко неопределенных» и «низко неопределенных») условиях.

Показатели (медианные значения)	N	НН	ВН	T	Z	p
Латентный период до начала исследования	8	555	1865	10,00	1,12	0,26
Суммарное время исследования	8	14,5	3	3,50	2,03	0,04
Средняя непрерывная продолжительность исследования	8	2,15	0,6	2,00	2,24	0,03
Латентный период до начала исследования	8	1934	3600	2,00	1,48	0,14
Суммарное время исследования	8	12,5	0	1,00	1,75	0,08
Средняя непрерывная продолжительность исследования	8	2,29	0	0,00	2,02	0,04

Обозначения: ВН – высокая неопределённость, НН – низкая неопределённость.

Стрелками показано направление изменения условий.

Во всех 6 случаях изменения характеристик исследовательского поведения песчанок свидетельствуют о том, что высокая неопределенность внешней среды подавляет исследовательское поведение, хотя лишь в половине случаев различия достигли достоверного уровня.

Полученные результаты подтверждают гипотезу о подавляющем воздействии высокого уровня неопределенности внешней среды на исследовательское поведение. Исходя из этих результатов и нашей схемы механизмов исследовательского поведения, реакцию на повышение неопределенности можно использовать для оценки оптимального уровня стресса: по достижении этого уровня дальнейшее увеличение неопределенности будет подавлять исследовательскую активность.

4.4. Анализ поведения песчанок при освоении нового пространства

Проверка работоспособности изложенного выше подхода была проведена нами при анализе результатов многолетних исследований поведения песчанок (Rodenta, Crecetinae, Gerbellinea) при освоении нового пространства. В качестве тестовой ситуации был использован так называемый «выход из укрытия» (Anderson, 1938), когда животное в небольшом, знакомом для него укрытии помещают в «открытое поле». Мы применяли модификацию теста «выход из укрытия», при которой оценивался не только латентный период до первого выхода, но и характер последующего поведения в «открытом поле» - общее время,

проведенное вне укрытия, длительность первого выхода, общее число заходов за опыт и среднюю длительность одного захода (Попов, 1986б, 1988а; Попов и др., 1989а).

Специально проведенным исследованием (Попов, Клинов, 2009) было показано, что индивидуальные особенности поведения в тесте «Выход из укрытия» сохраняются при повторных тестированиях, а значит, отражают устойчивые характеристики поведения особи.

В свете представлений о механизмах исследовательского поведения, сложившихся на основе модели «Оптимизации», схема эксперимента «выход из укрытия» выглядит следующим образом. После помещения животного в укрытие и открытия дверцы требуется время для снижения стресса от новой ситуации до уровня, допускающего стремление к контакту с новизной – выход из укрытия. Можно ожидать, что латентный период до этого выхода будет отрицательно скоррелирован с величиной оптимального уровня стресса: чем выше оптимальный уровень, тем быстрее он достигается при снижении стресса перед первым выходом из укрытия.

После выхода начинается освоение нового пространства и одновременно повышение уровня стресса, вызванное новизной. При превышении стрессом критического уровня животное прекращает исследование и возвращается в знакомое укрытие, где сидит пока уровень стресса не снижается, затем снова выходит и продолжает исследование. Эти циклы могут повторяться многократно, пока освоение нового пространства (и, соответственно, исследовательское поведение) не будет окончено. Исходя из сказанного, средняя длительность пребывания в «открытом поле» за один выход и, в особенности, длительность первого выхода должны быть положительно скоррелированы с величиной оптимального уровня стресса: чем он выше, тем выше и критический уровень, после которого зверек убегает в укрытие; чем выше критический уровень, тем дольше он достигается.

4.4.1. Факторы, определяющие изменчивость поведения песчанок в тесте «Выход из укрытия» - связь с оптимальным уровнем стресса.

Возможность использовать тест «Выход из укрытия» для получения валидных характеристик поведения позволила нам попытаться оценить при помощи этого теста межвидовые различия поведения, отражающие, согласно схеме, различия показателей оптимального уровня стресса и связать эти различия с особенностями образа жизни.

Всего проведено 452 теста с песчанками, относящимися к 9 родам, 28 видам и хорошо выраженным подвидам. В их числе были 5 «одинокых» видов, 7 «социальных», 11 «толерантных» или «социально-индифферентных» и 1 социально-полиморфный вид. О социальных структурах остальных 4 видов достоверные сведения отсутствуют. 17 обследованных видов проявляют в природе выраженную

ночную активность, 4 – дневную, а 7 в зависимости от условий могут быть активны как на свету, так и в темноте. В опытах использовали взрослых, рожденных в неволе песчанок. Каждое животное участвовало в экспериментах единственный раз – в первом предъявлении. Мы стремились соблюдать среди подопытных зверьков равное соотношение полов.

Если, в соответствии со схемой механизмов исследовательского поведения, рассматриваемые нами показатели действительно отражают оптимальный уровень стресса, то межвидовые различия по разным характеристикам поведения в опыте должны быть закономерно связаны между собой. Ожидалось, что чем меньше будет латентный период до выхода, тем больше длительность первого выхода и средняя длительность одного выхода за опыт.

Рассмотрев интересные нас корреляционные связи на уровне особей, мы получили следующие результаты:

Латентный период – Длит.перв.вых. $N=236$ $R_s = -0,418$ $t(N-2) = -7,05$ $p=0,0000$

Латентный период – Ср.длит.вых. $N=235$ $R_s = -0,161$ $t(N-2) = -2,49$ $p=0,0135$

При рассмотрении тех же корреляций на уровне видов направление связей сохраняется, хотя они не достигают уровня достоверности:

Лат.п – Длит.перв.вых. $N=23$ $R_s = -0,399$ $t(N-2) = -1,99$ $p=0,0595$

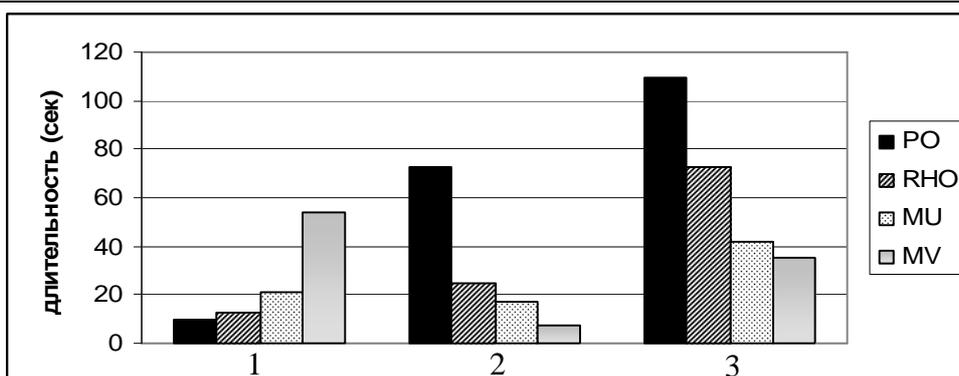
Лат.п – Ср.длит.вых. $N=23$ $R_s = -0,106$ $t(N-2) = -0,49$ $p=0,6294$

Таким образом, ожидаемые закономерности соотношения разных показателей исследовательской активности песчанок в тесте «Выход из укрытия» действительно были обнаружены.

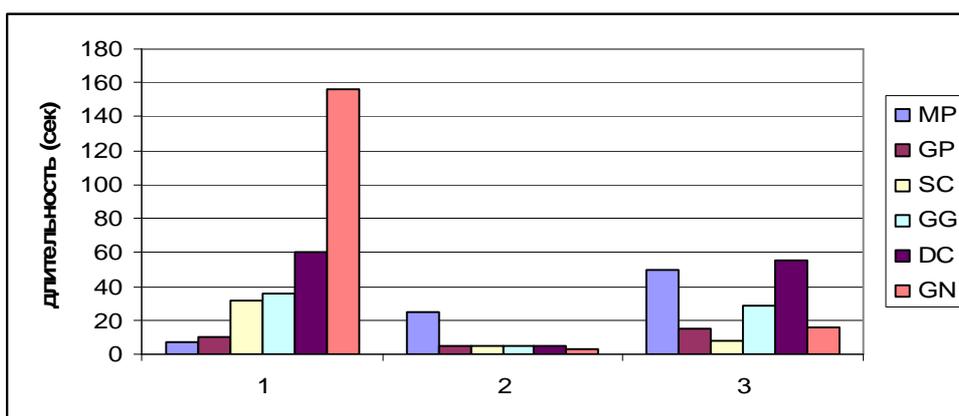
Из трех факторов, которые согласно нашей модели могут влиять на интенсивность исследовательского поведения, - относительный исходный уровень стресса; наличие и степень специфической мотивации, которую вызывает объект исследований и степень стрессующего воздействия нового объекта; только последний мог оказывать систематическое влияние на результаты: для ночных животных выход в незнакомое освещенное пространство, очевидно, является более сильным стрессором, чем для дневных. Действительно, по длительности латентного периода до выхода из укрытия ночные виды песчанок превышали дневные виды и виды со смешанным типом активности, а по длительности первого выхода и средней длительности одного выхода уступали им. Все различия, кроме различий по длительности латентного периода между ночными и дневными песчанками, были высоко достоверны (значимость по критерию Колмогорова-Смирнова $<0,01$). При этом дневные песчанки выходили из укрытия быстрее и оставались в незнакомом пространстве дольше, чем песчанки со смешанным типом активности, но в этом случае различия были достоверны только для средней длительности одного выхода (значимость по критерию Колмогорова-Смирнова $<0,025$). Поэтому дальнейший анализ проводили отдельно для групп видов песчанок с различными типами суточной активности.

Анализ влияния фактора «вид», проведенный с применением непараметрического однофакторного дисперсионного анализа, по отдельности для каждой из трех групп видов песчанок, выделенных по характеру активности, показал достоверное влияние этого фактора на все показатели поведения в каждой группе. Таким образом, обнаруживается видовая специфика показателей исследовательского поведения, которые мы связываем с оптимальным уровнем стресса.

Однако попытки на основе выделенных показателей поведения проранжировать виды по величине оптимального уровня стресса оказались не столь однозначны. Ожидалось, что последовательность видов, расположенных в порядке возрастания медиальных значений латентного периода до выхода из укрытия будет совпадать с последовательностями этих же видов, расположенных в порядке убывания медиальных значений длительностей первого выхода и средних продолжительностей одного выхода. В действительности такие результаты были получены при рассмотрении видов, совпадающих как по характеру суточной активности, так и по степени социальной зависимости (Рис. 8 А, Б).



(А) Виды с дневной активностью и высокой социальной зависимостью



(Б) Виды с ночной активностью и низкой социальной зависимостью

Рисунок 8. Ранжирование видов песчанок по медиальным значениям длительности латентного периода до выхода из укрытия (1), длительности первого выхода (2) и средней длительности одного выхода (3).

При попытках рассматривать все ночные виды или все виды со смешанным типом активности, не разделяя их на группы по характеру социальной зависимости, обнаруженные закономерности нарушались.

Этот пример, на наш взгляд, демонстрирует взаимодействие неспецифических механизмов поведения, о которых и идет речь в данной работе, и механизмов, связанных с определенными видоспецифическими адаптациями к характерному социальному окружению, распределению пищевых объектов, характеру убежищ и другим особенностям образа жизни. Закономерности, ожидаемые исходя из модели «Оптимизации», в полной мере проявляются при прочих равных условиях.

Исходя из изложенных в третьей главе представлений об укреплении социальных связей, как об адаптации к обитанию в стрессогенной среде, мы ожидали, что оптимальный фоновый уровень стресса у «толерантных» видов с низкой социальной зависимостью будет ниже, чем у социально-зависимых («социальных» и «одиночных»). Это предположение было проверено на песчанках с ночной активностью (все «дневные» виды оказались социально-зависимыми).

Длительность латентного периода до первого выхода не обнаружила достоверной зависимости от социальной структуры (Кр.Краскела-Уоллиса: $H(2, N=204) = 2,131729$ $p = ,3444$), однако направление различий соответствует ожидаемому: латентный период до выхода из укрытия «толерантных» видов более чем вдвое превышает соответствующие показатели «одиночных» и «социальных», которые не различаются между собой.

Длительность первого выхода оказалась достоверно зависящей от социальной структуры (Кр.Краскела-Уоллиса: $H(2, N=204) = 17,98514$ $p = ,0001$). Характер зависимости соответствовал ожидаемому: «социальные» достоверно (Манн-Уитни: $U=924$, $Z=4,078$, $p=0,000045$), а «одиночные» близко к достоверному ($U=2935$, $Z=1,78$, $p=,074878$) превышают «толерантных» по длительности первого выхода

Таким образом, применение для анализа поведения песчанок при освоении незнакомого пространства модели «Оптимизации стресса» и вытекающей из этой модели схемы механизмов исследовательского поведения позволило выделить характеристики поведения, которые отражают оптимальный уровень стресса; объяснить природу связей между этими характеристиками; показать видовую специфику количественных значений этих характеристик и установить их зависимость от ряда фундаментальных особенностей образа жизни. Как и ожидалось на основе модели «Оптимизации», оценки оптимального уровня стресса для социально-зависимых видов песчанок оказались более высокими, чем для видов с низкой социальной зависимостью.

ГЛАВА 5. ОПТИМИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ ПРИ СОДЕРЖАНИИ В НЕВОЛЕ

5.1. Проблема благополучия животных и развитие науки для решения этой проблемы.

5.1.1. Содержание понятия «благополучие животных»

«Благополучие особи – это ее состояние, характеризующее попытки справиться со своей окружающей средой» (Broom, 1986), т.е. оценка благополучия особи – это оценка успешности ее адаптации к внешним воздействиям, сделанная на основании объективных характеристик состояния этой особи. При этом наиболее важным, определяющим благополучие показателем, оказывается *самочувствие* животного (Fraser, 2009). Предложено оценивать благополучие как положение на шкале от очень хорошего (высокого) до очень плохого (низкого) (Fraser, 1993; Broom, 2007). Необходимо четко отделять *благополучие особи* – сиюминутную характеристику ее состояния от *совокупной приспособленности* этой же особи – ее вклада в геном будущих поколений, который не поддается корректной прижизненной оценке.

В настоящее время исследованиями «благополучия животных» занимается специальная научная отрасль (“Animal Welfare Science”), включающая элементы психологии, нейрофизиологии, генетики, иммунологии, этологии, поведенческой экологии и ряда других направлений (Fraser, 2009). Это направление ставит три основных вопроса 1) Что ощущают животные? 2) Как можно оценить степень благополучия животных? 3) Что может дать наука для повышения благополучия животных на практике?

5.1.2. Чувства и ощущения животных

Возможности объективного изучения чувств и ощущений животных в условиях свободного поведения до сих пор находятся под вопросом, и требует разработки специальных методов оценки и изучения эмоциональных состояний (Duncan, 1970, Fraser, 1975a, Dawkins, 1977). Сложилось три различных подхода: выделение и расшифровка специальных сигналов, кодирующих эмоциональное состояние; оценка эмоционального состояния по поведенческим маркерам, не имеющим сигнального значения; использование общих изменений в поведении и физиологии, в качестве косвенных индикаторов эмоций.

5.1.3. Оценки благополучия

В разделе приводится обзор современных подходов к оценкам благополучия животных и трудностей на пути реализации этих подходов.

В настоящее время преобладают комплексные оценки благополучия (Rousing et al., 2000; Dawkins, 2004; Broom, 2007; Fraser, 2009). Подобные оценки основаны на анализе таких поведенческих отклонений, как апатия, истеричность, аномальная агрессивность, стереотипия, тики, самопогрызание и самоощипывание, снижение разнообразия поведения и отказ от использования большей части

предоставленного пространства, нарушение циркадных ритмов (Castles, Whiten, 1998; Rousing et al., 2000; Попов и др., 2006; Broom, 2007). Кроме того о степени удовлетворения потребностей животных позволяют судить тесты предпочтения (Broom, 2007). Чем сильнее избегание объекта или события, тем более снижает благополучие присутствие избегаемого объекта.

5.1.4. «Обогащение среды»

Практическое воплощение идей поддержания благополучия животных в неволе получило название «обогащение среды» (environment enrichment). Давид Шефердсон определил обогащение среды, как *«...принципы содержания животных, которые направлены на повышение качества заботы о них путем выявления и обеспечения внешней стимуляции, необходимой для оптимального психологического и физиологического состояния»* (Shepherdson, 1998).

Для условий неволи характерно резкое снижение разнообразия внешней стимуляции и, в частности, отсутствие стимулов, запускающих видоспецифические поведенческие программы; постоянный, высоко предсказуемый режим стимуляции и крайне ограниченные возможности животного влиять на свою среду обитания (Wechsler, 1995). Именно действие этих факторов было признано ключевой причиной неблагополучия животных в зоопарках, на фермах, в вивариях (обзор Попов, Вахрушева, 1993). Соответственно, в ходе обогащения среды стремятся предоставлять животным видоспецифические стимулы-релизеры, обеспечивать достаточно высокий уровень новизны, а так же повышать возможности животных влиять на свою среду, т.е. возможности контроля (Bassett, Buchanan-Smith, 2007). Об эффективности обогащения судят по изменениям оценок благополучия животных в лучшую сторону.

5.1.5. Насущные нерешенные вопросы

Основные затруднения при практическом применении «обогащения среды» заключается в том, что не удается ни предвидеть результат воздействия, ни объяснить, почему одинаковые изменения внешних условий могут давать противоположные эффекты, ни обоснованно выбирать формы воздействия. Это свидетельствует о слабой разработанности теоретических основ «обогащения среды».

5.2. Проблема благополучия в свете модели «оптимизации»

Согласно модели «Оптимизации», благополучие организма достигается не при минимально возможном, а при оптимальном уровне стресса, а существенные отклонения от оптимума в обе стороны ведут к снижению благополучия и вызывают патологии. То есть *сам стресс это и есть то состояние, которое имеет оптимум, может отклоняться от него в обе стороны, и запускает разные механизмы для возвращения к оптимуму.*

Представления о существовании оптимума стресса позволяет рассматривать в рамках одной модели как случаи недостатка стимуляции (и, соответственно,

уровень стресса ниже оптимума), так и случаи хронического или острого превышения оптимального уровня стресса. Использование специфических симптомов этих двух крайних состояний позволяет диагностировать их и направленно, с предсказуемым результатом, выбирать соответствующие способы коррекции. Наконец, удастся избежать отрыва от физиологических и психологических исследований, связанных со стрессом и в полной мере использовать их достижения.

Второе важнейшее положение модели «Оптимизации» - признание способности животных посредством своего поведения активно изменять уровень собственного стресса, приближая его к оптимуму. К такому поведению относятся как действия, направленные на изменение уровня стимуляции, так и поведение, меняющее чувствительность к стимулам путем изменения степени их неопределенности. Это существенным образом расширяет арсенал «нормализующих» средств, куда помимо прямых воздействий на животное включается предоставление возможностей животному *самому оказать на себя желательное воздействие*. Такой подход позволяет объединить в общую систему самые различные воздействия, от специально сконструированных кормушек-головоломок до применяемых режимов обслуживания и стилей общения киперов с животными, и создать простую, удобную для практического использования классификацию этих воздействий (Попов и др., 2006; Neprintceva et al., 2007; Popov et al., 2008) Обогащение среды улучшает состояние животных тогда, когда приближает к оптимальному их уровень стресса, что достигается либо возможностью реализовать “запертые” ранее инстинктивные действия, либо оптимизацией уровня предсказуемости и/или повышением возможности контроля внешней среды. Неудачные примеры обогащения связаны с несоблюдением этих условий. Если животное по каким-либо причинам и так испытывает чрезмерный стресс, то любое внесение новизны (т.е. снижение предсказуемости) может лишь ухудшить его состояние. В данном случае требуется, наоборот, повышение степени определенности среды.

На основе изложенных положений практическая задача сотрудников зоопарка, стремящихся повысить психическое благополучие своих животных, сводится к тому, чтобы оценить причину неблагополучия (направление отклонения от оптимального уровня стресса) и внести соответствующие корректирующие изменения в режим содержания. Модель «оптимизации» предоставляет для этого необходимую теоретическую базу.

5.3. Система практических мер по повышению благополучия животных в Московском зоопарке

На основе модели «Оптимизации» в Московском зоопарке в последние годы была разработана и применяется система выбора оптимальных способов обогащения среды (Попов и др., 2006; Непринцева, Воцанова, 2007).

Общая схема оценки состояния животных приведена в таблице 5.

Таблица 5. Схема оценки состояния животных в целях выбора методов обогащения среды (из Попов и др., 2006 с изменениями).

СИМПТОМЫ	ЗАКЛЮЧЕНИЯ
Инстинктивная активность в пустоте Отсутствие видоспецифических поведенческих программ при наличии физических возможностей их исполнения.	Недостаток специфических стимулов, запускающих инстинктивное поведение
Беспокойство, истерическое поведение, стереотипия с высокой интенсивностью проявлений, гипертрофированное защитное поведение; подавленные исследовательская активность и комфортное поведение, отсутствие временной изменчивости цикла сон-бодрствование; ухудшение состояния шерсти, диарея и потеря веса. Слабое функциональное структурирование предоставленного пространства. Нарушения материнского поведения.	Превышение оптимального уровня стресса, вызванное недостаточными возможностями контроля за своим окружением в сочетании с низкой предсказуемостью среды
Снижение общего уровня двигательной активности и разнообразия поведения. Проявления апатии и в то же время вспышки деструктивного поведения, направленного на окружающую обстановку. Присутствие агрессивных неадекватно направленных форм поведения, возрастание доли стереотипов с низкой интенсивностью и высоким постоянством. Неполное использование пространства в сочетании с его нормальным функциональным структурированием.	Хронический недостаток уровня стресса (активации), вызванный недостаточными возможностями контроля за своим окружением в сочетании с чрезмерно высоким постоянством и предсказуемостью среды.

Следующий после проведения диагностики шаг – выбор методов воздействия для оптимизации состояния животного. Общий характер таких воздействий должен компенсировать недостатки стимуляции: предоставить необходимые специфические стимулы при их отсутствии; ввести постоянный приток новых стимулов или иным способом понизить предсказуемость среды при хронически недостаточном уровне стресса; повысить предсказуемость и/или возможности контроля внешней среды при дистрессе.

На основе модели «Оптимизации» нами была разработана классификация методов «обогащения среды», в которой они делятся по принципу влияния на степень предсказуемости и возможности контроля среды (Рис. 9.). При верной диагностике состояния схема позволяет выбрать оптимальный метод для каждого конкретного случая.

Методы обогащения среды в зоопарках



Рис. 9. Классификация методов «Обогащения среды» (из Попов и др., 2006)

Таким образом, работа по повышению благополучия конкретных животных строится в соответствии со схемой, представленной на рис 10.

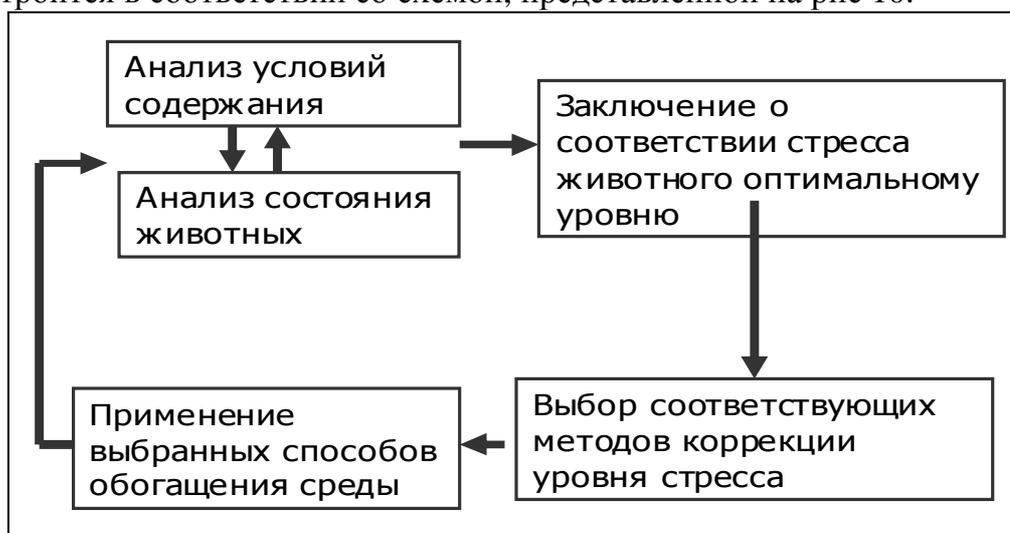


Рисунок. 10. Схема действий при планировании работы по обогащению среды

5.5. Проблема «зоопарковской стереотипии»

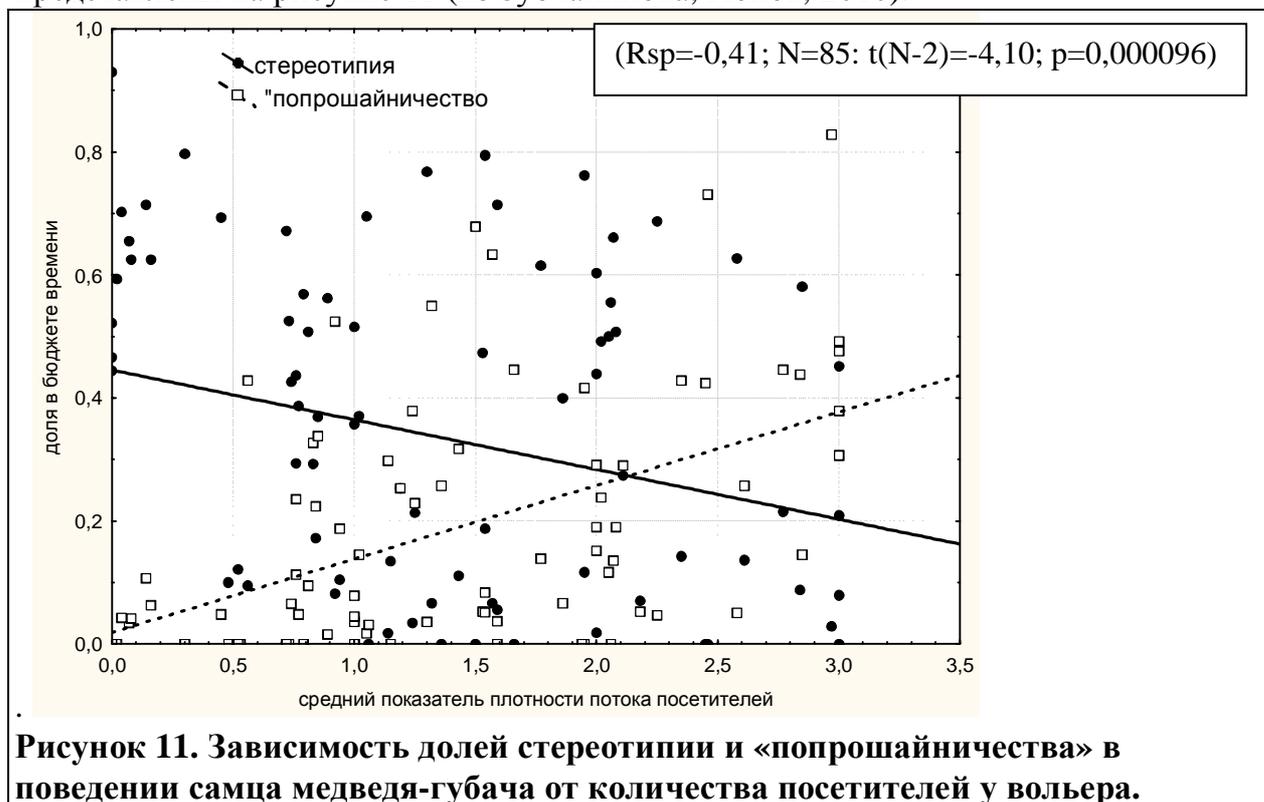
Этим термином обозначают обычное в зоопарках нарушение поведения, когда животное многократно, без видимой цели повторяет одни и те же движения (Odberg, 1978). На сегодняшний день вопрос о механизмах возникновения «стереотипии» не решен. В работе предлагается такое решение с позиций модели «Оптимизации»: стереотипия это способ своим поведением экстренно повысить определенность среды, за счет циклического восприятия связи между собственными движениями и определенными внешними стимулами (при этом сама среда предельно сужается). В этом случае понятно, что стереотипия – экстренный адаптивный ответ на дистресс в тех ситуациях, когда иные ответы, способные понизить уровень стресса, невозможны.

В случае если выводы из модели «Оптимизации» в отношении зоопарковской стереотипии верны, и это действительно поведение, направленное на снижение неопределенности среды и соответствующее снижение уровня стресса, то такое поведение должно конкурировать с другими способами снижения неопределенности среды. В случае справедливости альтернативной гипотезы, что стереотипия не несет адаптивной нагрузки, а лишь отражает состояние фрустрации, подверженность стереотипии должна быть положительно связана с частотой ситуаций, способных вызвать фрустрацию.

Исходя из этих положений, мы исследовали связь между выраженностью стереотипии и выраженностью другой специфической зоопарковской формы поведения: выпрашивания подкормки у посетителей. Поскольку «выпрашивание» никак не связано с реальной потребностью в корме (в зоопарке животные ежедневно получают постоянный рацион), то есть основания считать эту форму поведения способом повышения определенности (в данном случае –

контролируемости) среды (Непринцева, Вошанова, 2009а), т.е. конкурентным способом снижения уровня стресса. В тоже время «попрошайничество» (не всегда удачное) – это поведение, связанное с повышенным возбуждением и, иногда, с фрустрацией. Таким образом, в случае справедливости представлений о стереотипии, как об адаптивной реакции, снижающей стресс за счет повышения контролируемости среды, связь стереотипии и попрошайничества должна быть отрицательной; в случае справедливости альтернативной гипотезы – положительной.

Для тестирования этих гипотез мы использовали материал о поведении самца медведя-губача, собранный сотрудницей отдела научных исследований Московского зоопарка Е.В.Зубчаниновой. Медведь, за которым велись наблюдения, достаточно часто проявлял, как зоопарковскую стереотипию (пэйсинг), так и выпрашивание подачек у посетителей. Результаты анализа зависимости этих двух форм поведения от количества посетителей у вольера представлены на рисунке 11 (из Зубчанинова, Попов, 2010).



Полученный результат подтверждает гипотезу о природе «зоопарковской стереотипии», построенную на основе модели «Оптимизации» и позволяет проводить дальнейшие разработки системы мер по снижению стереотипного поведения у зоопарковских животных.

5.6. Заключение о работоспособности модели.

Использование модели «Оптимизации» в работе по повышению благополучия животных в Московском зоопарке показало, что она оказалась удачной теоретической базой, объединившей различные направления практической работы по повышению благополучия животных Московского зоопарка. Вытекающая из модели схема механизмов влияния обогащения среды на состояние животных стала основой для классификации практических способов обогащения и для разработки «правил выбора» этих способов в конкретных ситуациях. Сложившийся подход расширяет принятые рамки понятия «обогащение среды» и способствует дальнейшей разработке и конкретизации применяемых приемов и методов.

Приведенные в работе описания конкретных случаев успешной коррекции поведения животных подтверждают практическую применимость предложенных подходов.

ГЛАВА 6. СФЕРА ДЕЙСТВИЯ, ОГРАНИЧЕНИЯ И ФАЛЬСИФИЦИРУЕМОСТЬ МОДЕЛИ «ОПТИМИЗАЦИИ УРОВНЯ СТРЕССА»

6.1. Сфера действия модели.

6.1.1. Ограничения сферы действия.

Предлагаемая модель непосредственных механизмов поведения не является альтернативой имеющимся в этой области объяснительным схемам – она их не заменяет, а дополняет. Сфера действия модели «Оптимизации уровня стресса» распространяется на ситуации, когда реальный уровень стресса существенно отклоняется от оптимальных значений, при этом: а) отсутствуют стимулы, запускающие «автоматические» поведенческие программы, б) нет сильного специфического мотива и в) невозможно или невыгодно оптимизировать уровень стресса путем изменения интенсивности стимуляции.

Объяснения и предсказания, сделанные на основе модели «Оптимизации», касаются форм поведения, выделенных «по результатам» - форма движений, как правило, не может быть объяснена стремлением изменить уровень стресса. Кроме того, на поведение, безусловно, влияет, физиологическая утомляемость исполняющих систем и органов, но это влияние никак не учитывается моделью «оптимизации».

6.1.2 Распространение сферы действия.

При разработке концепции «Оптимизации стресса» были использованы данные и подходы большинства основных наук, изучающих поведение. В свою очередь и выводы из этой концепции могут оказать влияние на различные направления исследований поведения, в том числе и в тех вопросах, которые выходят за рамки модели «Оптимизации». Среди этих вопросов: 1) поиск адаптивных «выгод» в поведенческой экологии и эволюционном анализе

поведения (влияние поведения особи на собственную чувствительность к стрессирующей стимуляции может рассматриваться как очень существенная «выгода», которая не учитывается в рамках господствующей парадигмы); 2) вопрос о характере связей различных показателей стресс-реакции с психологическим восприятием стрессора (известно, что снижение неопределенности защищает организм от повреждающего действия кортикостероидов, но недостаточно данных о том, понижается ли общая интенсивность стресс-реакции или лишь ее отдельные компоненты, чреватые дистрессом); 3) вопрос о возможной роли мозговых опиоидов в неизученных до сих пор нейро-химических механизмах эффекта снижения повреждающего воздействия кортикостероидов при уменьшении уровня неопределенности внешней среды; 4) в области сравнительной психологии - вопрос о селективной ценности способности адекватно (точно) оценивать объективный уровень неопределенности внешней среды (ошибки в таких оценках могут обходиться очень дорого, но существует возможность неадекватного восприятия уровня неопределенности, как крайнего средства оптимизации уровня стресса. Не исключено, что именно реализация такой возможности лежит в основе симптоматики некоторых психических расстройств, например, аутизма); 5) вопрос о роли продолжительности памяти, как фактора, влияющего на протекание стресс-реакции при повторяющихся воздействиях стрессора, и через это - на систему социальных отношений и на систему использования пространства; 6) вопрос о происхождении и роли в коммуникации ритмических демонстраций (учитывая связь повторяемости движений с уровнем стресса исполняющей эти движения особи).

6.2. Фальсифицируемость модели и результаты проверок гипотез

В модели «Оптимизации» заложены однозначные связи между тремя основными переменными: предсказуемостью внешней среды, возможностью контроля и реальным уровнем стресса, а также правила, утверждающие, что животное всегда стремится поддерживать оптимальные значения своего уровня стресса. Это придает модели предсказательную силу, позволяющую строить проверяемые гипотезы, т.е. делает ее фальсифицируемой. В работе даются примеры построения подобных гипотез и успешной проверки некоторых из них. Кроме того, важным и убедительным подтверждением модели служит система практических мероприятий по повышению психического благополучия млекопитающих в зоопарке.

При анализе соотношения модели «Оптимизации» с более, чем десятью различными, получившими научное признание, объяснительными схемами не обнаружилось ни противоречий с известными фактами ни существенных расхождений в объяснительных схемах. При этом модель «Оптимизации» объясняет более широкий круг явлений, чем другие теории, оперирующие теми же фактами или объясняющие те же явления. Само по себе то, что некая

объяснительная схема, не вступая в противоречие ни с одной из более чем десяти различных теорий из области зоологии, физиологии и психологии, успешно оперирует фактами, которые используют все эти теории и связывает между собой различные аспекты одного феномена, - серьезный аргумент в пользу этой объяснительной схемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенная концепция рассматривает оптимизацию уровня стресса как ведущий неспецифический побудительный мотив (непосредственную причину) поведения, связывающий внешнюю ситуацию (уровень стимуляции и степень неопределенности этой стимуляции) с состоянием организма (стрессом). При этом показано, что оптимальный уровень стимуляции и соответствующий оптимальный уровень стресса имеют не только ситуационную и индивидуальную, но и видовую специфику. Такой подход позволяет объединить в рамках одной концепции многие явления и процессы поведения, которые до сих пор изучали вне связи друг с другом и с видовым «адаптивным комплексом».

Центральное место в предложенной концепции занимает модель «Оптимизации уровня стресса» предполагающая, что животные стремятся к достижению оптимального уровня стресса и при этом способны изменять свою чувствительность к внешним стимулам, воздействуя на степень неопределенности этих стимулов и среды в целом. Универсальный непосредственный механизм оптимизации стресса – манипуляции составляющими неопределенности – уровнями предсказуемости и контроля. Регуляция этих показателей может осуществляться поведением разных модальностей и уровней. Если уровень стресса близок к оптимуму, то в ответ на внешние изменения неопределенности внешней среды можно ожидать поведения, компенсирующего эти изменения (т.е. возвращающие уровень стресса к оптимуму). Это создает основу для построения гипотез, поддающихся экспериментальной проверке. Из модели следует, что оптимизация уровня стресса является реальной функцией многих поведенческих проявлений, дающей существенные селективные преимущества и мотивированной достижением психологического комфорта.

Предполагаемые в модели механизмы имеют очевидную генетическую основу и приносят явные селективные преимущества. Таким образом, эти механизмы можно рассматривать как признаки, подверженные эволюционным изменениям. Механизмы, о которых идет речь, управляют изменениями уровня стресса, а определенный уровень стресса, согласно принятой системе взглядов, всегда присутствует у любого позвоночного. Это позволяет считать рассматриваемые моделью механизмы неспецифическими, т.е. не связанными жестко с каким-либо определенным типом стимуляции или с ограниченным кругом функций поведения. Наконец, заложенные в модель правило «оптимума стресса» и зависимости между основными переменными, влияющими на уровень стресса,

придают ей предсказательную силу. Модель рассматривает механизмы поведения одновременно на проксимальном и ультимативном уровнях и, таким образом, ликвидирует разрыв между эволюционным подходом и исследованиями непосредственных механизмов поведения. Одновременно, оперируя теориями из зоологии, физиологии и психологии и сводя их в непротиворечивое целое, модель демонстрирует продуктивные возможности междисциплинарного подхода и позволяет привлекать для анализа поведения данные и представления всех этих дисциплин. Тем самым реализуется основа целостного научного подхода к феномену поведения. Разработанный в ходе работы понятийный аппарат создает базу такого подхода.

Модель показала свою работоспособность при анализе социального поведения, выявив роль неопределенности в формировании мотивов социального взаимодействия, неспецифическую адаптивную составляющую социальной связи и создав основу для классификации социальных структур, как проявлений «социальной зависимости».

На основе модели «Оптимизации» была разработана более частная модель механизмов исследовательского поведения, позволившая строить гипотезы о зависимости интенсивности исследовательского поведения от степени новизны и от характерного для вида оптимального уровня стресса. Эти гипотезы получили подтверждение при экспериментальной проверке.

В сфере практического применения – повышения благополучия животных при содержании в неволе, модель «Оптимизации» послужила основанием для разработки и успешного применения системы мер по «обогащению среды обитания» в Московском зоопарке.

Таким образом, поставленная в начале работы цель достигнута. Модель «Оптимизации уровня стресса» позволяет рассматривать в общих рамках многие поведенческие проявления разных модальностей и уровней; выявлять мотивационную основу и адаптивный смысл ряда сложных феноменов поведения; строить тестируемые гипотезы, дающие возможность ее фальсифицировать; разрабатывать и применять на практике методы коррекции нарушений поведения. Объяснительные схемы на основе модели строятся строго с позиций индивидуального отбора.

ВЫВОДЫ

- Оптимальный уровень стресса имеет не только индивидуальную и ситуационную, но и видовую, специфику.
- Оптимизация уровня стресса - процесс поддержания динамического равновесия, которое в зависимости от характера отклонений от оптимума может достигаться как понижением, так и повышением уровня стресса.

- Один из основных механизмов оптимизации уровня стресса – поведение, влияющее на воспринимаемую животным степень неопределенности среды и таким образом изменяющее чувствительность к внешней стимуляции.
- Оптимизация уровня стресса является самостоятельной функцией и одновременно важным неспецифическим мотивом поведения.
- Разработана модель действия механизмов оптимизации уровня стресса, позволяющая предсказывать характер поведенческого ответа на конкретные изменения среды и анализировать неспецифические адаптивные «выигрыши» от различных форм поведения.
- Тенденции к усилению социальных связей проявляются по мере возрастания уровня стресса, а само усиление связей правомерно рассматривать, как адаптацию к условиям стрессогенной среды.
- Выделены основные неспецифические (т.е. не связанные с устойчивыми индивидуальными характеристиками особи) факторы, влияющие на исследовательское поведение: исходный уровень стресса относительно оптимальных значений; степень стрессирующего воздействия нового объекта; наличие и степень специфической мотивации, которую вызывает объект исследований.
- Модель «Оптимизации уровня стресса» послужила теоретической основой, объединившей различные направления практической работы по повышению благополучия животных Московского зоопарка и способствующей дальнейшей разработке и конкретизации применяемых приемов и методов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я безмерно благодарен своим Учителям: Михаилу Ефимовичу Гольцману и Владимиру Моисеевичу Смирину, без влияния которых эта работа была бы просто невозможна. Светлана Александровна Шилова многие годы руководила экспедициями, в которых мне посчастливилось работать. Спасибо ей за эти возможности, полученный опыт и радость общения. Трудно переоценить помощь моих ближайших друзей, соавторов и соратников Ольги Геннадиевны Ильченко и Андрея Всеволодовича Чабовского, которые оказывали всестороннюю поддержку, участвовали в конкретных проектах и обсуждении теоретических проблем на всех этапах работы. Все годы работы в зоопарке я ощущал поддержку и всемерное содействие Администрации Московского зоопарка, в первую очередь Генерального директора Владимира Владимировича Спицина. Я искренне благодарен сотрудникам отдела научных исследований Московского зоопарка и сотрудникам зоологических отделов зоопарка, а также проходившим в отделе в разные годы практику студентам и юннатам КЮБЗа. В особенности я благодарен за заинтересованное внимание и сотрудничество Елене Сергеевне Непринцевой, Ирине Павловне Воцановой, Варваре

Александровне Мешик, Галине Владимировне Вахрушевой и Ирине Анатольевне Алексеичевой. Чрезвычайно ценной была помощь зарубежных коллег Томаша Пеша, Павла Брандла (Чехия) и Ирины Хохловой, Бориса Краснова (Израиль) предоставивших возможность работы с животными из своих коллекций. Я благодарен активным участникам и организаторам Московского Этологического Семинара, вселившим в меня уверенность в возможности написания настоящей рукописи. Отдаю себе отчет, сколько терпения и благожелательности потребовало сосуществование с автором в период подготовки рукописи от моих сотрудников, друзей и родных. Спасибо вам всем!

По теме диссертации опубликованы:

Статьи в ведущих рецензируемых журналах (Перечень ВАК)

1. Громов В.С., Попов С.В., 1979. Некоторые особенности пространственно-экологической структуры поселений монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) и попытки воздействия на неё фармакологическими средствами // Зоол. ж. 58(10):1528-1535
2. Чабовский А.В., Попов С.В., 1989. О репродуктивных стратегиях у краснохвостой песчанки (*Meriones libycus*) // Зоол. ж. 68(3): 99-106
3. Чабовский А.В., Лапин В.А., Попов С.В., 1990. Сезонная динамика социальной организации краснохвостой песчанки (*Meriones libycus*) // Зоол. ж. 69(8): 111-126.
4. Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г., 1994. Синдром социальности. Сравнительное исследование поведения песчанок // Ж. общ. биол. 55(1):49-69.
5. Попов С. В., Ильченко О. Г., Воцанова И. П., Чабовский А. В. 1994. Некоторые черты социальной организации песчанки Виноградова в Армении // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 99(3): 15-21.
6. Попов С.В., Воцанова И.П., 1996. Динамика агрессивных взаимодействий у "социальных" и "несоциальных" видов песчанок.// Зоол. ж. 75(1): 125-132
7. Попов С.В., Чабовский А.В. 1996. Факторы, влияющие на массу тела и площадь брюшной железы больших песчанок (*Rhombomys opimus*) в Юго-Восточных Каракумах. // Зоол.журн. 75(9): 1404-1412
8. Попов С.В., Чабовский А.В., Павлова Е.Ю. 1997 Большая песчанка (*Rhombomys opimus*) в природе и в лаборатории. // Зоол. ж. 76(2): 224-229
9. Попов С.В., Чабовский А.В. 1997. Поведение *Meriones tamariscinus* в природе (по данным визуальных наблюдений) // Зоол. ж. 77(3): 346-354
10. Попов С.В., Попов В.С., Попов А.С. 2001. Поведение пищух (*Ochotona hyperborea*, *O. alpina*) в окрестностях озера Лама (плато Путораны) //Бюллетень МОИП, Отделение Биологии. 106(6): 36-42

11. Мошкин М.П., Чабовский А.В., Герлинская Л.А., Попов С.В., Завьялов Е.Л., Попов В.В., Попов А.В., Колосова И.Е. 2001. Стресс и социальное поведение в природной популяции тамарисковых песчанок // Доклады Академии Наук 378(5): 712-714
12. Tchabovsky A. V., Popov S. V., Krasnov B. R., 2001. Intra- and interspecific variation in vigilance and foraging of two gerbillid rodents, *Rhombomys opimus* and *Psammomys obesus*: the effect of social environment // *Animal Behaviour*. 62, 965-972
13. Попов С.В., 2005. Механизмы формирования устойчивых внутригрупповых отношений у песчанок (Rodentia, Cricetinae) // Бюллетень МОИП, Отделение Биологии. 110(4): 98-100.
14. Попов С.В., Чабовский А.В. 2005. Понятие социальности в исследованиях млекопитающих // Зоол. ж. 84(1): 4-15
15. Попов С.В. 2006 Проблема адаптивности при исследованиях социальных структур // Ж. общ. биол. 67(5): 335-343
16. Попов С.В., Клинов А.Б., 2009. Устойчивость индивидуальных характеристик поведения монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в тесте "Выход из укрытия" // Журнал высшей нервной деятельности. 59(6):759-765.
17. Попов С.В., 2010. Неопределенность внешней среды и возбуждение/стресс как детерминанты поведения. // Ж. общ. биол. 71(4): 287-297

Статьи в сборниках

1. Гольцман М.Е., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. О социальном доминировании и образе жизни трех видов песчанок // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., с.165-170
2. Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песка на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности.// Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М., "Наука", с. 31-76
3. Попов С.В., Ильченко О.Г., 1985 Навязчивые двигательные стереотипы у млекопитающих в условиях зоопарка // Сохраним диких животных. Алма-Ата. «Кайнар», С. 26-31
4. Попов С.В. 1986а. Социальное взаимодействие и социальная структура - возможные связи характеристик поведения и популяционных структур.//Методы исследования в экологии и этологии. Пушино, с.121-141
5. Попов С.В., Ильченко О.Г. 1987. Специфика внутривидовых взаимодействий трех видов песчанок. // Доклады МОИП. 1985. Зоология и ботаника. М., с.38-42
6. Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А., 1989в. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. Т.17. С.5-57.

7. Попов С.В., Вахрушева Г.В. 1993. Этологические исследования в зоопарках и проблема поведенческой адаптации животных к условиям неволи // Научные исследования в зоологических парках. Вып.3, 171-192
8. Попов С.В., Чабовский А.В., 1995. Плотность популяции, социальная среда и поведение: возможные взаимосвязи. // Экология популяций: структура и динамика. М.: С. 183-202.
9. Попов С.В., Зубчанинова Е.В. 1995. Поведение и использование вольер крупными кошками в зависимости от количества посетителей// Научные исследования в зоологических парках. Вып.5, с.71-79.
10. Попов С.В., Попов А.С. 1995. Влияет ли изменение условий содержания на поведение короткоухих прыгунчиков (*Macroscelides proboscideus*)? // Научные исследования в зоологических парках. Вып.5, с.30-44
11. Попов С.В., Ильченко О.Г., Олехнович Е.Ю. 1998. Активность животных на экспозиции "Ночной Мир" // Научные исследования в зоологических парках. Вып.10, 211-218
12. Попов С.В. 2004. Механизмы формирования устойчивых внутригрупповых отношений у песчанок (Rodentia, Cricetinae). // В сб. "Млекопитающие, как компонент аридных экосистем" М., с.104-105
13. Попов С.В. 2004. Социальные взаимодействия песчанок в природе и в неволе // Вестник Информационного Центра ЕАРАЗА (ZIC EARAZA). Проблемы содержания и разведения мелких млекопитающих. М. с.25-33
14. Попов С.В. 2005. Проблема адаптивности при изучении эволюции социальных структур // В сб. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих" М., "Товарищество научных изданий КМК", с.44-47
15. Попов С.В., Ильченко О.Г., 2005. Поведение самцов различных видов песчанок при спаривании. В сб. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих". М., "Товарищество научных изданий КМК", с.336-339.
16. Непринцева Е.С., Ильченко О.Г., Попов С.В., Вошанова И.П. 2005. Поведение животных в зоопарках: человек, как средообразующий фактор // В сб. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих" М., "Товарищество научных изданий КМК", 2005, с.38-40
17. Попов С.В., Ильченко О.Г., Непринцева Е.С., Вошанова И.П. 2006. Теоретические основы работы по обогащению среды Научные исследования в зоологических парках. Вып. 20 М. С. 78-91.
18. Попов С.В., 2008. Социальность, как индивидуальное свойство. // В сб. "Человек в прошлом и настоящем: поведение и морфология" Москва, 2008, Ин-т этнологии и антропологии РАН, Ред. М.Л.Бутовская, с.49-64
19. Попов С.В., Ильченко О.Г. 2008 Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе (изд.2, расширенное и исправленное)

В сб. "Руководство по научным исследованиям в зоопарках" Москва, 2008, ISBN 978-5-904012-01-4, 3-66 с.

20. Подтуркин А.А., Попов С.В., Непринцева Е.С. 2008. Опыт обогащения среды двух гепардов (*Acinonyx jubatus*) в Московском зоопарке// Научные исследования в зоологических парках, Московский зоопарк, М., вып.24, с. 45-52.
21. Popov S., Itchenko O., Neprintseva E. 2008. Unpredictability, controllability and optimal arousal/stimulation level as applied to zoo environmental enrichment theory and practice // Proceedings of the Eighth International Conference on Environmental Enrichment. Vienna, 5-10 August, 2007. Ed. V.J.Hare&J.E.Kroshko, San Diego. The Shape of Enrichment, Inc. P.79-83.
22. Мешик В.А., Попов С.В. 2009. Оценка эмоционального состояния, как метод регистрации при наблюдении за социальным поведением лемуров ката // Научные исследования в зоологических парках. Вып.25, 104-117
23. Зубчанинова Е.В., Попов С.В., 2010. Мониторинг поведения медведя-губача (*Melursus ursinus inornatus*) в Московском зоопарке. // Научные исследования в зоологических парках Вып.26 с.52-70.

Монография

1. Володин И.А., Ильченко О.Г., Попов С.В., 1996. Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе. М. Изд-во Моск.зоопарка. 233 с.

Тезисы конференций.

1. Ивлева И.П., Попов С.В.1982. О навязчивых движениях у млекопитающих в зоопарке // Тезисы докладов 3 съезда ВТО, М., ,т.2, с.137-138
2. Шилова С.А., Попов С.В., Чабовский А.В., 1983.Поведенческий аспект восстановления оптимальной плотности популяции у грызунов // Поведение животных в сообществах. Материалы 3 Всес. конф. по поведению животных. М. С.255-258.
3. Попов С.В. 1986б. Различия в поведении и психофизиологии близких видов песчанок. Тезисы докладов 4 съезда ВТО. Москва, январь, 1986.Т.2: 153-154.
4. Попов С.В., Ильченко О.Г., Абрамова Е.В. 1989а. Некоторые межвидовые различия поведения песчанок в тестовой ситуации в связи с особенностями их социальных структур. Песчанки - важнейшие грызуны аридной зоны СССР. Материалы III Всесоюзного совещания. Ташкент: "Фан",: 148-150.
5. Попов С.В., Ильченко О.Г., Воцанова И.П. 1989б Наблюдения за социальным поведением песчанок Виноградова в Армении.// В кн. Песчанки - важнейшие грызуны аридной зоны СССР. Матери алы III Всесоюзного совещания. Ташкент, "Фан", с. 150-151.
6. Шилова С.А., Чабовский А.В., Попов С.В. Шилов А.И. 1989. Опыт направленного воздействия галоперидолом на поведение полуденных песчанок в природе.// В кн. Песчанки - важнейшие грызуны аридной зоны СССР. Матери алы III Всесоюзного совещания. Ташкент, "Фан", с. 153-154.

7. Popov S.V., Tchabovsky A.V., Voshchanova I.P., 1995. The dynamics of aggressive interactions in some gerbillidae species in relation to extent of sociality // In ASAB Summer Meeting. Behavioural Mechanisms and Evolution. Leiden, NL, P4
8. Попов С.В., Чабовский А.В. 1999. Понятие социальности в исследованиях млекопитающих // Тезисы докладов VI съезда ВТО. М. с 202
9. Попов С.В., Ильченко О.Г., Вошчанова И.П. 2003. Агонистические взаимодействия и социальные структуры песчанок. В сб. "Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд ВТО) М., 2003, с.275
10. Tchabovsky A. V., Popov S. V., Krasnov B. R. 2003. Concealed sociality in a solitary fat sand rat, *Psammomys obesus*: the ghost of the social past? 4th European Congress of Mammalogy. Abstracts Brno, 2003, 228
11. Neprintseva E., Popov S., Ilchenko O., Voschanova I. 2006. Theoretical approach to the zoo environment enrichment and it's application to keeper-animals interactions. // Animals, zoos and conservation. Summaries of III International Conference. Poznan. P. 21-22.
12. Попов С.В. 2007. Неопределенность, как детерминанта поведения // В сб. "IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов" Москва, 2007, Товарищество научных изданий КМК, с.21-22
13. Popov S., Ilchenko O., Neprintseva E. 2007. Unpredictability, controllability and optimal arousal/stimulation level as applied to zoo environmental enrichment theory and practice // 8th International Conference on Environmental Enrichment. Abstracts. Compiled by Sabine Fruhwirth, Schoenbrunn Zoo, Vienna, August 2007, p.56
14. Попов С.В. 2009. Актуальные проблемы исследований социальных систем и возможные пути их решения: социальная связь, как стресс-протектор // В сб. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих" Мат-лы 2 научной конференции. Тов-во научных изданий КМК с.37.