

Влияние стресса и неопределенности среды на поведение животных.

“Неопределенность – это то, с чем должны быть всегда готовы столкнуться любые формы жизни. На всех уровнях биологической сложности проявляется неопределенность значения сигналов или стимулов, а также неопределенность последствий собственного поведения ” (Kahneman & Tversky, 1982, p. 144). Учитывая это, кажется удивительным, что фундаментальная важность преодоления неопределенности обычно игнорируется при обсуждении основных факторов, влияющих на поведение животных.» (Inglis, 2000)

С.В.Попов

Московский зоопарк

СТРЕСС (УСИЛЕНИЕ, НАПРЯЖЕНИЕ)

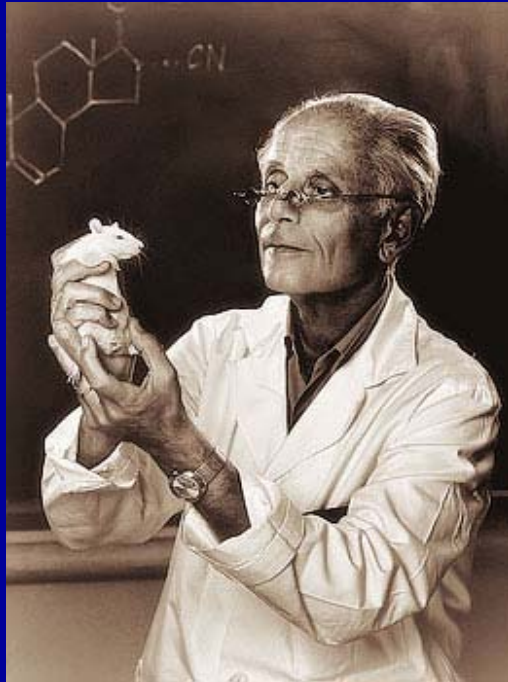
Вредное внешнее воздействие

Вредящие здоровью изменения в организме

Неприятные ощущения



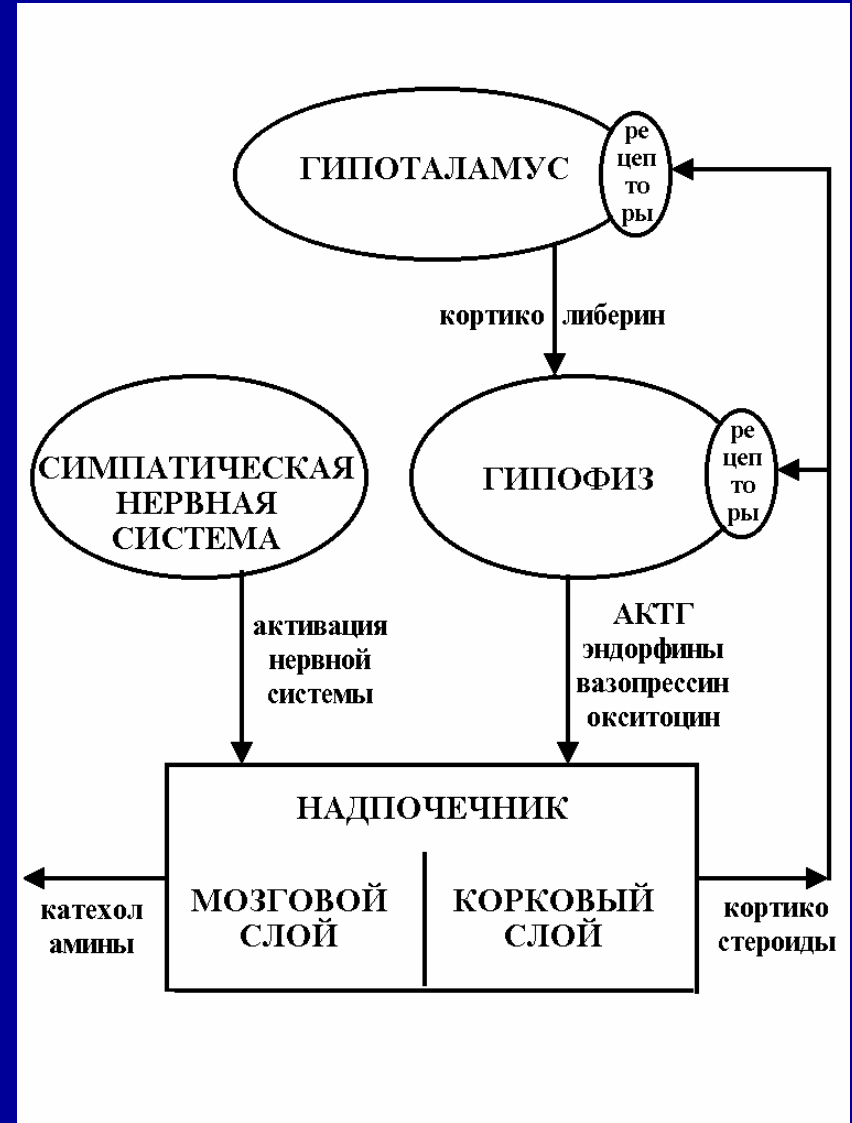
СТРЕСС – ВСЕГДА ПЛОХО («ИЗБАВЬТЕСЬ ОТ СТРЕССОВ!»)



Неспецифическая реакция на любое неблагоприятное воздействие

Cannon (1935) – активность симпатической нервной системы и гипофиза

Selye (1950) – активность гипоталамо-гипофизарно-адренального комплекса .



“Стресс – соль жизни; полное отсутствие стресса - смерть.”

Ганс Селье

Различные научные понимания стресса:

Вредное (или просто сильное) воздействие (стрессор)

Физиологическая реакция на действие стрессора

Сильные психологические переживания

Проявление и мера неспецифической активации организма.

Стресс, как когнитивная активация

Стресс – проявление и мера неспецифической активации (Мэгун, 1965; Hennessey, Levine, 1979). 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.

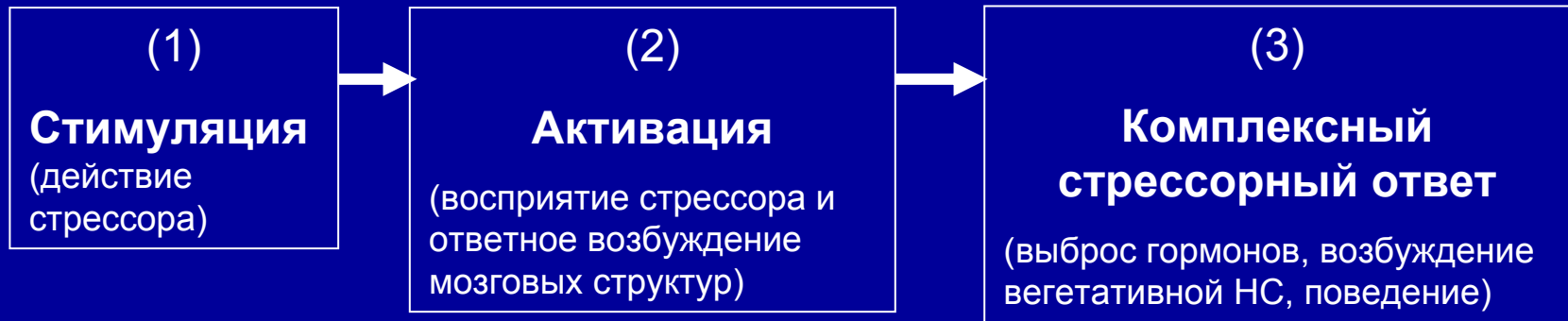


Комплексный стрессорный ответ не возможен без активации мозговых структур

Закон Йеркса-Додсона (1908).



Каждый вид активности живого существа наилучшим образом проявляется при определенном (оптимальном) уровне активации.



Активация зависит от силы стимулов и чувствительности к ним

Явления, нарушающие линейную зависимость между силой стимула и силой активации:

- перцептивные фильтры**
- пороги реакции**
- запредельное торможение**
- привыкание**
- сенситизация**
- и др.**

Все они мало поддаются активному воздействию со стороны животного

Восприимчивость (чувствительность) к стимуляции многократно возрастает, если стимулы поступают непредсказуемо и/или если особь не может активно на них реагировать (отсутствует возможность контроля)

Weiss, 1971; Davis, Levine, 1982; Herbert, 1987; Hennessy, Foy, 1987 и другие, обзор Bassett & Buchanan-Smith (2007)



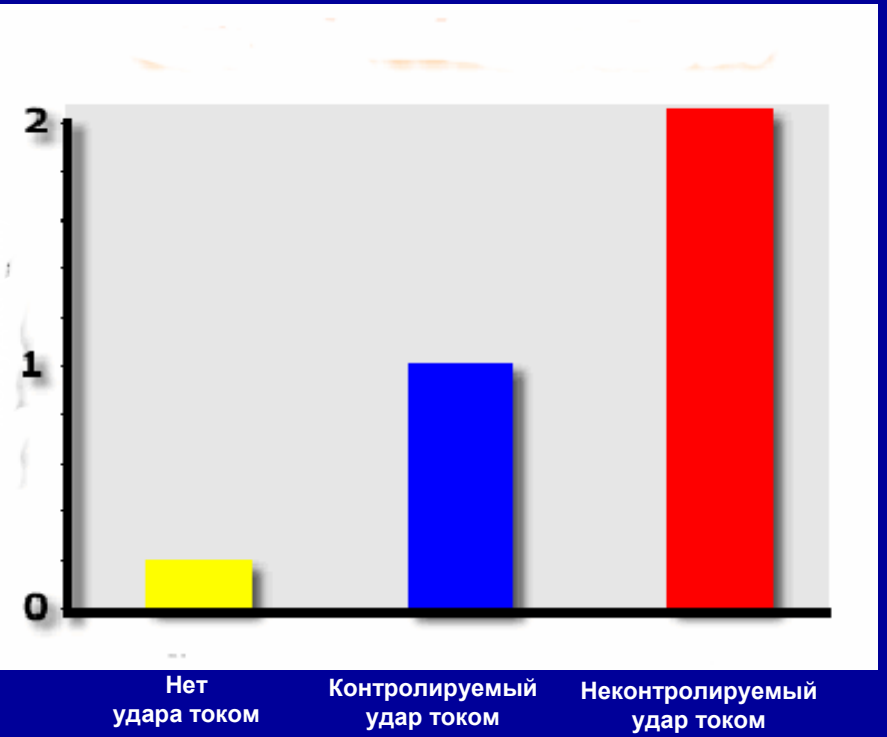
**Непредсказуемость
повышает стресс**

Из Weiss, 1971

**Отсутствие контроля
повышает стресс**



Медиана величины изъязвлений



Ситуация неопределенности вызывает повышение концентрации кортикостероидов у большинства позвоночных, включая млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и костных рыб (обзор Wingfield and Ramenofsky, 1999).

Неопределенность – оценка субъектом вероятности наступления значимых событий – субъективная оценка объективной ситуации

Предсказуемость – оценка вероятности момента поступления значимых стимулов



Контролируемость – оценка вероятности адекватно реагировать на значимые стимулы (уверенность в себе)



Повышение предсказуемости/контролируемости отдельных стимулов снижает неопределенность среды в целом и влияет на чувствительность к другим стимулам (Cohen, 1980; Cox, 1990; Videan et al., 2005).

Самая стрессующая ситуация – «обман ожиданий» - ошибочная оценка степени неопределенности. (Hanson et al., 1976; Seligman, 1975; Tsuda et al., 1983).

Роль «оптимума» и «неопределенности» в мотивации поведения

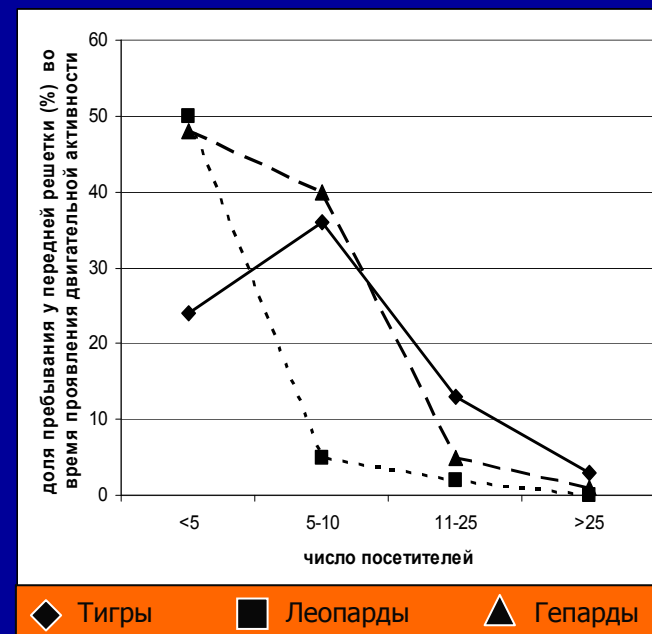
Достижение оптимального уровня активации – важный неспецифический мотив поведения (Hebb, 1955; Leuba, 1955)

В условиях скученности шимпанзе начинают реже вступать в прямые социальные взаимодействия (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).

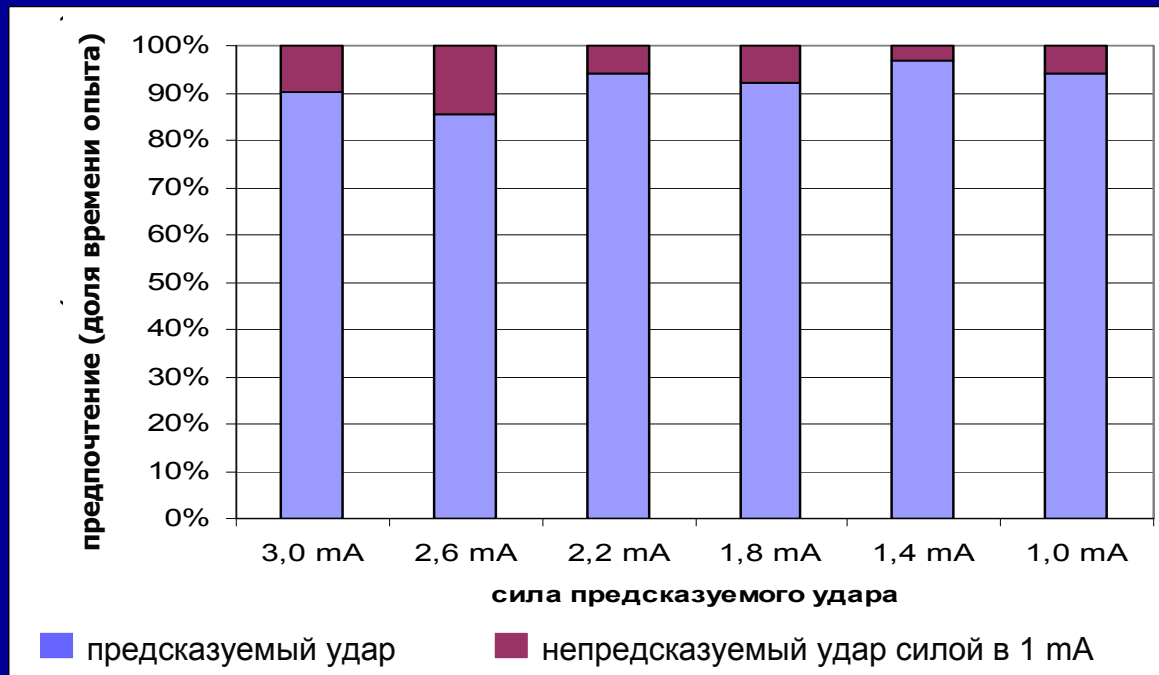
Свиньи, которых содержали в пустых боксах на бетонном полу, сильнее реагировали и дольше играли с данной им автопокрышкой, чем свиньи, которых содержали на полу, застеленном соломой (Stolba, Wood-Gush, 1980)

В условиях сенсорной депривации любая, ранее бессмысленная, информационная стимуляция приобретает огромную ценность для подопытных людей (Bexton, Heron, Scott, 1954),



Активность в ближайшей к публике зоне в зависимости от числа посетителей у вольера (из Попов, Зубчанинова, 1995 с изменениями)

Животные стремятся к снижению неопределенности и готовы «платить» за это высокую цену



Крысы предпочитали предсказуемый удар током даже тогда, когда этот удар был от четырех до девяти раз продолжительнее и в два-три раза сильнее, чем непредсказуемый удар (Badia et al., 1973).

$$\mathcal{E} = \mathcal{P}(\mathcal{I}_i - \mathcal{I}_n) \quad (\text{Симонов, 1970})$$

\mathcal{E} - эмоция;

\mathcal{P} - потребность;

\mathcal{I}_n - информация, необходимая

для прогнозирования деятельности

\mathcal{I}_i - имеющаяся.

Определяет знак эмоционального состояния

Существуют оптимальные показатели активации, которые:

а) обеспечивают наилучшее исполнение поведенческих программ

- т.е. их достижение имеет очевидный адаптивный смысл и дает селективные преимущества

б) понижают или полностью снимают повреждающее действие стресса

в) приближение к этим показателям дает чувство психологического комфорта и вызывает положительные эмоции

- т.е. их достижение имеет непосредственный мотив

Изменения уровня активации могут достигаться:

а) качественными и количественными изменениями характера стимуляции

- предмет традиционных объяснительных схем поведения

б) изменениями чувствительности к стимулам

- как функция поведения не рассматривались

Изменение чувствительности к стимулам не цель, а средство для достижения оптимума активации

Оптимизация уровня активации - процесс поддержания динамического равновесия, которое в зависимости от характера отклонений от оптимума может достигаться как понижением, так и повышением уровня активации

Животные способны оптимизировать свой уровень активации, воздействуя на среду таким образом, чтобы изменить степень ее неопределенности (предсказуемости и/или контролируемости).

Подобная оптимизация представляет собой важную функцию поведения.

Модель «Оптимизации уровня активации»

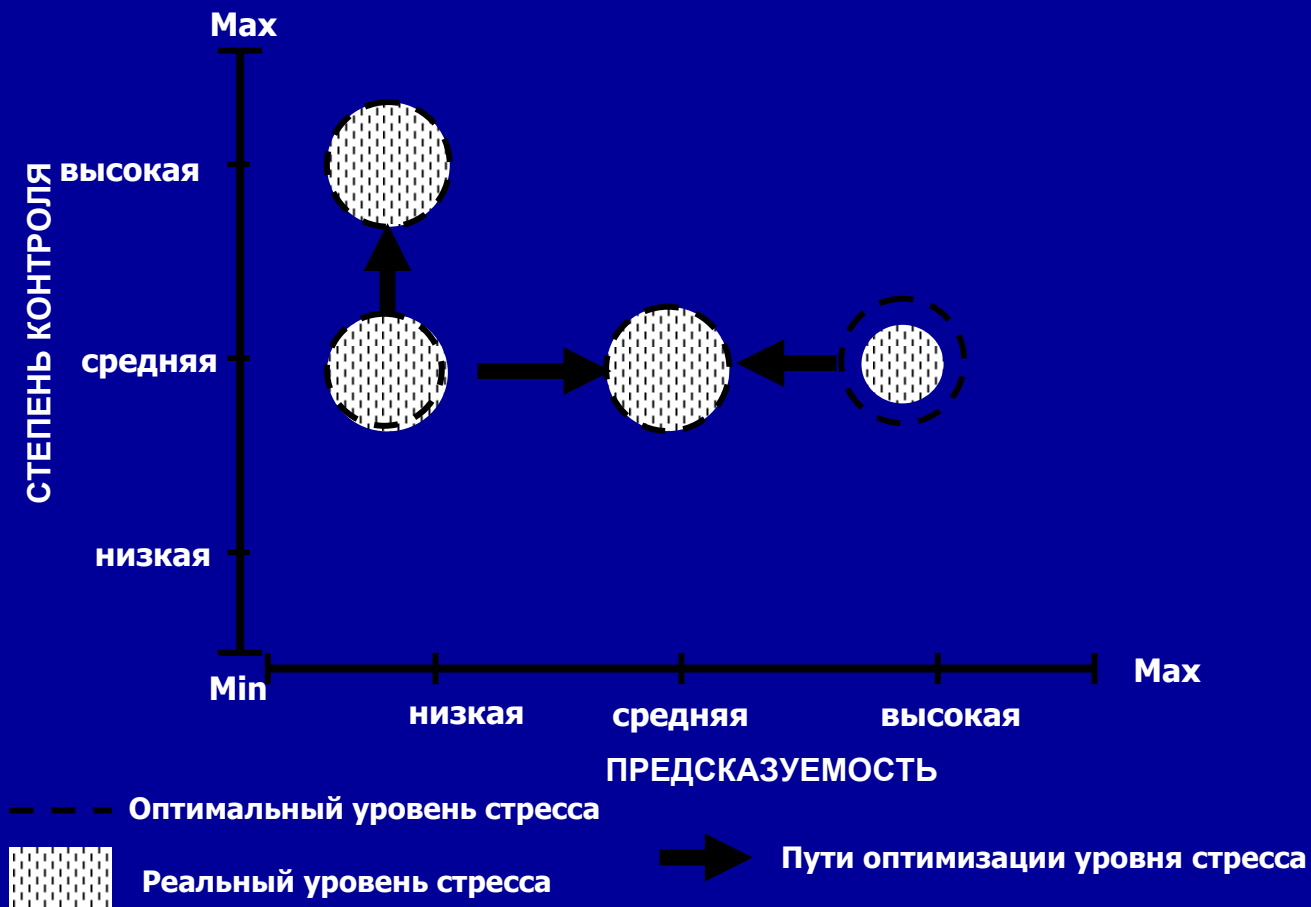
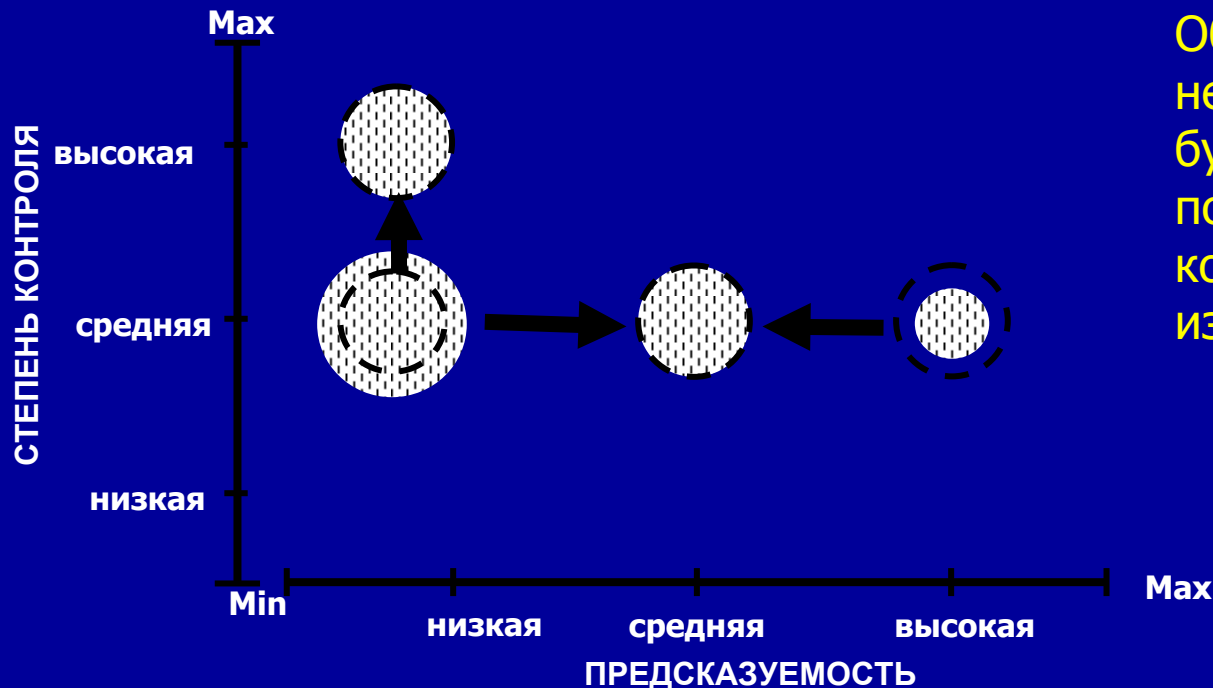


Схема путей оптимизации уровня активации (стресса)
(из Попов и др., 2006 с изменениями)



Объективное изменение неопределенности среды будет вызывать поведенческий ответ, компенсирующий эти изменения

- - - - - Оптимальный уровень стресса
 [Hatched Circle] Реальный уровень стресса ➔ Пути оптимизации уровня стресса

Повышать предсказуемость можно: снижая количество нового и незнакомого в окружающей среде (исследовательское и маркировочное поведение) и устанавливая и запоминая связи между закономерно повторяющимися событиями (когнитивные процессы и память).

Повышать контролируемость можно только осуществляя контроль, т.е. активно воздействуя на среду. Это более «затратный» путь, часто связанный с конкурентной борьбой, но в случае успеха помимо снижения неопределенности он приносит и конкретные выигрыши.

Понижать предсказуемость (и вообще определенность) можно, подвергаясь воздействию новых, незнакомых стимулов.

Приложения модели: Социальная связь, как «стресс-протектор»

- **Что общего есть в любых социальных связях?**
- **Дает ли социальная связь неспецифический (не зависимый от типа связи) адаптивный выигрыш? Если да, то в чем он заключается и как связан с внешними условиями?**
- **В чем заключается неспецифическая (не зависящая от формы связи) составляющая мотивов субъекта, побуждающих его к формированию и поддержанию социальной связи?**

Социальная связь – такие взаимоотношения между индивидами, неопределенность которых снижена, благодаря предыдущему опыту общения этих индивидов.

- **Что общего есть в любых социальных связях?**

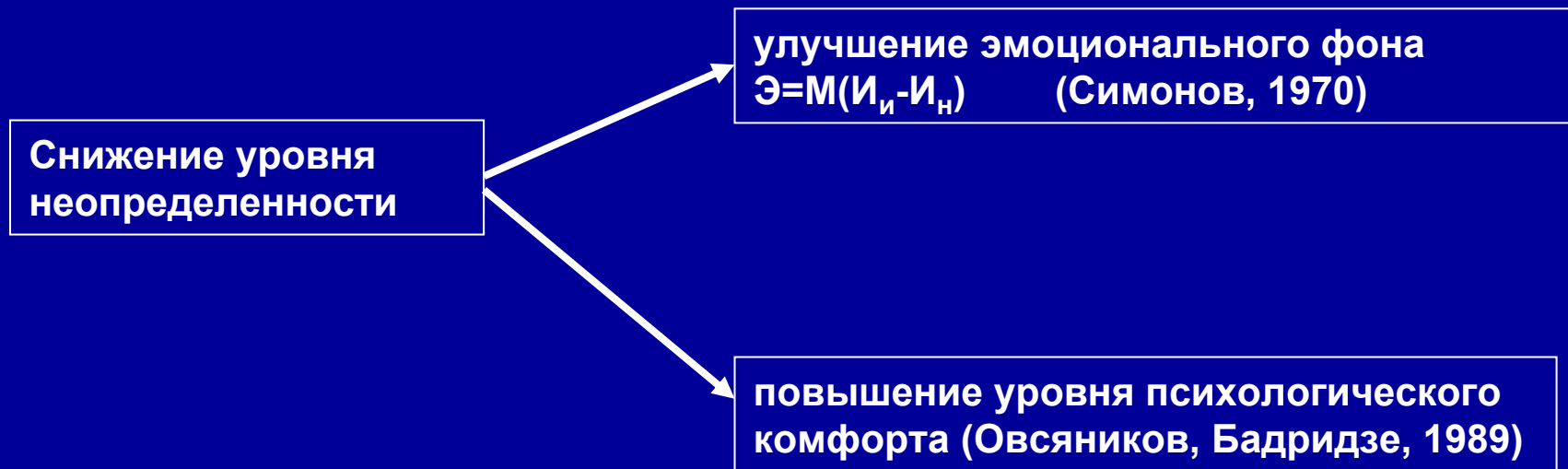
Любая социальная связь снижает уровень неопределенности в отношениях конкретных особей.

- **Дает ли социальная связь неспецифический (не зависимый от типа связи) адаптивный выигрыш? Если да, то в чем он заключается и как связан с внешними условиями?**

Неспецифический выигрыш от любой социальной связи заключается в снижении неопределенности среды и соответствующем повышении устойчивости к стрессу.

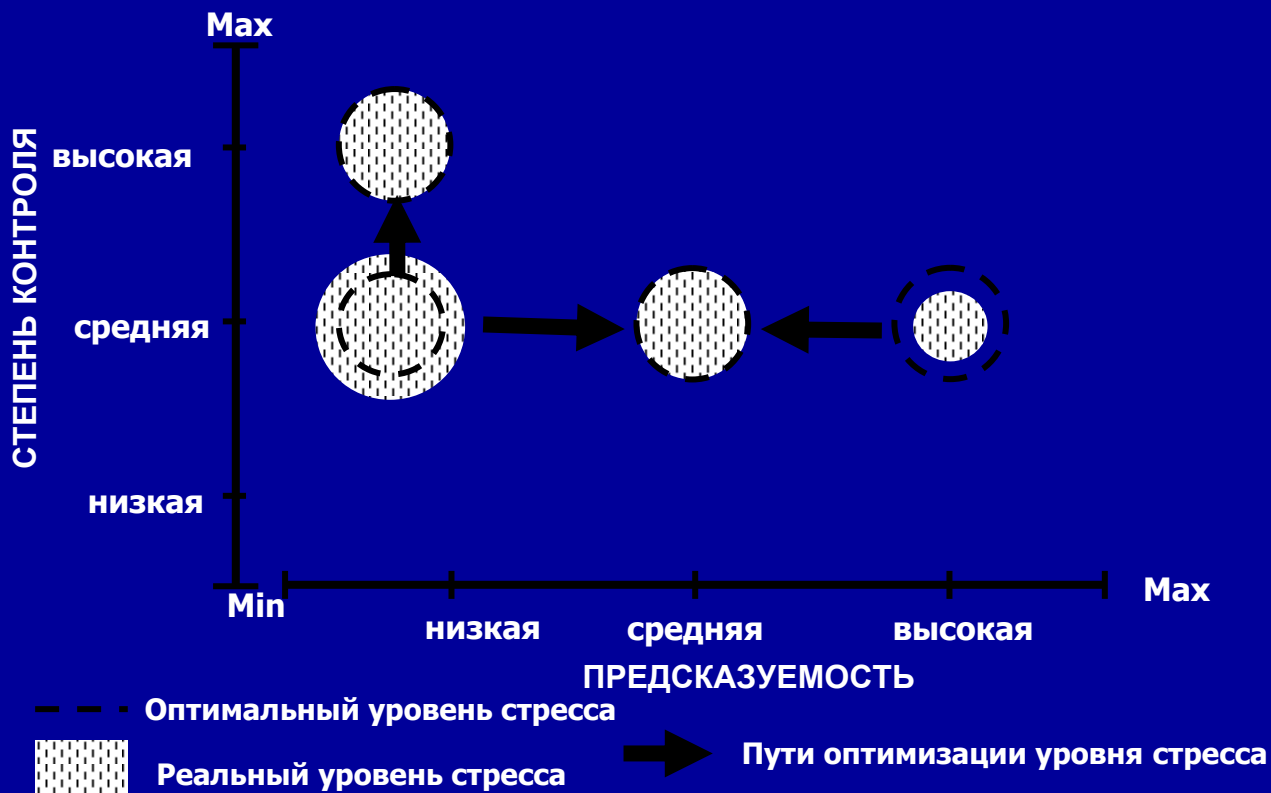
Цена этого «выигрыша» тем выше, чем выше стрессогенность среды.

- В чем заключается неспецифическая (не зависящая от формы связи) составляющая мотивов субъекта, побуждающих его к формированию и поддержанию социальной связи?



Неспецифический мотив формирования и поддержания социальных связей – стремление изменить негативный эмоциональный фон, вызванный высоким уровнем неопределенности.

Любая социальная связь снижает уровень неопределенности в отношениях конкретных особей.



Вывод из модели:

Можно ожидать, что побудительным мотивом формирования и укрепления социальных связей будет существенное превышение уровня активации над оптимальным

С чем связан переход к большей социальности у «социально-лабильных» видов?

- увеличение плотности населения и увеличение сложности доступа к ресурсам (Brown, 1974; Emlen, 1982; Getz et al. 1992, 1993 и др.)
- усиления пресса хищников (Getz et al. 1990)
- при низких температурах размеры группировок увеличиваются (Storey et al. 1994)
- высокая смертность самок (Boyse, Boyse, 1988)
- степень использования открытых пространств (степень риска от хищников) положительно влияет на размер групп приматов (Janson, Goldsmith, 1995) и на степень социальности грызунов (Чабовский, 2008) .
- неблагоприятные условия внешней среды: необходимость рыть длинные ходы в твердой почве (голые землекопы) или холодный климат и дефицит питательных ресурсов (социальные виды песчанок Палеарктики) (Randall, 1994) .
- объединение в группы рукокрылых может быть вызвано стремлением кормящих самок избавиться от избытков молока (Wilkinson, 1992).

Животные, для которых свойственен полиморфизм социальных структур, проявляют очевидную склонность к образованию группировок с устойчивой структурой социальных отношений при ухудшении условий внешней среды, приводящих к повышению фонового уровня стресса (концентрации кортикостероидов в крови).

Различается ли стресс у «социальных» и «одиночных» видов?

У социальных видов полевок относительно более высокий базальный уровень кортикостероидов и это отражается на специфике регуляторных процессов. Базальный уровень кортикостерона подавляет репродуктивную активность самцов. Контакты с рецептивной самкой, в отличие от одиночных видов, не повышают уровень тестостерона, а снижают уровень кортикостерона так, что он перестает подавлять половое поведение.

У самок прерийных полевок мало прогестерона, а поведенческую половую активность вызывает кортикостерон. В результате успешное спаривание не подавляет поведенческий эструс, что способствует укреплению социальных связей.

Кортикостерон так же облегчает предпочтение самцами партнера.

(обзор Carter, Roberts, 1997):

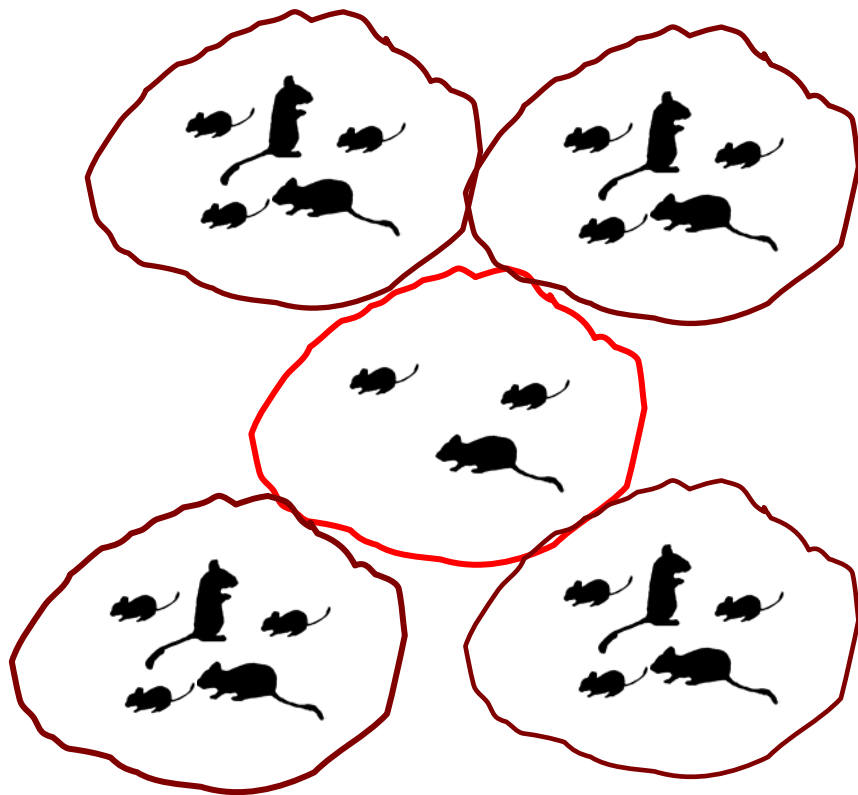
Социальные виды имеют в норме более высокий базальный уровень кортикостероидов чем несоциальные, причем то, что высокие значения этого уровня задействованны в целом ряде физиологических и поведенческих механизмов, говорит о значительной эволюционной истории.

Имеющиеся в литературе данные соответствуют предположению, что тенденции к усилению социальных связей проявляются по мере возрастания уровня активации (стресса).

На основании модели «оптимизации» можно рассматривать усиление социальности как адаптацию к условиям стрессогенной среды.

Любые (естественные или экспериментальные) воздействия, ведущие к снижению уровня активации, должны (при прочих равных условиях) одновременно снижать и способности к формированию сильных социальных связей. И наоборот.

Приложения модели: Распад семейных групп при исчезновении соседей



Реакция монгольских песчанок на исчезновение соседей

Мотив?

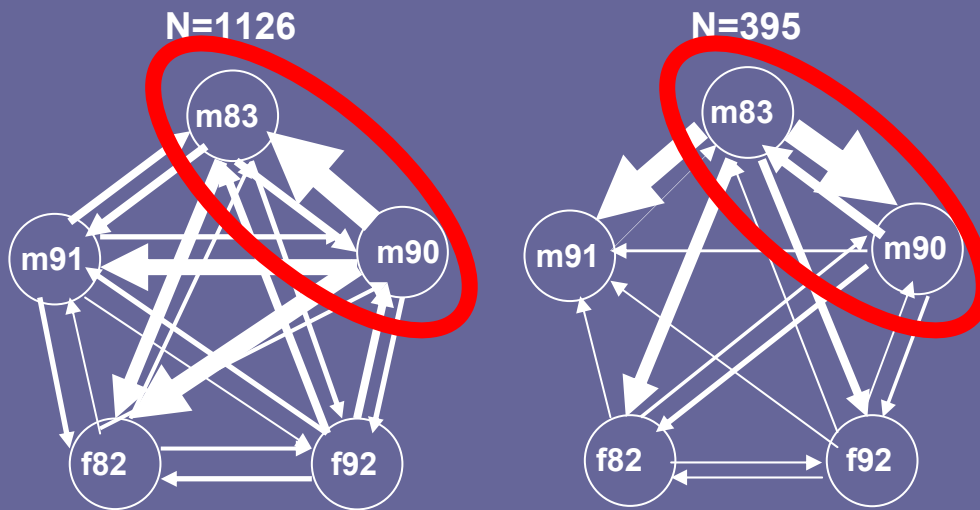
Стремление повысить упавший ниже оптимума уровень социальной стимуляции (Попов, Чабовский, 1995) – уровень активации (стресс) ниже оптимума

Стремление понизить уровень активации (стресса), резко возросший из-за разрушения социальных связей с соседями и соответствующего роста неопределенности среды

В первом случае показатели стресса должны быть ниже, а во втором выше фоновых.

Приложения модели: «Выпрашивание агрессии»

«Выпрашивание агрессии»



Данные О.Г.Ильченко

«Выпрашивание агрессии» - поведение подчиненного животного, которое активно пытается навязать социальные контакты агрессивному доминанту, провоцируя атаки. В результате «проситель» может быть серьезно травмирован.

Получая атаки и даже повреждения, подчиненный при этом повышает свое ощущение определенности (и за счет контроля и за счет предсказуемости), приобретая повышенную устойчивость к стрессу, и понижает соответствующие показатели доминанта, который становится более чувствительным к стрессу.

При сравнении двух связей абсолютного агонистического доминирования в одной из которых наблюдается феномен «выпрашивания агрессии», а в другой подчиненная особь стремится избегать контактов с доминантом, подчиненный в первой паре всегда будет иметь меньший, а доминант – больший уровень стресса, чем соответствующие члены второй пары.

Агрессия, как пример социального взаимодействия из Попов, Ильченко, 2005

Аверсивная

Инструментальная

- проявляется в ситуациях неопределенности, невозможности разрешения конфликта

- проявляется в ситуациях с высокой степенью определенности

- основной мотив – стремление выйти из ситуации, вызвавшей «раздражение»

- мотивация различная, но всегда есть конкретный объект действий
функция - манипуляция объектом агрессии

- связана с высоким уровнем психогенного стресса и сопровождается соответствующими гормональными и физиологическими изменениями

- физиологическая «стоимость» минимальна

- проявление крайних форм негативно окрашенного нервного возбуждения

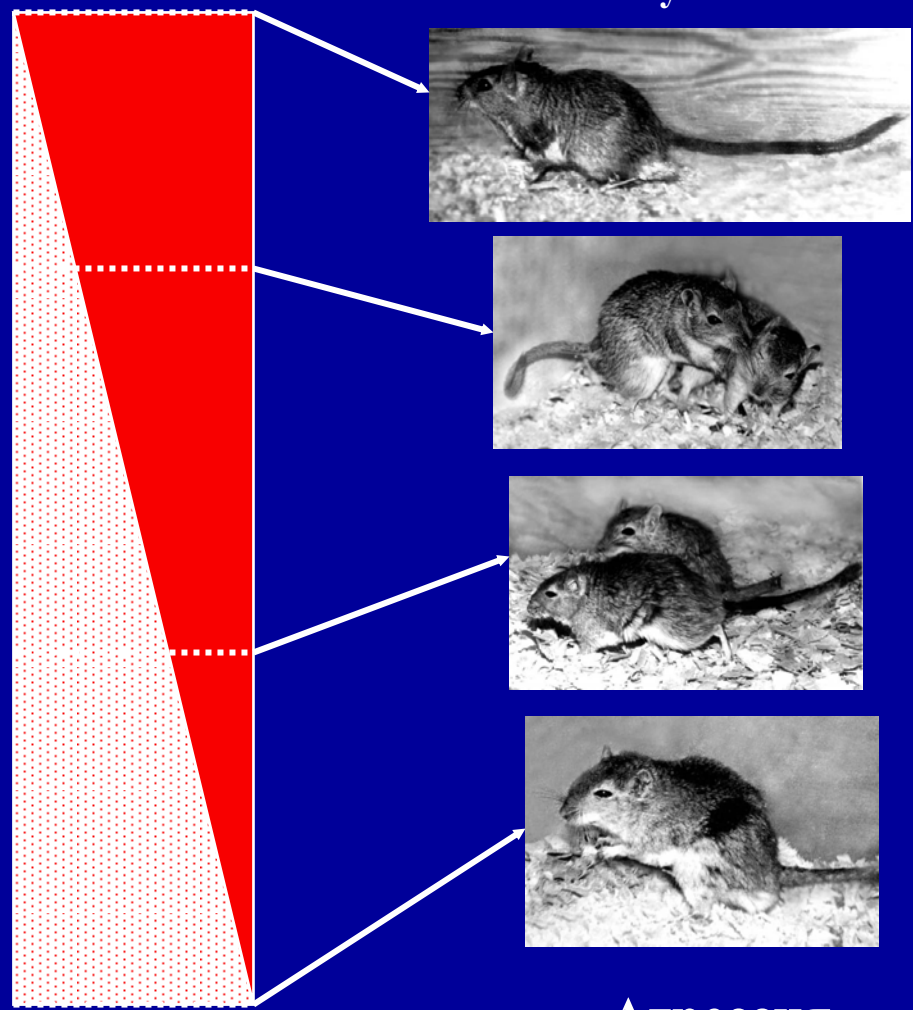
- эмоционально нейтральна или окрашена положительно (может служить подкреплением)

Вероятность проявления разных типов агрессии в зависимости от определенности ситуации

Степень определенности ситуации

M.libycus

Уверенность в себе



Агрессия



аверсивная



инструментальная

Приложения модели: «Социальный буфер»

(способность животных легче переносить стресс в присутствии конспецификов).

Исследован у крыс (Davitz & Mason 1955), морских свинок (Hennessy et al. 2000), нечеловекообразных приматов (Coe et al. 1978; Levine et al. 1978; Mendoza et al. 1978) и человека (Thorsteinsson et al. 1998).

аффилиативный контакт



тактильная стимуляция



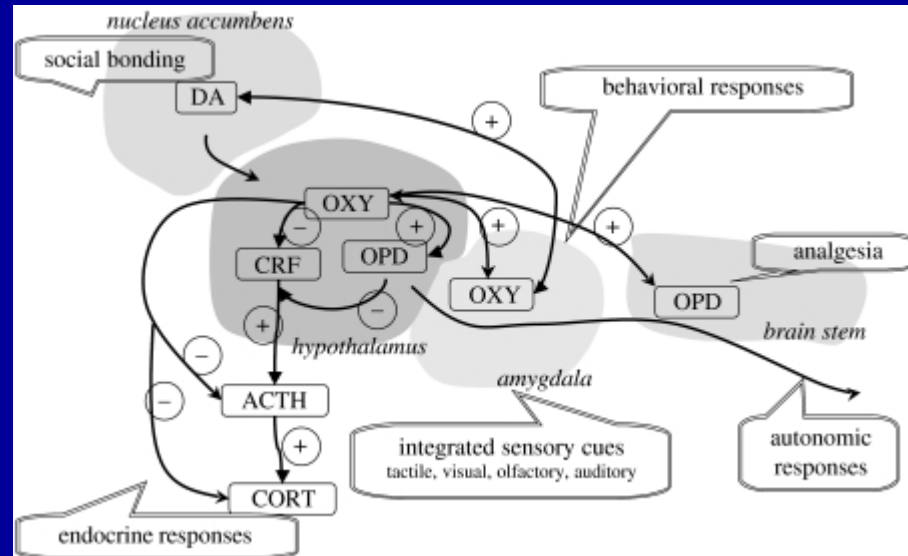
выделение окситоцина,
вазопрессина, опиоидов



подавление выделения
АКТГ



снижение уровня
кортикостероидов



Из Kikusui et al., 2006

Но «социальный буфер» реализуется не только...

при тактильных контактах (овцам достаточно увидеть фотографию знакомой особи (Da Costa et al., 2004)

при аффилятивных контактах (у крыс резко снижается уровень кортикостерона, если при действии электрошока они могут напасть на другую крысу (Weiss et al, 1976)

Эти противоречия снимаются, если рассматривать явление «социального буфера», как следствие субъективного снижения неопределенности и соответствующее уменьшение уровня активации (стресса).

Приложение модели: «Оптимизация среды в зоопарках».

Показатели «благополучия» животных в неволе.

Отсутствие внешних признаков дистресса

Адекватные реакции на внешние стимулы

Богатство (разнообразие) поведения

Отсутствие патологий поведения

Нормальные физиологические показатели

Недостаток «благополучия» препятствует решению основных задач зоопарка: природоохранной, просветительской и научной

«Обогащение среды» - изменения условий и режима содержания животных, направленные на повышение их благополучия.

В зоопарках, в «обедненной среде», животные мучаются от скуки, поэтому любые изменения, повышающие разнообразие («обогащение среды») будут во благо.

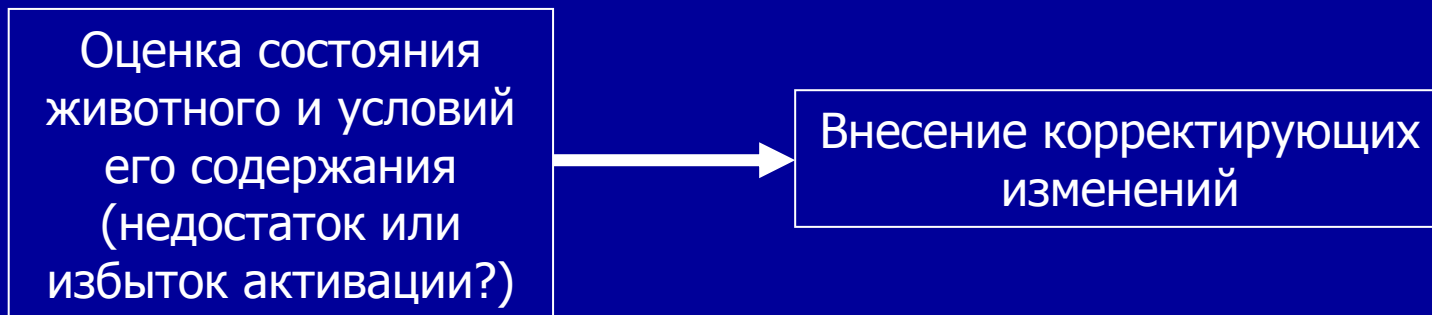


- Повышение разнообразия помогает не всегда и не всем, причем нет оснований для прогнозирования эффекта
- Иногда повышение разнообразия ухудшает состояние животного
- Иногда положительный эффект оказывают изменения, снижающие разнообразие (предоставление убежищ, ограничение контактов с посетителями, установление строгого графика ухода)



Среда в зоопарке отличается от природной среды низкой контролируемостью и высокой предсказуемостью

Действие неожиданных (непредсказуемых и неконтролируемых) стимулов резко усиливается и приводит к существенному превышению оптимума. В отсутствии таких стимулов (слабая контролируемость, но очень высокая предсказуемость) уровень активации не достигает оптимума.



Методы обогащения среды в зоопарках



Оптимизация поведения двух медведей-губачей



гиперактивность
самопогрызание
избыточное внимание к киперам



**Недостаток
стимуляции,
фоновый уровень
стресса ниже
оптимума**

***увеличить
непредсказуемость
среды
(давали много новых
объектов)***



обедненное поведение
стереотипия
отказ от еды
потеря веса
плохое состояние шерсти



**Фоновый уровень
стресса выше
оптимума**

***увеличить контролируемость
(давали предметы для
манипуляции и применяли
«отзывчивый» стиль
обслуживания)***

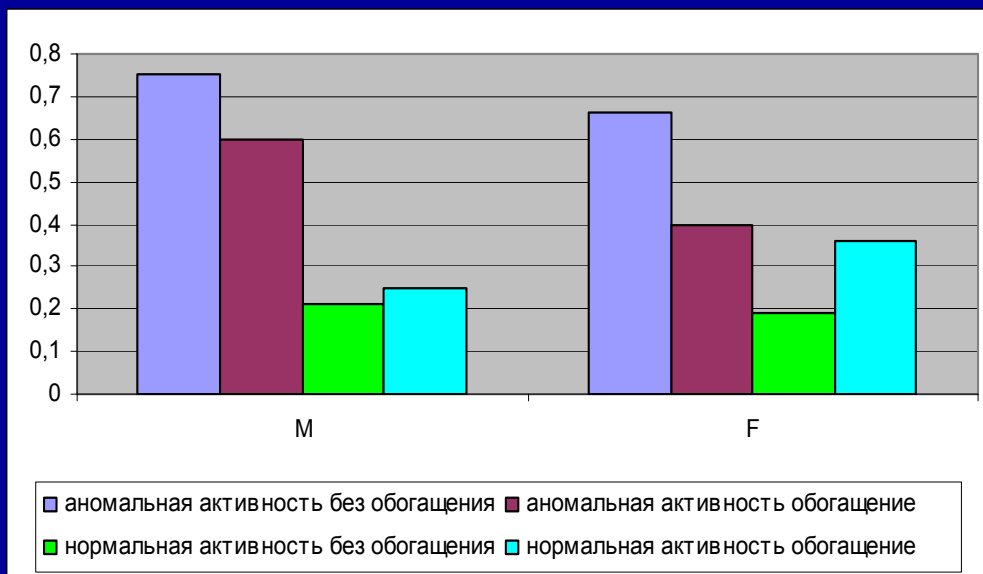
Оптимизация поведения двух медведей-губачей



прекратил самопогрызание и стал менее зависим от присутствия людей



сократилась доля стереотипии в бюджете времени, начала нормально есть, поведение стало более разнообразным



Приложения модели: «Зоопарковская стереотипия»

Что известно о стереотипии

- Впервые возникает на фоне высокой активации
- Характеризуется цикличностью движений с «маркирующими» элементами в конце цикла
- При длительном исполнении вызывает снижение уровня активации и нарушения реактивности на внешние стимулы
- Сопровождается выделением опиоидов в мозгу

Причины и механизмы неизвестны

Способ своим поведением экстренно повысить определенность среды, за счет циклического восприятия связи между собственными движениями и определенными внешними стимулами; при этом предельно сузив саму среду.

Уровень активации (стресса) у животного, давно проявляющего «зоопарковскую стереотипию» никогда не будет выше, чем у конспецифика, который впервые начал проявлять такое поведение.



Другие возможные приложения модели

Функция исследовательской активности: снижение уровня неопределенности (путем освоения среды), но непосредственный мотив – повышение уровня активации (общение с новизной – сильнейший стрессор).

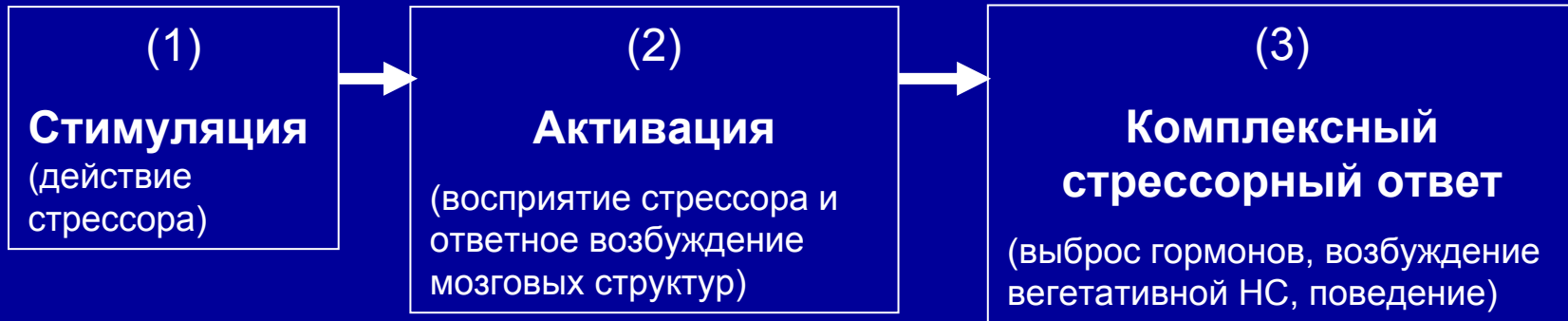
Маркировочная активность и поддержание «сигнального поля», как способ снижения неопределенности среды.

Социальная коммуникация, как манипуляция степенью определенности среды (своей и партнера).

Онтогенез поведения, как изменение тактик снижения неопределенности (от предсказуемости к контролю).

и т.п.

Сфера действия модели и ее ограничения.



Если нет мозга, эмоций и стресса – модель не работает

Если реальный уровень активации не отличается существенно от оптимального – действуют другие мотивы поведения

Если стимул силен и вызывает однозначную реакцию (например, релизер), то он действует независимо от степени неопределенности

Если очень силен специфический мотив (например, голод), то он полностью определяет поведение

Если оптимум активации достигается не изменениями чувствительности к стимулам, а изменениями уровня стимуляции, то действуют другие механизмы поведения.

«Поведение – результат постоянного компромисса между удовлетворением текущих потребностей и снижением неопределенности» (Inglis, 2000, с.1570).

Заключение

- Поведение, которое приближает уровень активации особи к оптимальным значениям, во-первых связано с положительными эмоциями (т.е. мотивировано), а во-вторых дает адаптивный выигрыш – обеспечивает максимальную эффективность.
- Важнейший фактор, влияющий на уровень активации - неопределенность внешней среды.
- В тех, наиболее распространенных в природе, ситуациях, когда реальный уровень возбуждения (стресса) превышает оптимальные значения, снижение неопределенности внешней среды кроме оптимизации деятельности еще и уменьшает повреждающие эффекты дистресса.
- Можно ожидать, что изменение неопределенности внешней среды – фоновая или основная мотивация и важная функция многих форм поведения, направленных на компенсацию этих изменений.

Модель «Оптимизации уровня активации», построенная на основе этих положений, позволяет рассматривать в общих рамках многие поведенческие проявления разных модальностей и уровней; выявлять мотивационную основу и адаптивный смысл многих сложных феноменов поведения; строить тестируемые гипотезы; разрабатывать и применять на практике методы коррекции нарушений поведения.



Спасибо за внимание.
Оптимального Вам стресса!

Заключение (выводы)

- **Приближение уровня активации к оптимальному для данной активности – универсальный мотивационный фон поведения, а в случаях сильного отклонения от оптимума – ведущая мотивация.**
- **Степень неопределенности среды оказывает сильное влияние на чувствительность к внешней стимуляции. Вследствие изменений чувствительности меняется и уровень активации (стресса).**
- **Животные не просто выбирают внешнюю среду с оптимальным уровнем неопределенности, но могут посредством собственного поведения менять уровень неопределенности среды, приближая его к оптимуму.**
- **Универсальный непосредственный механизм оптимизации активации – манипуляции составляющими неопределенности – уровнями предсказуемости и контроля, соответственно изменение этих показателей – реальная цель многих поведенческих проявлений самых разных модальностей и уровней.**
- **Активная регуляция чувствительности к определенным стимулам – важная и самостоятельная функция поведения, дающая адаптивный «выигрыш».**

Заключение (выводы)

- Существует оптимальный уровень активации (стресса), при котором текущая деятельность наиболее успешна
- **Достижение такого уровня – неспецифический мотив и, одновременно, адаптивная функция поведения**

Поведение, которое приближает уровень активации особи к оптимальным значениям, во-первых связано с положительными эмоциями (т.е. мотивировано), а во-вторых дает адаптивный выигрыш – обеспечивает максимальную эффективность.

- **Изменения уровня активации могут происходить как вследствие изменения характера внешних воздействий, так и из-за изменений**

Важнейший фактор, влияющий на уровень активации - неопределенность внешней среды.

- **Чувствительности к стимулам имеет сильную положительную зависимость от степени их неопределенности**
- В тех, наиболее распространенных в природе, ситуациях, когда реальный уровень возбуждения (стресса) превышает оптимальные значения, снижение неопределенности внешней среды кроме оптимизации деятельности еще и снижает повреждающие эффекты дистресса.

Можно ожидать, что изменение неопределенности внешней среды – фоновая или основная мотивация и важная функция многих форм поведения.