

ЕВРО-АЗИАТСКАЯ РЕГИОНАЛЬНАЯ АССОЦИАЦИЯ ЗООПАРКОВ И
АКВАРИУМОВ

ПРАВИТЕЛЬСТВО МОСКВЫ



МОСКОВСКИЙ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ПАРК

Научные исследования в зоологических парках

Выпуск 9

Москва

1997

Стресс, приспособительное поведение и благополучие животных в неволе.

И. А. Володин, Е. В. Володина

Московский зоопарк

ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие в США и особенно в европейских странах наблюдается всплеск исследований, направленных на изучение благополучия животных при содержании в неволе: на фермах, в научных лабораториях, зоопарках, цирках и даже в качестве домашних питомцев (Broom, Johnson, 1993; Kiley-Worthington, 1995; Swanson, 1995; Puppe, 1996; и др.). Эти исследования стимулируются необходимостью разработки новых этических и юридических правил содержания животных (Stauffacher, 1993; Adamczyk, 1995). В России появление такого законодательства - только вопрос времени.

Для зоопарков проблема благополучия животных, помимо юридических аспектов, представляет самостоятельный интерес. Вопросы благополучия напрямую связаны с улучшением условий содержания, разведением в неволе и предоставлением животным возможности проявлять весь спектр своего видового поведения, что повышает их привлекательность в экспозиции. Такие традиционные проблемы зоопарков, как различные поведенческие аномалии, возникающие в неволе, вопросы приручения, нарушения материнского поведения также являются проблемами благополучия (Mason, 1991; 1995; Kiley-Worthington, 1995).

Концепция благополучия животных тесно связана с проблемой адаптации организма к условиям внешней среды, как на физиологическом (стресс), так и на уровне приспособительного поведения (копинга) и психологическом уровнях (Broom, Johnson, 1993; Mendl, Deag, 1995; Wechsler, 1995; Duncan, 1996; Moberg, 1996; Жуков, 1997; и др.). Основные сложности в изучении благополучия связаны с выяснением условий, в

наибольшей степени отвечающих потребностям животных, и с разработкой методов оценки благополучия конкретных видов и более крупных таксономических единиц (к примеру, Broom et al., 1995; Carey, Fry, 1995; Weary, Fraser, 1995a,b; Neveu, Deputte, 1996).

Подготовленный нами обзор призван помочь специалистам зоопарков сориентироваться в поистине безбрежном море литературы по проблеме благополучия животных в неволе. Поскольку на благополучие животных, безусловно, влияет испытываемый ими стресс и то, в какой мере животные способны справиться с проблемами, изменяя свое поведение, в своем обзоре мы рассмотрим эти три концепции последовательно. В первом разделе рассматривается концепция стресса: история ее изучения; различные определения стресса; влияние стресса на организм; физиологические и поведенческие ответы на стресс. Во втором разделе, посвященном поведенческим адаптациям животных (копингу) рассматривается эволюционное происхождение приспособительного поведения, успешный и неуспешный копинг, копинг-стратегии и роль генетических и средовых факторов в их формировании. В третьем разделе рассмотрена концепция благополучия животных в неволе, приводятся общие принципы оценки и показатели благополучия. В заключении рассмотрены те положения концепций стресса, копинга и благополучия, которые представляют наибольший интерес для практической деятельности зоопарков.

СТРЕСС

История изучения

Проводя эксперименты на лабораторных грызунах, Г. Селье (Selye, 1946) обнаружил, что различные физические раздражители (тепло, холод, введение лекарственных препаратов) вызывали сходные реакции организма - увеличение надпочечников, уменьшение тимуса и изъязвление слизистой желудка. Этот стереотипный ответ организма был назван генерализованным адаптационным синдромом или стрессом. Селье выделил три стадии развития этого синдрома: 1) стадия тревоги, когда возникает перечисленная выше триада реакций; 2) стадия резистентности

или приспособления к действию раздражителя, на которой наблюдается уменьшение или исчезновение патологических реакций; 3) стадия истощения, когда при длительном действии раздражителя организм более не в силах поддерживать резистентность и триада изменений появляется вновь, но уже в значительно более выраженном виде.

Поскольку Селье не обнаружил никакой связи между природой воздействия и характером реакции организма, он определил стресс как “неспецифический ответ организма на любое дестабилизирующее внешнее воздействие” (Selye, 1950), рассматривая этот ответ в первую очередь как реакцию гипофиз-адреналовой системы организма.

Позднее было показано, что мощным фактором в развитии стресс-реакции является тот эмоциональный, психологический отклик организма, который возникает в ответ на воздействие. Появились свидетельства, что величина стрессорной реакции зависит главным образом не от физических свойств стимула, а от того, как его воспринимает животное (Weiss, 1971; Boissy, 1995; Жуков, 1997). На восприятие животным потенциальной или реальной “опасности” стимула оказывают влияние как генетические особенности, так и процессы обучения и памяти, отражающие его предшествующий опыт (Smelik, 1984; Bohus et al., 1987; Benus et al., 1991; Castanon, Mormede, 1994; Жуков, 1997).

Мощное модулирующее влияние на стрессорную реакцию оказывают факторы контролируемости и предсказуемости. Первыми работами в этой области стали исследования Дж. Мэсона (Mason, 1968; 1971). Так, он показал, что мощными активаторами гипофиз-адреналовой системы могут являться новизна обстановки, неопределенность и непредсказуемость ситуации. Повторив эксперименты Селье по тепловому воздействию, Мэсон предположил, что стресс-реакция у подопытных крыс возникала как ответ на новизну обстановки при помещении их в экспериментальные клетки, а не на последующее изменение температуры, т.е. физическое воздействие не являлось определяющим для развития стрессорного ответа. Он сделал предположение, что активность эндокринной системы может служить объективным показателем эмоционального состояния животного.

Классические эксперименты по влиянию степени контроля над ситуацией на развитие патологических последствий стресса были проведены Дж. Вейсом (Weiss, 1968, 1971). В его экспериментах одна группа крыс имела возможность избегать ударов электрического тока посредством особого поведения. Это одновременно предотвращало удары электротоком в другой группе, животные которой никак не могли сами влиять на ситуацию. Хотя животные обеих групп получали равное количество стимуляции, у крыс из первой группы наблюдалась только легкая эрозия слизистой желудка, тогда как у крыс из группы, лишенной контроля над ситуацией, развивались мощные язвы.

В тех случаях, когда животное не может реально контролировать ситуацию, даже ощущение субъективного контроля над ней может резко снижать патологический эффект стресса. Так, было показано, что если крыс подвергать неизбежному электрошоковому воздействию попарно, то они начинают драться между собой. У таких крыс морфологические и физиологические симптомы стресса выражены гораздо слабее, чем у животных, стрессированных по одиночке (Weiss et al., 1976; Жуков, 1997). Тот же эффект достигался при разделении партнеров перегородкой, предотвращающей прямую агрессию, но позволяющей угрожать друг другу (Weiss et al., 1976). Таким образом, если животное считает, что оно контролирует ситуацию (в данном случае, проявляя агрессию), разрушительное воздействие стресса на его организм снижается.

Влияние стресса на организм

Воздействия стресса на организм, в зависимости от многих факторов (силы, длительности, частоты, времени воздействия и многих других) могут иметь как положительные, так и отрицательные последствия. Стресс резко повышает защитные силы организма, позволяя животному справиться с проблемами или болезнью. В этом смысле положительное влияние стресса как активатора защитных сил организма несомненно (Меерсон, 1981; Китаев-Смык, 1983; Moberg, 1996; Жуков, 1997). Стресс помогает организму адаптироваться, однако, в случае истощения защитных сил само состояние стресса, а не первоначальное воздействие, становится

тем фактором, которое приводит к необратимым патологическим последствиям для животного или даже к смерти (Selye, 1946). С точки зрения исследования благополучия животных в неволе наиболее важными представляются именно отрицательные последствия стресса, особенно при умеренных, но длительных неблагоприятных воздействиях, которым подвергаются животные, содержащиеся в зоопарках и на фермах (Broom, Johnson, 1993).

Определение стресса

Использование концепции стресса практически во всех областях физиологии, психологии и социальной экологии привело к попыткам выделения разных форм стресса, таких как эустресс (положительный стресс), дистресс (негативный стресс), социальный стресс и т.д. (Ewbank, 1973; Selye, 1973). Под стрессом стали понимать самые разные состояния организма или воздействия на организм.

Во-первых, поскольку стрессорное воздействие вызывает изменения практически во всех системах организма, стресс часто рассматривают как “состояние, когда животное сталкивается с неблагоприятными физическими или эмоциональными условиями, которые вызывают нарушение его нормального физиологического или умственного равновесия” (Manser, 1992) или “любое смещение из оптимального состояния” (Block, 1985). Однако, из таких определений неясно, что следует понимать под оптимальным состоянием или равновесием (которое подвержено естественной флуктуации) и насколько сильным должно быть нарушение, чтобы можно было констатировать стресс. В противном случае под определение стресса будут попадать все незначительные гомеостатические вариации физиологического состояния, связанные, к примеру, с терморегуляцией или перевариванием пищи. Кроме того, если определять стресс так широко, то само понятие теряет смысл, поскольку в этом случае концепция стресса будет стремиться объять все обстоятельства, с которыми животное может столкнуться в течение своей жизни.

В качестве теоретической базы для понимания стресса как всеобъемлющего процесса выступает теория общего возбуждения, т.е. неспецифической активации, местом формирования которой является ретикулярная формация среднего мозга (Мэгун, 1965; Hennessey, Levine, 1979). В соответствии с этой теорией, все средовые стимулы (новизна, боль, и т.д.) после переработки мозгом возбуждают ретикулярную формацию, активируя связанные с ней многочисленные подсистемы и проявляются как активность гормональной, двигательной, нервной и других систем организма. Ответы всех этих систем представляют собой части генерализованного возбуждательного ответа, что позволяет некоторым авторам определять стресс как процесс, вызывающий изменения в любом физиологическом параметре (Murison, Ursin, 1982).

Во-вторых, Г. Селье и его последователи (Selye, 1973; Banks, 1982) придерживаются физиологического определения стресса как “неспецифического ответа организма на любое дестабилизирующее внешнее воздействие” (Selye, 1950) и проводят границу между “стрессом” и “не стрессом” в точке, где активируется гипофиз-адреналовая система. Однако, применение этого подхода на практике для количественного измерения стресса ограничивается тем, что уровни гормонов в организме варьируют чрезвычайно широко и неадекватно силе воздействия.

К примеру, ответы гипофиз-адреналовой системы могут наблюдаться при отсутствии потенциально вредного или неприятного воздействия и не всегда встречаются при негативной стимуляции (Mason, 1968; 1971). Кроме того, активность гипофиз-адреналовой системы существенно изменяется как в ходе взросления организма (Freeman, 1971), так и в течение суток (Kalin et al., 1985b; Ladewig, Smidt, 1989). В некоторых случаях стрессорное воздействие может в большей степени активировать симпатическую адреналовую систему, чем гипофиз-адреналовую (Жуков, 1997). Секреция кортикостероидов, основных гормонов, по которым традиционно производится измерение величины стресса, контролируется не только гипофиз-адреналовой, но и другими системами организма (Lang et al., 1983; Dunn, Kramarcy, 1984; Gibbs, 1986; Розен, 1994).

Таким образом, выбор физиологической “меры” стресса сопряжен с большими сложностями, связанными как с выбором параметров для измерения, так и с определением естественной флуктуации их базального уровня. При практическом использовании, особенно при работе в неконтролируемых условиях, необходимо подробно описывать способ измерения физиологических показателей стресс-ответа и соотносить их с изменениями, вызванными естественной сменой освещенности и температуры.

В-третьих, сложности практического приложения “физиологического” определения стресса при разработке концепции благополучия животных привели к появлению определений, в которых стресс рассматривается как действующий на организм фактор и его влияние оценивается через вызываемые им последствия (Fraser, Broom, 1990; Broom, 1996). В наиболее полной форме такое определение было дано Д. Брумом и К. Джонсоном (Broom, Johnson, 1993): “Стресс - это влияние среды на особь, которое перенапрягает ее контрольные системы и снижает ее приспособленность, или представляется вероятным, что это происходит”.

В этом определении два ключевых понятия - перенапряжение контрольных систем и снижение приспособленности, которые требуют разъяснения. Когда стрессирующий фактор воздействует на организм, это приводит к активации различных систем организма и появлению физиологических и/или поведенческих реакций, направленных на компенсацию влияния среды по принципу обратной связи. Невозможность скомпенсировать воздействие приводит к перенапряжению систем организма, что является его непосредственной, наиболее быстрой реакцией на стрессирующий фактор (Jensen, 1996).

Приспособленность можно определить как успех в передаче генов будущим поколениям. Приспособленность особи снижается из-за задержки начала размножения, уменьшения числа детенышей и сокращения периода репродукции. Эти последствия могут быть вызваны болезнями, повреждениями, поведенческими аномалиями, и сокращением

продолжительности жизни (Charlesworth, 1980; Sibly, Calow, 1983; Moberg, 1996).

К достоинствам определения стресса как фактора, вызывающего снижение индивидуальной приспособленности, можно отнести то, что оно позволяет провести границу между стрессом и гомеостатическим ответом организма. Если вызванное воздействием нарушение гомеостаза приводит только к расходу дополнительной энергии и не ведет к снижению приспособленности (к примеру, при кратковременном изменении температуры окружающей среды), то организм не испытывает стресса. Недостатком такого определения является то, что данное конкретное стрессовое воздействие предполагается оценивать через приспособленность, которая сама оказывается итогом множества различных стрессовых воздействий в течение жизни.

Кроме того, приспособленность как успех в передаче генов можно рассчитать только для умерших или переставших размножаться животных, для которых известно количество оставленных потомков. Поэтому на практике для ее оценки приходится использовать косвенные показатели (к примеру, вес, физическое состояние, наличие патологии в поведении и т.п.). Более того, при строгом следовании определению в некоторых случаях выводы могут быть абсурдными: к примеру, приспособленность равна нулю у поросенка, который был кастрирован и никогда не сможет оставить потомства, или у кур-несушек, яйца которых отбирают и едят. При таком способе оценки стресса оказывается, что кастрированные самцы мясных свиней стрессированы больше, чем самки, хотя содержатся и выращиваются точно в таких же условиях (Jensen, 1996).

Несмотря на все недостатки последнего определения, в большинстве исследований благополучия животных стресс рассматривается не как физиологическая реакция организма, а как влияние неблагоприятного фактора на организм (Broom, Johnson, 1993; Wechsler, 1995; Broom, 1996; Jensen, 1996).

Гормональные реакции организма в ответ на стрессирующее воздействие

Воздействие стрессора активирует гипофиз-адреналовую систему, что проявляется в увеличении синтеза и секреции кортиколиберина в нейронах гипоталамуса (рис. 1). Кортиколиберин стимулирует синтез и секрецию адренокортикотропного гормона (АКТГ) и β -эндорфинов в передней доле гипофиза. В зависимости от типа стрессора, из гипоталамуса могут выделяться и другие гормоны, стимулирующие секрецию АКТГ, вазопрессина и окситоцина. АКТГ, а также вазопрессин и окситоцин, стимулируют продукцию кортикостероидов корковым слоем надпочечников (обзор - см. Жуков, 1997).

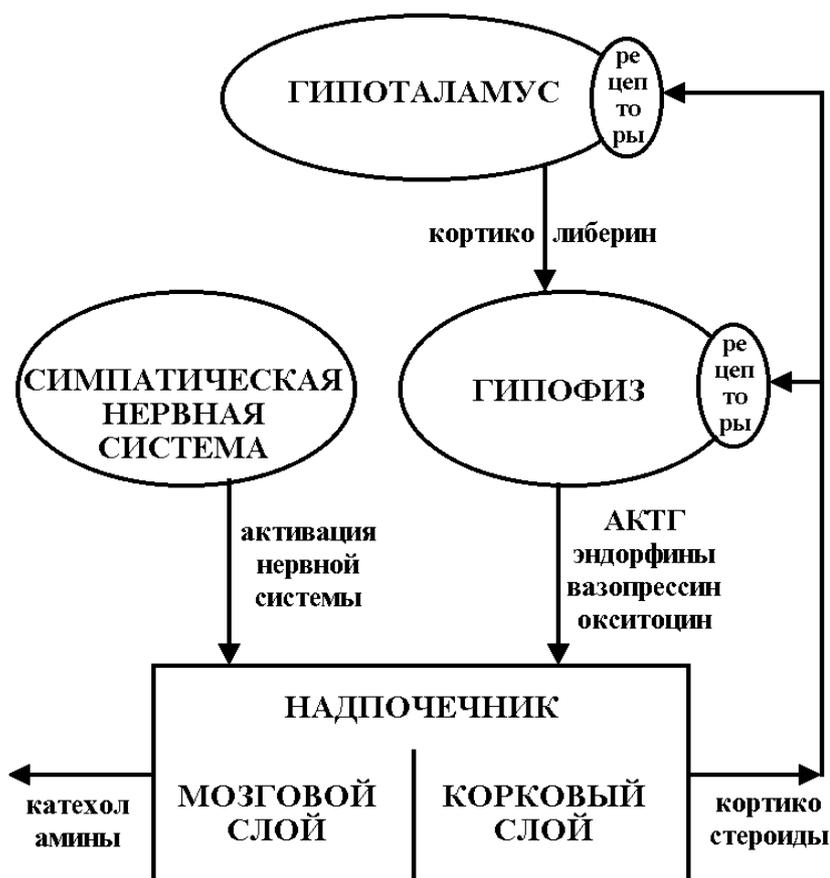


Рис. 1. Физиологический ответ на стресс гипофиз-адреналовой и симпато-адреналовой систем. Подробности в тексте.

Регуляция секреции кортикостероидов происходит по механизму отрицательной обратной связи. Кортикостероиды связываются с рецепторами, расположенными в гиппокампе, гипоталамусе и гипофизе, и таким образом тормозят секрецию кортиколиберина и АКТГ. Эффективность обратной связи определяет количество кортикостероидных рецепторов (Keller-Wood, Dallman, 1984; Sapolsky et al., 1990; Жуков, 1997).

Повышение уровня кортикостероидов приводит к снижению числа рецепторов и ослаблению чувствительности гипофиз-адреналовой системы к сигналам обратной связи. Когда все рецепторы связываются с молекулами гормонов, гипофиз-адреналовая система становится неуправляемой и перестает реагировать на дальнейшее увеличение уровня кортикостероидов снижением секреции кортиколиберина. В такой ситуации гипофиз-адреналовая система активно реагирует даже на низкоинтенсивные, в норме подпороговые стимулы, а внутри системы возникает положительная обратная связь (кортикостероидный каскад). В результате любое, даже незначительное воздействие на организм вызывает длительный подъем уровня стрессорных гормонов. Это приводит к развитию как стойких метаболических изменений (“болезней стресса”), так и депрессивноподобных нарушений в психической сфере (Sapolsky et al., 1986; 1990; Bohus et al., 1987; McEwen et al., 1993; Жуков, 1997).

Таким образом, реакция гипофиз-адреналовой системы может пойти либо по контролируемому пути, повышая защитные силы организма, либо, выйдя из под контроля, сама превратиться в разрушительный фактор, вызывающий тяжелые патологические последствия. Одним из наиболее распространенных тестов на сохранность обратной связи в гипофиз-адреналовой системе является дексаметазоновый тест (Carroll, 1985; Жуков, 1997). Дексаметазон - синтетический аналог кортикостерона. В случае нормального функционирования обратной связи в гипофиз-адреналовой системе при введении его в кровяное русло происходит резкое снижение концентрации эндогенных кортикостероидов. При развитии

стрессорной реакции по механизму положительной обратной связи подавления секреции кортикостероидов не происходит (Жуков, 1997).

КОПИНГ

Поведенческие реакции организма на неблагоприятные ситуации обычно объединяют под термином копинг (coping, от английского cope - совладать, справляться с чем-либо) (Mendl, Deag, 1995; Wechsler, 1995; Jensen, 1996). В некоторых случаях под копингом понимается любая, в том числе и физиологический ответ на стресс (Broom, Johnson, 1993). В нашем обзоре мы предпочитаем использовать слово копинг, так как наиболее точный перевод этого термина - приспособительное поведение, приспособление - сложен для использования, поскольку созвучен с понятием индивидуальной приспособленности как меры успеха в передаче генов следующим поколениям.

Определение копинга

Некоторые авторы определяют копинг через его влияние на физиологию стресса, возникшего под действием неблагоприятного стимула. Так, копинг рассматривается как “индивидуальный ответ на стрессор, посредством которого в норме вредные физиологические эффекты этого стрессора снижаются” (Schouten, Wierkema, 1991); или “подавление или редукцию вредоносных эффектов стресса, хотя несоответствие еще имеется” (Ödberg, 1989). Согласно этим определениям, копинг наблюдается как при неблагоприятных воздействиях, которые могут быть устранены с помощью копингового ответа, так и в ситуациях, в которых вредные физиологические эффекты могут быть только смягчены копингом, поскольку стрессор не может быть полностью устранен.

Другие определения подчеркивают функциональные последствия копинга, в первую очередь - его влияние на приспособленность организма (Frazer, Broom, 1990; Broom, Johnson, 1993). Копинг рассматривается как “контроль умственной и телесной стабильности. Отсутствие контроля может быть кратковременным или длительным. Длительная невозможность контролировать умственную или телесную стабильность ведет к сниженной приспособленности” (Broom, Johnson, 1993).

Наиболее полное определение, объединяющее и физиологический, и функциональный аспекты копинга, было предложено Б. Векслером (Wechsler, 1995): “Копинг есть поведенческий ответ, который имеет целью снижение влияния аверсивных (неблагоприятных) стимулов или физиологических показателей, связанных с приспособленностью”.

Успешный и неуспешный копинг

Копинг-поведение, также как и стресс, появилось в ходе эволюции как адаптивный ответ организма на неблагоприятные воздействия внешней среды (Mendl, Deag, 1995; Wechsler, 1995).

Успешность копинг-поведения определяется его эффективностью в снижении физиологических показателей стресса или в устранении неблагоприятной ситуации (Wechsler, 1995). Так, если копинг-ответ полностью компенсирует последствия неблагоприятного воздействия, копинг можно считать успешным. В случае, когда воздействие скомпенсировано не полностью, копинг неуспешен (Jensen, 1996).

Связь между успешностью копинга и приспособленностью более сложна. Если копинг неуспешен, приспособленность всегда снижается. Однако, она может снижаться и в случае успешного копинга (Broom, Johnson, 1993). К примеру, белобрюхие белозубки (*Crocodyra leucodon*) в условиях высокой плотности в естественных поселениях могут длительно существовать без видимых проявлений стресса, однако их размножение практически полностью подавлено (Щипанов, Олейниченко, 1993).

Копинг-поведение развивалось как адаптация к неблагоприятным воздействиям в естественных для животных условиях. Поэтому, если возникающая в неволе ситуация не встречается в природе (например, невозможность покинуть территорию высокоагрессивного партнера), копинг может быть неуспешным из-за отсутствия адаптивного поведенческого ответа (Wechsler, 1995). Кроме неадекватных ситуаций, сами условия содержания (ограничения пространства, доступность корма, наличие социальных партнеров и т.п.) могут создавать препятствия для выполнения животными эффективного копинг-поведения. Все это может приводить к возникновению различных поведенческих патологий, таких,

как стереотипы, аномалии полового поведения, повышенная агрессивность, апатия и другие (Mason, 1991; 1995; Broom, Johnson, 1993; Wechsler, 1995). Большинство этих поведенческих патологий представляют собой примеры неуспешного копинга, которые компенсируют неблагоприятные воздействия внешних условий, но не в полной мере.

Копинг-стратегии

В поведенческих исследованиях копинг-стратегия может быть определена как набор поведенческих действий, которые особь использует для того, чтобы справиться с возникшей проблемой.

Большинство публикаций по копинг-поведению подчеркивают различия только между двумя главными стратегиями, активной и пассивной (к примеру, Venus et al., 1991; Boissy, 1995; Mendl, Deag, 1995; Жуков, 1997). Животные, использующие активную копинг-стратегию справляются с проблемой посредством ее решения. Те животные, которые следуют пассивной стратегии, переживают, когда проблема решится сама собой.

Большинство работ по изучению активной и пассивной копинг-стратегий были проведены на линиях лабораторных крыс, селективированных по скорости выработки рефлекса активного избегания (Bohus et al., 1987; Venus et al., 1991; Castanon, Mormede, 1994; Жуков, 1997). Оказалось, что поведение животных разных линий различается не только по селективированному признаку, но и по целому ряду других поведенческих параметров. Обнаруженные различия можно рассматривать как две стратегии приспособления к неприятному воздействию (табл. 1).

Крысы разных линий сильно различаются по своим ответам на контролируемое и неконтролируемое воздействия. У животных с активной копинг-стратегией неизбежный стресс вызывает резкое снижение двигательной активности и тревожности, отказ от активного избегания и возрастание доли реакций избегания электрошока;

Таблица 1. Поведенческие признаки активной и пассивной копинг-стратегий у лабораторных грызунов в тестовых ситуациях (по Жукову, 1997).

Активная	Поведенческий признак	Пассивная
высокая	скорость выработки активного избегания	низкая
низкая	скорость выработки пассивного избегания	высокая
высокая	двигательная активность (в тесте открытого поля)	низкая
низкая	реакция затаивания	высокая
низкая	эмоциональность (количество “болюсов”)	высокая
высокая	тревожность (в крестообразном лабиринте)	низкая
низкая	исследовательская активность в лабиринте	высокая
высокая	стереотипия (при прохождении лабиринта)	низкая
высокая	агрессивность	низкая

напротив, структура поведения у животных с пассивной копинг-стратегией практически не меняется. Наблюдаемые изменения в поведении крыс с активной копинг-стратегией соответствуют синдрому “выученной беспомощности” - патологическому поведению, при котором наблюдается дефицит приспособительных поведенческих реакций. В то же время, воздействие контролируемого стрессора не оказывает влияния на поведение крыс с активной копинг-стратегией и вызывает увеличение доли реакций избегания электрошока только у крыс с пассивной копинг-стратегией (Жуков, 1997).

Физиологические ответы на неизбежный стресс у крыс с активной и пассивной копинг-стратегиями также принципиально различны. У крыс с активной копинг-стратегией наблюдается резкий подъем кортикостерона на фоне снижения количества кортикостероидных рецепторов и нарушения

регуляции обратной связи в гипофиз-адреналовой системе. Эти особенности позволяют трактовать ответ гипофиз-адреналовой системы как депрессоподобный и патологический. Напротив, у крыс с пассивной копинг-стратегией подъем кортикостерона осуществляется в рамках регулируемого процесса на фоне увеличения числа кортикостероидных рецепторов в гиппокампе (Жуков, 1997).

Таким образом, изменения в поведении и нейрохимии после неизбежного стресса имеют место только у крыс с активной копинг-стратегией, а у крыс с пассивной стратегией, наоборот, изменения в поведении вызывает контролируемый стрессор, т.е. стрессорная ситуация, требующая активных действий. Невозможность реализовать свойственную животному стратегию поведения ведет к нарушению адаптивных способностей организма (Жуков, 1997).

В некоторых исследованиях выделяется большее число копинг-стратегий. Так, Б. Векслер (Wechsler, 1995) выделяет четыре различных копинг-стратегии, рассматривая их как адаптации к различным типам аверсивных ситуаций, с которыми животные сталкиваются в естественной среде: избегание, устранение, ожидание и поиск. Стратегия избегания направлена на увеличение дистанции между особью и неблагоприятным стимулом. Вместо избегания стимула животное может воздействовать на него и попытаться устранить. Если ни избежать, ни устранить неблагоприятный стимул не удастся, неадаптивно повторять эти копинг-стратегии снова и снова. В такой ситуации животному выгоднее сохранять энергию и ждать, когда ситуация разрешится сама собой. Если неблагоприятная ситуация заключается в отсутствии необходимого ресурса, (к примеру, пищи или воды), поисковое поведение будет адаптивным ответом, поскольку оно повышает вероятность нахождения отсутствующего ресурса.

Копинг-стратегии, обнаруженные у животных в неволе, составляют часть их нормального поведенческого репертуара (Wechsler, 1995). Стратегии “избегания”, “устранения” и “ожидания,” возможно, развились для разрешения конфликтных ситуаций между особями в группе и при

взаимоотношениях с хищниками. Поведение избегания рассматривается как адаптивный, снижающий стресс ответ животного, столкнувшегося с проблемой, исходящей от доминантного сородича (Moberg, 1985; 1996), а пассивная (выжидательная) стратегия основана на том, что животное может оставаться необнаруженным, пока источник угрозы сам не покинет это место (Venus et al., 1991). Эволюции “поисковой” стратегии могут благоприятствовать естественные ситуации, которые характеризуются отсутствием важных для животного ресурсов (Wechsler, 1995).

Роль генетики и факторов внешней среды в формировании копинг-стратегий

Роль генетического фактора в развитии приспособительного поведения подтверждается тем, что селекция по экстремальному проявлению какого-либо поведенческого признака в пределах одной популяции может приводить к появлению линий животных, проявляющих либо активные, либо пассивные копинг-стратегии (Venus et al., 1991; Жуков, 1997). Устойчивые индивидуальные особенности реагирования на стимулы, проявляющиеся с раннего возраста, также могут свидетельствовать о наличии генетических основ различных стратегий поведения (Voissy, 1995). Некоторые данные подтверждают, что характер реагирования на стимул связан с основополагающими свойствами нервной системы, в первую очередь с возбудимостью и устойчивостью к стрессовым ситуациям (Дмитриева и др., 1986; Семагин и др., 1988).

С другой стороны, социальная депривация крыс с раннего возраста (12-15 дней) приводит к формированию поведенческих особенностей, которые можно трактовать как пассивную копинг-стратегию. Выращенные в изоляции самцы крыс при сравнении с животными из самцовых групп показывают более низкую скорость выработки активного избегания, более высокую эмоциональность и более низкую двигательную активность в тесте открытого поля (Вартанян, Петров, 1989).

Роль плотности естественных поселений в формировании агрессивного или неагрессивного типа поведения самцов белобрюхих белозубок показана в исследовании Н. Щипанова и В. Олейниченко (1993). В поселениях с высокой плотностью самцы не имеют индивидуальных

участков и не проявляют агрессивного поведения в тестовых ссаживаниях. В условиях низкой плотности самцы занимают индивидуальные участки и активно защищают их, а также проявляют агрессивное поведение в тестах. Интересно, что тип поведения белозубок тесно связан с репродуктивным успехом (размножаются только агрессивные самцы) и легко изменяется в зависимости от внешних условий. Изоляция в течение месяца приводит к формированию агрессивного типа поведения у всех самцов.

Таким образом, характер используемой копинг-стратегии зависит от комплексного влияния генетических и средовых факторов. Это несколько осложняет применение концепции копинг-стратегий на практике. Так, установив в ходе исследования, какой копинг-стратегии следует животное в данных обстоятельствах, нельзя ожидать, что в других условиях это животное будет использовать ту же самую копинг-стратегию, хотя генетические предпосылки могут определять предпочтение одной из них. Также очевидно, что возраст и связанные с ним характеристики (вес, размеры, индивидуальный опыт) оказывают непосредственное влияние на проявляемое животным приспособительное поведение. Молодое животное будет проигрывать в конфликтных ситуациях более взрослым и опытным, и для него пассивная стратегия будет более адаптивной, поскольку позволит избежать опасных конфликтов с более сильными соперниками. Однако, по мере взросления смена стратегии на активную может стать более выгодной (Mendl, Deag, 1995). Таким образом, следует ожидать, что при наблюдениях за животными, будет обнаружен широкий спектр переходов между крайними выражениями активной и пассивной стратегий. Ясно, что чем сильнее стратегии различаются, тем легче их описать и измерить. Тем не менее, идентификация даже дискретных стратегий создает значительные методологические проблемы (Jensen et al., 1995).

БЛАГОПОЛУЧИЕ

Определение благополучия

Изучение благополучия животных при содержании в неволе (в сельском хозяйстве, вивариях, зоопарках и питомниках) - одно из наиболее динамично развивающихся направлений прикладной этологии. Благополучие обычно определяют как “состояние особи, характеризующее ее попытки приспособиться к внешней среде” (Broom, Johnson, 1993) или “состояние, которое указывает на способность животных справляться с внешней средой, адаптироваться к ней и осуществлять эмоциональную оценку результата приспособления” (Purpe, 1996).

Одним из принципиальных моментов концепции благополучия является то, что благополучие животного может изменяться градуально, от плохого к хорошему и наоборот. Таким образом, благополучие может улучшаться или ухудшаться и выступает скорее как относительная, а не абсолютная величина. Однако, в конкретных условиях мы можем оценить благополучие животного как плохое или хорошее, подразумевая под этим весь спектр его попыток приспособления к внешней среде (Broom, Johnson, 1993; Broom, 1996).

Что ухудшает благополучие? Проблемы, с которыми сталкиваются животные и которые влияют на их нормальное функционирование, могут снижать их приспособленность, или не делать этого (Broom, Johnson, 1993; Moberg, 1996). К примеру, животное может незначительно поранить лапу вне репродуктивного периода и полностью выздороветь к его началу. В этом случае приспособленность животного не снижается, однако в период болезни его благополучие будет несколько хуже. Следует подчеркнуть, что небольшое снижение в приспособленности может оказывать меньшее влияние на благополучие, чем длительные безуспешные попытки справиться с проблемой, не затрагивающие приспособленность (Broom, Johnson, 1993; Purpe, 1996). Таким образом, благополучие зависит от того, сколько усилий (энергии) животное тратит на адаптацию к условиям среды и как долго оно затрачивает эти усилия.

Общие принципы оценки благополучия

До настоящего времени не разработано методов оценки благополучия по физиологическим, поведенческим показателям или показателям среды обитания, которые были бы применимы к различным ситуациям или к разным группам животных (обзор - см. Vroom, Johnson, 1993). Вместе с тем, можно выделить некоторые общие подходы к оценке благополучия.

Во-первых, оценка благополучия животных должна основываться на знании биологии данного вида в природе, особенностей его поведения при изменяющихся условиях и признаков неуспешности копинга. Для того, чтобы оценить данное поведение как патологическое, необходимо знать, какое поведение является для животного нормальным. Если вид малоизучен, то, наблюдая за ним в неволе, не всегда можно понять, относится ли данное поведение, например, к половому, или это патологическое поведение, выработавшееся в конкретных условиях содержания. Таким образом, незнание нормального естественного поведения животного затрудняет оценку его благополучия.

Наличие видовых особенностей ответов животных на ссаживание можно проиллюстрировать на приматах. Так, соединение самцов тупай (*Tupaia belangeri*) вызывало резкое снижение активности, увеличение концентрации кортикостероидов, прогрессивное снижение веса тела и смерть субординантных самцов, если их вовремя не отсаживали (von Holst, 1985). В природе субординантные самцы тупай стремятся покинуть территорию доминантного самца, и невозможность сделать это в экспериментальных условиях приводила к резкому снижению благополучия. Наоборот, объединение в гомосексуальные пары содержащихся изолированно макак-резусов (*Macaca mulatta*) или макак-крабоедов (*Macaca fascicularis*) приводило к улучшению психологического благополучия партнеров (Crockett et al., 1994; Eaton et al., 1994).

М. Боциа с соавторами (Voccia et al., 1995) подчеркивают важность не только видовых, но и индивидуальных особенностей ответов на неблагоприятные воздействия у высокоорганизованных млекопитающих.

Различия в ответах на стресс у нечеловекообразных приматов связаны с их предшествующим опытом, присутствием знакомых сородичей, доступностью социальной поддержки и различиями в темпераментах отдельных животных. Различия в поведенческих ответах на стрессоры обсуждаются также в литературе по копинг-стратегиям (Mendl, Deag, 1995; Wechsler, 1995; Жуков, 1997; и др.).

Во-вторых, в процесс адаптации к среде вовлечены многие системы организма (Broom, Johnson, 1993; Розен, 1994; Жуков, 1997; и др.). Поэтому оценку изменения благополучия целесообразно производить одновременно по нескольким переменным, поскольку измерение только какого-либо одного параметра может привести к неадекватным выводам (Broom, 1996; Pedersen, 1996).

К примеру, при сравнении благополучия содержащихся по одиночке и попарно самок макак-резусов не было обнаружено различий в репродукции, заболеваемости и иммунных стрессовых ответах. Однако самки из пар большую часть времени проводили в дружеских социальных взаимодействиях, у них повышалась активность и уменьшалось проявление некоторых форм патологического поведения (кусание ногтей) по сравнению с содержащимися по одиночке животными, что позволило сделать вывод об улучшении благополучия при попарном содержании (Eaton et al., 1994).

Некоторые ответы на аверсивные ситуации не показывают градуального изменения в зависимости от величины стимула и возникают по принципу “все или ничего”, как, к примеру, реакции отдергивания при боли или отскакивания при испуге (Broom, Johnson, 1993). Однако, многие ответы организма можно измерять количественно. Так, в исследовании на овцах было показано, что возрастание частоты сердечных сокращений может свидетельствовать о величине возбуждения животных при предъявлении разнообразных стимулов, от помещения в незнакомую вольеру до подхода человека с собакой (Baldock, Sibly, 1990). Однако, сила ответа животного не может возрастать бесконечно, и в том случае, когда величина ответа достигает своего максимального уровня, она остается на

этом уровне и при дальнейшем увеличении стимуляции. К примеру, при увеличении количества полок в клетке с гривистыми мангабеями (*Cercocebus albigena*) с 0 до 5 наблюдали снижение агрессивности и локомоторной активности и увеличение сплоченности группы. Дальнейшее увеличение числа полок от 5 до 15 не приводило к достоверному изменению измеряемых поведенческих показателей (Neveu, Deputte, 1996).

В-третьих, для оценки благополучия необходимо знание предпочтений животных в каждый конкретный период их жизненного цикла. Предпочтения животных меняются в течение годового цикла и в течение всей жизни. Так, при наступлении сезона размножения внимание животных начинают привлекать партнеры противоположного пола. Все остальное время года фактор наличия половых партнеров может не быть ведущим и уступать по важности таким факторам, как пища или наличие убежищ, что особенно заметно при наблюдении за одиночными видами (Gillett, 1988).

Предпочтения животных можно оценивать, сравнивая распределение времени между разными формами активности в обедненной и структурированной среде (Broom, Johnson, 1993). Бюджеты активности в естественных местообитаниях необходимо учитывать, однако они не могут служить эталоном, поскольку в условиях неволи некоторые виды активности не имеют решающего значения, в первую очередь формы поведения, связанные с поиском пищи и защитой от хищников. В неволе “богатую” среду моделируют, предоставляя изучаемым животным неограниченный доступ к любым возможным ресурсам. В качестве примера можно привести исследование А. Столба и Д. Вуд-Гуша (Stolba, Wood-Gush, 1989), которые изучали бюджеты активности в специально созданном “свином раю”. Оказалось, что несмотря на неограниченное количество комбикорма, домашние свиньи предпочитали тратить 31% времени на пастьбу и 21% - на выкапывание корней.

Другие способы оценки предпочтений и важности ресурсов основаны на экспериментальных методах. Животным предлагают на выбор несколько ресурсов или их сочетаний, как в классических экспериментах Г. Харлоу по

выбору детенышем макака-резуса модели жесткой кормящей или мягкой некормящей “матерей” (Harlow, Harlow, 1965); или оценивают важность ресурса по усилиям, затраченным на его получение, по длительности нажатий на рычаг при оперантном научении (Ladewig, Matthews, 1996).

В-четвертых, благополучие животных может быть измерено через такие субъективные показатели, как боль, страдание, удовольствие, радость и т.д. В последнее время в большинстве исследований благополучие рассматривается через призму ощущения, чувства, как эмоциональная самооценка животным своего состояния (Duncan, 1996; Moberg, 1996; Pedersen, 1996; Puppe, 1996; van Putten, 1996). Эмоциональная оценка сама по себе имеет важные функции: приятные вещи приближаются и используются для удовлетворения потребностей; неприятные вещи избегаются, как и вызываемые ими вредные последствия (Вартанян, Петров, 1989; van Putten, 1996).

Основная сложность этого подхода состоит в разработке методов оценки субъективного самоощущения животного. В качестве работ, посвященных решению этой проблемы, можно привести исследования соотношения звуков разной структуры у гепарда (*Acinonyx jubatus*) как показателя уверенности или неуверенности (Володина, настоящий сборник), или вокальных сигналов у поросят при нарастающем аверсивном воздействии (Weary, Fraser, 1995b) и при нарастании пищевой мотивации (Weary, Fraser, 1995a). Очень интересный подход к оценке состояния беспокойства предложен в исследовании М. Карей и Дж. Фрай (Carey, Fry, 1995), на основании описания поведения свиней после введения им лекарственного препарата, вызывающего состояние тревоги у человека.

Показатели для оценки благополучия

Поскольку в настоящее время критерии оценки благополучия по субъективным показателям животных еще только разрабатываются, на практике используются показатели, выработанные на основании опыта содержания животных в неволе. Эти критерии условно можно подразделить на показатели жизненных ожиданий, физического состояния, физиологические и поведенческие. Это подразделение сделано только для

удобства изложения, поскольку все показатели связаны между собой и широко перекрываются.

Показатели жизненных ожиданий. К показателям жизненных ожиданий традиционно относят продолжительность жизни и репродуктивный успех в течение жизни (Broom, Johnson, 1993). Если в одних условиях животные живут в два раза дольше, чем в других, то очевидно, что их благополучие во втором случае значительно хуже. К примеру, киты и дельфины, содержащиеся в бассейнах размером не больше, чем бассейны для плавания людей, живут гораздо меньше, чем те, которые содержатся в больших морских океанариумах или живут в природе. Птицы, пойманные в природе, часто имеют короткие жизненные ожидания в неволе, и приматы, содержащиеся в качестве домашних любимцев, редко живут столь долго, сколько животные в хороших условиях в зоопарках (Володин, 1991; Broom, Johnson, 1993).

Задержки и неудачи в репродукции у животных с сезонным размножением могут быть связаны с несоответствием силы стимулирующих факторов внешней среды в неволе по сравнению с природными местообитаниями, что может приводить к недостимуляции эндокринной системы (Володин, 1991; 1994). Сниженный репродуктивный успех может быть также связан с разнообразными поведенческими аномалиями (Lindsay, 1985; Mason, 1991). Выращивание в неадекватной социальной среде приводит к отказу от детенышей у приматов и домашних копытных (Harlow, Harlow, 1965; Broom, Johnson, 1993). Повышенное беспокойство, в том числе и со стороны партнеров по клетке, может приводить к уничтожению потомства (Brand, Cullen, 1967; Роздина, 1991; Володин и др., 1996).

Показатели физического состояния. Одним из показателей благополучия, основанных на физическом состоянии животного, является изменение веса. Прекращение роста и развития, сопровождающееся потерей веса - это ранний показатель того, что особь не сможет размножиться, больна и, вероятно, будет жить в течение более короткого времени (Broom, Johnson, 1993). Потеря веса часто бывает вызвана

социальными факторами: повышенной агрессией со стороны партнеров (von Holst, 1985) или сменой социального окружения (Володин, 1994; Boissy, le Neindre, 1997). Частая подверженность болезням и иммуноподавление также могут свидетельствовать о неблагополучии (Kiley-Worthington, 1995; Moberg, 1996).

Такие физиологические показатели, как изменение частоты сердечных сокращений, частоты дыхания и температуры тела могут свидетельствовать о возбуждении животного, в том числе и при воздействии неблагоприятных факторов (Baldock, Sibly, 1990; Boissy, le Neindre, 1997). Однако, эти показатели в большей мере связаны с увеличением локомоторной активности, чем возбуждения (Hopster, Blockhuis, 1994), обладают высокой межиндивидуальной вариабельностью (Clement, Barrey, 1995) и быстро снижаются до базальных величин (Baldock, Sibly, 1990). Все это затрудняет их использование для оценки благополучия в течение длительного времени.

Физиологические показатели. В качестве физиологических показателей сниженного благополучия обычно рассматривают высокую активность симпато-адреналовой и гипофиз-адреналовой систем. Уровень АКТГ, кортикостероидов и катехоламинов быстро возрастает после неприятной ситуации и быстро (в течение 20-40 минут) снижается до исходных значений, даже если воздействие продолжается (Sakellaris, Vernikos-Danellis, 1975). Таким образом, единичное измерение уровня кортикостероидов дает информацию о благополучии животного только в течение нескольких часов перед взятием анализа. На результат также оказывает влияние дневная ритмика секреции гормонов (Kalin et al., 1985b; Ladewig, Smidt, 1989).

Эпизодическая природа секреции кортикостероидов была показана в исследовании Дж. Ладевига и Д. Смида (Ladewig, Smidt, 1989). У быков с живленной канюлей производили взятие крови раз в час. Суточные уровни кортикостероидов давали мало полезной информации из-за большого разброса значений, однако число пиков секреции было выше у привязанных животных, чем у свободно пасущихся. Таким образом,

главная причина, почему единичные и случайные измерения гормонов недостаточны - адаптация гипофиз-адреналовой системы к воздействию по принципу обратной связи. Поэтому, снижение уровня кортикостероидов не означает, что возникшая проблема уже решена (Broom, Johnson, 1993).

С другой стороны, возрастание уровня кортикостероидов при активации гипофиз-адреналовой системы в результате неблагоприятного воздействия может происходить на фоне сохранения контролируемости их секреции по механизму обратной связи, или на фоне развития патологического “кортикостероидного каскада” при снижении чувствительности гипофиз-адреналовой системы к сигналам обратной связи (Жуков, 1997). Используя дексаметазоновый тест, можно диагностировать сохранность обратной связи в гипофиз-адреналовой системе и, соответственно, тип физиологического ответа - адаптивный или патологический (Carroll, 1985; Жуков, 1997). На наш взгляд, использование этого теста для оценки благополучия животных является очень перспективным.

Поведенческие показатели. Поведенческие показатели благополучия наиболее заметны и легко регистрируемы. К ним относятся разнообразные формы стереотипного поведения; апатию; аномальное поведение, направленное на партнеров или предметы; возрастание агрессии; снижение встречаемости некоторых форм поведения, в первую очередь комфортного и игрового (Mason, 1991; 1995; Broom, Johnson, 1993; Kiley-Worthington, 1995; Buchholtz, 1996).

Поведенческие стереотипы - это повторяющиеся, относительно неизменные последовательности движений, не имеющие очевидной функции (Попов, Ильченко, 1985; Mason, 1991; Broom, Johnson, 1993). Стереотипное поведение развивается и усиливается у животных при ухудшении условий содержания - обеднении среды, сокращении пространства вольер и усилении стрессирующих воздействий (Mason, 1991). Вопрос о происхождении поведенческих стереотипов достаточно сложен; в настоящее время преобладает мнение, что стереотипное поведение связано с неуспешным копингом (Wechsler, 1995; Buchholtz,

1996). К примеру, впервые посаженные на привязь свиньи сначала яростно упираются и стремятся освободиться, затем замирают на длительное время, потом начинают выполнять короткие последовательности повторяющегося поведения, и, в конце концов, развивают индивидуальные последовательности стереотипного поведения (Cronin et al., 1984). Недостаток стимуляции, по-видимому, также может вызывать стереотипное поведение. Одиночное содержание свиней по сравнению с групповым приводило к резкому увеличению доли поведенческих стереотипов с 12% времени активности до 50% (Broom et al., 1995). В тех случаях, когда приспособительное поведение не полностью компенсирует воздействие, это поведение повторяется вновь и вновь и, в конечном счете, становится стереотипным (Wierkema, 1985; Dantzer, 1991). Разделяя эту точку зрения, С. Попов и О. Ильченко (1985) связывают возникновение стереотипного поведения с двигательной гиперактивностью, вызванной состоянием фрустрации.

Многие исследователи подчеркивают, что двигательные стереотипы в неволе носят адаптивный характер, позволяя животному хотя бы частично скомпенсировать негативное воздействие внешней среды. С. Попов и О. Ильченко (1985) предположили в этой связи существование гипотетического нервного механизма, ответственного за формирование циклических процессов, синхронизирующего ритмику биоэлектрических процессов мозга и способствующего уменьшению нервного напряжения при фрустрации.

Другая точка зрения связана с открытием явления самонаркотизации естественными опиоидами. АКТГ и β -эндорфин синтезируются из общего предшественника (Guillemin et al., 1977; Rossier et al., 1977), поэтому уровень естественных опиоидов возрастает при любом неблагоприятном воздействии (Kalin et al., 1985a) (рис. 1). У животных, проявляющих двигательные стереотипы, уровень естественных опиоидов неизменно остается высоким, а блокировка рецепторов опиоидов приводит к резкому снижению стереотипов (Cronin et al., 1985; Savory et al., 1992). Таким образом, стереотипы служат для поддержания естественной наркотизации

при длительных неблагоприятных воздействиях. Благополучие животных со стереотипами хуже, чем у животных без них, однако самонаркотизация несколько снижает отрицательные последствия и улучшает благополучие (Broom, Johnson, 1993).

При неудачном копинге и невозможности полностью скомпенсировать возникшую проблему у животных может наблюдаться апатичное поведение. Так, апатия может развиваться у собак при потере хозяина (Broom, Johnson, 1993). У свиней на привязи и в маленьких загонах также часто развивается апатичное поведение и сопутствующий ему отказ отвечать на стимулы внешней среды (Broom, 1987). Полагают, что развитие апатии, как и стереотипное поведение, может быть обусловлено действием эндогенных опиоидов (Zanella et al., 1992).

У животных в неволе также наблюдаются различные аномалии репродуктивного поведения, начиная от трудностей в установлении свойственных для вида брачных связей, и кончая нарушениями материнского поведения. Часто это происходит из-за невозможности поддерживать естественные для вида социальные отношения в неволе. К примеру, стремление партнеров установить дружественные отношения у мышиных лемурусов (*Microcebus murinus*) или, наоборот, ослабление положительных социальных связей в парах малых лори (*Nycticebus pygmaeus*) препятствует размножению этих видов (Мешик, 1996). В парах орангутанов (*Pongo pygmaeus*) нормальное половое поведение блокируется, если отсутствует доминирование самца над самкой. Для того чтобы добиться размножения такой пары, требуется значительная коррекция поведения (Вронская и др., 1986; Мешик, 1996). Другая возможная причина аномального репродуктивного поведения - неадекватное соотношение полов в группах. Так, было обнаружено, что у краснозобых казарок (*Rufibrenta ruficollis*) это может приводить к формированию гомосексуальных связей между самцами (Володин, 1990). Социальная депривация в раннем возрасте вызывает в последующем нарушения материнского поведения у обезьян и домашних копытных (Harlow, Harlow, 1965; Broom, Johnson, 1993).

Возрастание агрессии против партнеров может свидетельствовать о снижении благополучия агрессора. У кур была обнаружена прямая корреляция между длительностью пищевой депривации и частотой агрессивных контактов (Duncan, Wood-Gush, 1971). При увеличении плотности содержания краснозобых казарок уровень агрессии повышается (Володин, 1991). Аномально высокий уровень агрессивности может свидетельствовать о низком благополучии особи, вызванном болезнью, хотя внешние признаки болезни могут быть незаметны (Володина, 1993). Животные, с раннего возраста выращенные в социальной изоляции, в дальнейшем показывают значительно более высокие уровни агрессии при социальных контактах (Вартанян, Петров, 1989).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение мы хотим подчеркнуть те моменты, которые в концепциях стресса, копинга и благополучия представляют наибольший интерес для практической деятельности зоопарков.

Концепция стресса в последнее время подвергается значительной ревизии и многие авторы в своем понимании стресса значительно расходятся с классическими представлениями Селье, обращая особое внимание на связь стресса и приспособленности. Обнаружено, что традиционно использовавшиеся до настоящего времени методы измерения стресса по уровню кортикостероидов в крови имеют ряд существенных ограничений в применении из-за эпизодичности выброса гормонов в кровяное русло. Появляются новые методы, позволяющие проводить более надежные измерения стресса, такие как дексаметазоновый тест.

Концепция копинг-стратегий определяет то, что приспособление к условиям неволи разных особей происходит различными путями в зависимости от генотипа, психических свойств, индивидуального опыта, возраста и многих других характеристик. Поэтому успех особи в приспособлении к конкретным условиям содержания зависит от той копинг-стратегии, которой оно следует в силу своих индивидуальных особенностей. Знание того, какой копинг-стратегии следует животное важно при комплектовании групп животных, разработке условий

содержания, повышении привлекательности экспозиций (поскольку поведение животных в экспозиции будет различным в зависимости от используемой ими копинг-стратегии).

В неволе, как правило, происходит ненаправленный отбор тех особей, которые хорошо приспосабливаются к условиям неволи, то есть тех, чьи копинг-стратегии оказываются более адаптивными в условиях экспозиции. Таким образом, через несколько десятков поколений поведение животных в неволе может сильно отличаться от поведения их предков, вывезенных из природы, то есть произойдет частичное одомашнивание. В принципе, этот процесс может рассматриваться как позитивный, поскольку такие животные обычно лучше размножаются. Вместе с тем, поскольку копинг-стратегии зависят в том числе и от генетических характеристик животных, необходимо оценивать риск обеднения генофонда содержащейся в неволе популяции за счет исключения из размножения не способных адаптироваться животных.

Благополучие является индивидуальной характеристикой, и одни и те же условия содержания могут повышать благополучие у одних животных и понижать его у других в зависимости от используемой ими копинг-стратегии. Однако, до сих пор не разработано универсальных критериев благополучия особи. Одним из приоритетных направлений концепции благополучия является разработка методов оценки внутреннего состояния животных, или их “эмоциональной самооценки” по внешним проявлениям. Такая внутренняя самооценка животными своего состояния есть сумма воспринимаемых влияний внешней среды и приспособительных реакций организма. Этот параметр, по всей видимости, должен наиболее адекватно отражать психическое благополучие животных. Однако, существующие параметры оценки внутреннего состояния животных по внешним проявлениям пока недостаточно надежны. Кроме того, благополучие необходимо оценивать не только в данный конкретный момент, но и в течение длительных отрезков времени. Мы полностью согласны с С. Поповым (личное сообщение), что для этого необходимо суммировать

множество последовательных оценок внутреннего состояния особи за определенный временной промежуток.

Таким образом, разработка концепций стресса, копинга и благополучия - бурно развивающиеся направления исследований, напрямую связанные с целым комплексом проблем, возникающих при содержании животных в неволе. Наш обзор показывает, что все эти концепции, хотя еще далеко не завершены, содержат важные методы для развития подходов к оценке качества жизни животных в неволе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вартамян Г. А., Петров Е. С. Эмоции и поведение // Л., 1989, 145 с.
2. Володин И. А. Установление и поддержание социальных связей в группах краснозобых казарок в условиях неволи // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1990, т. 95, вып. 3, с. 42-50.
3. Володин И. А. Факторы, влияющие на размножение краснозобых казарок в неволе // В сб. "Научные исследования в зоологических парках", М., 1991, вып. 1, с. 87-98.
4. Володин И. А. Масса тела краснозобых казарок в неволе: сезонная динамика, влияние температуры, фотопериода, социальных факторов // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1994, т. 97, вып. 6, с. 29-42.
5. Володин И. А., Ильченко О. Г., Попов С. В. Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе // М., 1996, 233 с.
6. Володина Е. В. Изменения социальной структуры вольерной группы зябликов *Fringilla coelebs* (Fringillidae) в связи с подсадкой или падежом отдельных особей // В сб. "Научные исследования в зоологических парках", М., 1993, вып. 3, с. 27-36.
7. Вронская С. Д., Веселовская А. В., Пантелеев А. А., Новикова И. В. Режим ссаживания самца и самки орангутанов и наблюдения за их поведением // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1986, т. 91, вып. 5.
8. Дмитриева И. Л., Крушинская Н. Л., Семиохина Е. И. Социальный ранг и некоторые характеристики высшей нервной деятельности серых крыс // В сб. "Серая крыса. 1 Всесоюз. совещ", М., Наука, 1986, т. 1, с. 139-159.

9. Жуков Д.А. Психогенетика стресса. Поведенческие и эндокринные корреляты генетических детерминант стресс-реактивности при неконтролируемой ситуации // Санкт-Петербург, 1997, 176 с.
10. Китаев-Смык Л. А. Психология стресса // М., Наука, 1983, 368 с.
11. Меересон Ф. З. Адаптация, стресс и профилактика // М., Наука, 1981.
12. Мешик В. А. Формирование пар приматов в условиях неволи и методы коррекции патологии поведения партнеров // Автореф.... канд. биол. наук, М., 1996, 19 с.
13. Мэгун Г. Бодрствующий мозг // М., Мир, 1965.
14. Попов С. В., Ильченко О. Г. Навязчивые двигательные стереотипы у млекопитающих в условиях зоопарка // В сб. "Сохраним диких животных", Алма-Ата, Кайнар, 1985, с. 26-31.
15. Роздина О. И. Опыт содержания и разведения даурского журавля (*Grus vipio*), японского журавля (*Grus japonensis*) и индийского журавля (*Grus antigona*) в Московском зоопарке // В сб. "Научные исследования в зоологических парках", М., 1991, вып. 1, с. 120-134.
16. Розен В. Б. Основы эндокринологии // М., из-во МГУ, 1994, 383 с.
17. Семагин В. Н., Зухарь А. В., Куликов М. А. Тип нервной системы, стрессоустойчивость и репродуктивная функция // М., Наука, 1988, 136 с.
18. Щипанов Н. А., Олейниченко В. Ю. Белобрюхая белозубка. Поведение, пространственно-этологическая и функциональная структура популяции // М., Наука, 1993, 135 с.
19. Adamczyk E. Animal protection in science and legislature - a historic survey // Wiener Tierarztliche Monatsschrift, 1995, v. 82, N 11, p. 358-361.
20. Baldock N. M., Sibly R. M. Effects of handling and transportation on heart rate and behaviour in sheep // Appl. Anim. Behav. Sci., 1990, v. 28, p. 15-39.
21. Banks E. M. Behavioural research to answer questions about animal welfare // J. Anim. Sci., 1982, v. 54, p. 434-446.

22. Benus R. F., Bohus B., Kooihaas J. M., Van Oortmerssen G. A., Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies // *Experientia*, 1991, v. 47, p. 1008-1119.
23. Block W. Survival on land // *Biologist*, 1985, v. 32, p. 132-138.
24. Boccia M. L., Laudenslager M. L., Reite M. L. Individual-differences in macaques responses to stressors based on social and physiological factors - implications for primate welfare and research outcomes // *Laboratory Animals*, 1995, v. 29, N 3, p. 250-257.
25. Bohus B., Benus R.F., Fokkema D.S., Koolhaas J.M., Nyakas C., van Oortmerssen G.A., Prins A.J.A., de Ruiter A.J.H., Scheurink A.J.W., Steffens A.B. Neuroendocrine states and behavioral and physiological stress responses // In: *Progress in Brain Research*, Kloet E.R., Wiegant V.M., Wield D. (eds.), Amsterdam-N-Y-L., 1987, v. 72. p. 57-70.
26. Boissy A. Fear and fearfulness in animals // *Quarterly Rev. Biol.*, 1995, v. 70, N 2, p. 165-191.
27. Boissy A., le Neindre P. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle // *Physiol. and Behav.*, 1997, v. 61, N 5, p. 693-699.
28. Brand D. J., Cullen L. Breeding the cape hunting dog *Lycaon pictus* at Pretoria Zoo // *Int. Zoo Yearbook*, 1967, v. 7, p. 124-126.
29. Broom D. M. Applications of neurobiological studies to farm animal welfare // In: "Biology of stress in farm animals: an integrated approach", Wiepkema P. R., van Adrichem P. W. M. (eds.), Martinus Nijhoff, Dordrecht, 1987, p. 101-110.
30. Broom D. M. Animal welfare defined in terms of attempts to cope with the environment // *Acta Agriculturae Scand., Sect. A, Anim. Sci.*, 1996, Suppl. 27, p. 22-28.
31. Broom D. M., Johnson K. G. *Stress and animal welfare* // London, Chapman & Hall, 1993, 211 pp.
32. Broom D. M. Mendl M. T. Zanella A. J. A comparison of the welfare of sows in different housing conditions // *Animal Science*, 1995, v. 61, Iss. OCT, p. 369-385.

33. Buchholtz C. Motivation as a regulatory example for behavior and consciousness - criteria to assess the severity of suffering // *Tierärztliche Umschau*, 1996, v. 51, N 3, p. 142-146.

34. Carey M. P., Fry J. P. Evaluation of animal-welfare by the self-expression of an anxiety state // *Laboratory Animals*, 1995, v. 29, N 4, p. 370-379.

35. Carroll B. J. Dexamethasone suppression test: a review of contemporary confusion // *J. Clin. Psychiatry*, 1985, v. 46, p. 18-24.

36. Castanon N., Mormede P. Psychobiogenetics - adapted tools for the study of the coupling between behavioral and neuroendocrine traits of emotional reactivity // *Psychoneuroendocrinology*, 1994, v. 19, N 3, p. 257-282.

37. Charlesworth B. Evolution in age-structured populations // Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1980.

38. Clement F., Barrey E. Fluctuations de la fréquence cardiaque chez le cheval au repos: 2 Facteurs de variation biologiques liés au profil comportemental // *C. R. Acad. Sci., ser. III-vie*, 1995, v. 318, N 8, p. 867-872.

39. Crockett C. M., Bowers C. L., Bowden D. M., Sackett G. P. Sex differences in compatibility of pair-housed adult longtailed macaques // *Amer. J. Primatol.*, 1994, v. 32, N 2, p. 73-94.

40. Cronin G. M., Wiepkema P. R., Hofstede G. J. The development of stereotypies in tethered sows // *Proc. Int. Cong. on Applied Ethology in Farm Animals*, Unshelm J., van Putten G., Zeeb K. (eds.), KTBL, Darmstadt, 1984, p. 97-100.

41. Cronin G. M., Wiepkema P. R., van Ree J. M. Endogenous opioids are involved in abnormal stereotyped behaviours of tethered sows // *Neuropeptides*, 1985, v. 6, p. 527-530.

42. Dantzer R. Stress, stereotypies and welfare // *Behav. Proc.*, 1991, v. 25, p. 95-102.

43. Duncan I. J. H. Animal welfare defined in terms of feelings // *Acta Agriculturae Scand., Sect. A, Anim. Sci.*, 1996, N S27, p. 29-35.

44. Duncan I. J. H., Wood-Gush D. G. M. Frustration and aggression in the domestic fowl // *Anim. Behav.*, 1971, v. 20, p. 444-451.

45. Dunn A. J., Kramarcy N. R. Neurochemical responses in stress: relationships between the hypothalamic-pituitary-adrenal and catecholamine systems // Handbook of Psychopharmacology, N.Y., Plenum Press, 1984, v. 18, p. 455-515.
46. Eaton G. G. Kelley S. T. Axthelm M. K. Iliff Sizemore S. A. Shiigi S. M. Psychological well-being in paired adult female rhesus (*Macaca mulatta*) // Amer. J. Primatol., 1994, v. 33, N 2, p. 89-99.
47. Ewbank R. Use and abuse of the term "stress" in husbandry and welfare // Vet. Rec., 1973, v. 92, p. 709-710.
48. Fraser A. F., Broom D. M. Farm animal behaviour and welfare // L., Bailliere Tindall, 1990.
49. Freeman B. M. Stress and the domestic fowl: a physiological appraisal // Wld. Poult. Sci. J., 1971, v. 27, p. 263-275.
50. Gibbs D. M. Vasopressin and oxytocin: hypothalamic modulators of the stress response: a review // Psychoneuroendocrinol., 1986, v. 11, p. 131-140.
51. Gillett K. E. Chipmunks and siberian chipmunk in captivity // Basset Publ., Plymouth, 1988, p. 1- 32.
52. Guillemin R., Vargo T., Rossier J., Minick S., Ling N., Rivier C., Vale W., Bloom F. β -endorphin and adrenocorticotropin are secreted concomitantly by the pituitary gland // Science, 1977, v. 197, p. 1367-1369.
53. Harlow H. F., Harlow M. K. The affectional systems // Behavior of Nonhuman primates, Schrier A. M., Harlow H. F., Stollnitz F. (eds.), N.Y., Academic Press, 1965.
54. Hennessey J. W., Levine S. Stress, arousal, and pituitary-adrenal system: a psychoendocrine hypothesis // Prog. Psychobiol. Physiol. Psychol., 1979, v. 8, p. 133-178.
55. Hopster H., Blockhuis H. J. Validation of a head-rate monitor for measuring a stress response in dairy cows // Can. J. Anim. Sci., 1994, v. 74, p. 465-474.
56. Jensen P. Stress as a motivational state // Acta Agriculturae Scand., Sect. A, Anim. Sci., 1996, Suppl. 27, p. 50-55.

57. Jensen P., Rushen J., Forkman B. Behavioural strategies or just individual variation in behaviour? A lack of evidence for active and passive piglets // *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1995, v. 43, p. 135-139.
58. Kalin N. H., Carnes M., Barksdale C. M., Shelton S. E., Stewart R. D., Risch S. C. Effects of acute behavioural stress on plasma and cerebrospinal fluid ACTH and β -endorphin in rhesus monkeys // *Neuroendocrinol.*, 1985a, v. 40, p. 97-101
59. Kalin N. H., Gibbs D. M., Barksdale C. M., Shelton S. D., Carnes M. Behavioral stress decreases plasma oxytocin concentrations in primates // *Life sci.*, 1985b, v. 36, p. 1275-1280.
60. Keller-Wood M. E., Dallman M. F. Corticosteroid inhibition of ACTH secretion // *Endocrine Rev.*, 1984, v. 5, p. 1-24.
61. Kiley-Worthington M. Some arguments for Zoos and circuses // *Int. Zoo News*, 1995, v. 42, N 6, p. 359-368.
62. Ladewig J. Matthews L. R. The role of operant-conditioning in animal welfare research // *Acta Agriculturae Scand., Sect. A, Anim. Sci.*, 1996, Suppl. 27, p. 64-68.
63. Ladewig J., Smidt D. Behaviour, episodic secretion of cortisol, and adrenocortical reactivity in bulls subjected to tethering // *Horm. Behav.*, 1989, v. 23, p. 344-360.
64. Lang R. E., Heil J. W. E., Ganten D., Herman K., Unger T., Rashner W. Oxitocin unlike vasopressin is a stress hormone in the rat // *Neuroendocrinol*, 1983, v. 37, p. 314-316.
65. Lindsay D. R. Reproductive anomalies // *Ethology of farm animals*, Word animal science A5, Fraser A. F. (ed.), Amsterdam, Elsevier, 1985, p. 413-418.
66. Manser C. The assessment of stress in laboratory animals // London, RSPCA, 1992, 208 pp.
67. Mason J. W. A review of psychoendocrine research on the pituitary-adrenal cortical system // *Psychosom. Med.*, 1968, v. 30, p. 576-607.
68. Mason J. W. A re-evaluation of the concept of "non-specificity" in stress theory // *J. Psychiat. Res.*, 1971, v. 8, p. 323-333.

69. Mason G. J. Stereotypies: a critical review // *Anim. Behav.*, 1991, v. 41, N 6, p. 1015-1037.
70. Mason G. J. Motivational models and the behaviour of captive mammals // *ASAB Newsletter*, 1995, v. 24, N MAY, p. 13-14.
71. McEwen B. S., Sakai R. R., Spencer R. L. Adrenal steroid effects on the brain: versatile hormones with good and bad effects // *Hormonally induced changes in mind and brain*, Schulkin J. (ed.), San Diego, Academic Press, 1993, p. 157-189.
72. Mendl M., Deag J. M. How useful are the concepts of alternative strategy and coping strategy in applied of social behaviour? // *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1995, v. 44, p. 119-137.
73. Moberg G. P. Biological response to stress: key to assessment of animal well-being? // *Animal stress*, Moberg G. P. (ed.), Bethesda, 1985, p. 27-49.
74. Moberg G. P. Suffering from stress - an approach for evaluating the welfare of an animal // *Acta Agriculturae Scand., Sect. A, Anim. Sci.*, 1996, Suppl. 27, p. 46-49.
75. Murison R., Ursin H. Stress and activation // *Behav. Brain Sci.*, v. 5, 1982, p. 115-116.
76. Neveu H. Deputte B. L. Influence of availability of perches on the behavioral well-being of captive, group-living mangabeys // *Amer. J. Primatol.*, 1996, v. 38, N 2, p. 175-185.
77. Ödberg F. O. Behavioral coping in chronic stress conditions // *Ethoexperimental approaches to the study of behavior*, Blanchard R. J., Brain P. F., Blanchard D. C., Parmigiani (eds.), Kluwer, Dordrecht, 1989, p. 229-238.
78. Pedersen B. K. Animal welfare - a holistic approach // *Acta Agriculturae Scand., Sect. A, Anim. Sci.*, 1996, Suppl. 27, p. 76-81.
79. Puppe B. Welfare of farm-animals - a biobehavioral review // *Biologisches Zentralblatt*, 1996, v. 115, N 1, p. 3-15.
80. Rossier J., French E. D., Rivier C., Ling N., Guillemin R., Bloom F. E. Foot-shock induced stress increases β -endorphin levels in blood but not brain // *Nature (L)*, 1977, v. 270, p. 618-620.

81. Sakellaris P. C., Vernikos-Danellis J. Increased rate of response of the pituitary-adrenal system in rats adapted to chronic stress // *Endocrinology*, 1975, v. 97, p. 597-602.
82. Sapolsky R. M., Krey L., McEwen B. S. The neuroendocrinology of stress and aging: the glucocorticoid cascade hypothesis // *Endocrinol. Rev.*, 1986, v. 7, p. 284-301.
83. Sapolsky R. M., Armanini M. P., Packan D. R., Sutton S. W., Plotsky P. M. Glucocorticoid feedback inhibition of adrenocorticotrophic hormone secretagogue release // *Neuroendocrinol.*, 1990, v. 51, p. 328-336.
84. Savory C. J., Seawright E., Watson A. Stereotyped behaviour in broiler breeders in relation to husbandry and opioid receptor blockade // *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1992, v. 32, p. 349-360.
85. Schouten W. G. P., Wiepkema P. R. Coping styles of tethered sows // *Behav. Proc.*, 1991, v. 25, p. 125-132.
86. Selye H. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation // *J. Clin. Endocrinol.*, 1946, v. 6, p. 117-152.
87. Selye H. The physiology and pathology of exposure to stress // Montreal, *Acta Medical*, 1950.
88. Selye H. The evolution of the stress concept // *Amer. Scient.*, 1973, v. 61, p. 692-699.
89. Sibly R., Calow P. An integrated approach to life-cycle evolution using selective landscapes // *J. Theor. Biol.*, 1983, v. 102, p. 527-547.
90. Smelik P. G. Factors determining the pattern of stress responses // *Stress. The role of catecholamines and other neurotransmitters*, Usdin E., Kvetnansky R., Axelrod J. (eds.), N.Y., Gordon and Breach Science Publ., 1984, p. 17-25.
91. Stauffacher M. Anxiety and fear in animals - a zoological and a forensic problem // *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift*, 1993, v. 100, N 8, p. 322-327.
92. Stolba A., Wood-Gush D. G. M. The behaviour of pigs in a semi-natural environment // *Anim. Prod.*, 1989, v. 48, p. 419-425.

93. Swanson J. C. Farm animal well-being and intensive production systems // *J. of Animal Science*, 1995, v. 73, N 9, p. 2744-2751.
94. Van Putten G. Evaluation of the emotional state of pigs in intensive husbandry systems // *Tierärztliche Umschau*, 1996, v. 51, N 3, p. 179.
95. Von Holst D. Coping behaviour and stress physiology in male tree shrews (*Tupaia belanderi*) // *Experimental behavioral ecology and sociobiology*, Hölldobler B., Lindauer M. (eds.), Stuttgart, Gustav Fischer, 1985, p. 461-470.
96. Weary D. M. Fraser D. Calling by domestic piglets: reliable signals og needs? // *Anim. Behav.*, 1995a, v. 50, N 4, p. 1047-1055.
97. Weary D. M. Fraser D. Signaling need - costly signals and animal-welfare assessment // *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1995b, v. 44, N 2-4, p. 159-169.
98. Wechsler B. Coping and coping strategies: a behavioural view // *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1995, v. 43, p. 123-134.
99. Weiss J. M. Effects of coping responses on stress // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1968, v. 65, p. 251-260.
100. Weiss J. M. Effects of coping behavior with and without a feedback signal on stress pathology in rats // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1971, v. 77, p. 22-30.
101. Weiss J. M., Pohorecky L. A., Salman S., Gruenthal M. Attenuation of gastric lesions by psychological aspects of aggression in rats // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1976, v. 65, p. 252-259.
102. Wiepkema P. R. Abnormal behaviours in farm animals: ethological implications // *Neth. J. Zool.*, 1985, v. 35, p. 279-299.
103. Zanella A. J., Broom D. M., Hunter J.C. Changes in opioid receptors in sows in relation to housing, inactivity and stereotypes // *Animal welfare, Proc. 24 World Veter. Cong.*, London, 1992, p. 159-166.

SUMMARY

Volodin I. A., Volodina E. V. Stress, coping and welfare in captive animals. During the last decade the problem of animal welfare in farms, zoos, laboratories and other institutes has been studying thoroughly. This question is connected directly with providing an adequate captive environment for animals. Physiological (stress) and behavioral (coping) adaptations of animals play an

important role in animal welfare in captivity. These three general conceptions - stress, coping and welfare are reviewed here in apply to animals in captivity. Various definitions of the terms given by different authors are presented. Stress is considered in following aspects: history of studying; it's influence on organism; hormonal reactions in response to stressing. Coping is considered in following aspects: successful and unsuccessful coping; different coping-strategies and their characteristic behavioral reactions; effects of genetic and environmental factors into coping-strategies development. Welfare is considered in following aspects: general principles of welfare estimating and welfare markers. Importance of these three general conceptions: stress, coping and welfare for zoo management practice is discussed.