

С.В. Попов

## Поведение, стресс и неопределенность среды: определение и анализ понятий

Изучение и раскрытие проксимальных механизмов поведения требует широкого применения междисциплинарных подходов. Необходимо обсуждение фактов и концепций, полученных в этологических, психологических и физиологических исследованиях. Однако на этом пути возникают серьезные терминологические проблемы. Большинство основополагающих понятий и терминов, включая и понятие «поведение», в рамках этих наук используются неоднозначно и несут разное содержание. В статье сделана попытка анализа содержания понятий «поведение», «стресс» и «неопределенность среды». Предлагаются определения, позволяющие сопоставлять результаты исследований поведения, полученные различными дисциплинами.

**S. V. Popov. «Behaviour», «stress» and «environment uncertainty»: the definitions and analysis of these concepts.** For the thorough understanding of the proximate mechanisms of behaviour an interdisciplinary approach is needed. It is necessary to consider in detail and unite the results of ethological, psychological and physiological studies. Such an approach faces with serious difficulties due to many existing ambiguous interpretations of the main notions and terms. Here attempt is made to define and analyze such concepts as «behaviour», «stress» and «environment's uncertainty» by comparing ideas and facts from the research made in different behavioural disciplines.

«The behaviour» is defined as a manifestation of the observable signs indicating the actual motivational and emotional state of the acting subject. So, proximate behavioural mechanisms are viewed here as a realization by it of those reactions to external stimulation that corresponds adequately to its internal state at the moment. Analysis of the «stress» and «arousal» conceptions has lead us to the conclusion that both of them are components of a single phenomenon. Seley's «general adaptation syndrome» is a physiological constituent of the unite stress reaction, whereas «arousal» can be viewed as a psychological one reflecting the state of the reticular activating system. The «general adaptation syndrome» may be considered as a cost highly expensive for an organisms. To handle this factor the special adaptations by the species are needed. From this point of view a stress may, in principle, operate as an evolutionary factor. The arousal level is closely related to the motivational and emotional state of an subjects and is dramatically affected by environment uncertainty.

Задача любой науки, и науки о поведении в частности, — раскрытие механизмов функционирования объекта исследования. Решение этой задачи невозможно без понимания причин наблюдаемых явлений. Применительно к поведению добиться такого понимания оказалось необычайно сложно в силу сложности самого изучаемого феномена, многоплановость которого (проявление на различных уровнях и в разных масштабах в пространстве и во времени) не дает возможности охватить его единым взглядом. В результате изучение поведения вылилось в решение сотен частных проблем, взаимосвязь между которыми улавливается все сложнее, а попытки сохранить логическую целост-

ность самого феномена ускользают от внимания исследователей. Задачи выделения характеристик, закономерностей и механизмов, имеющих отношение к поведению в целом, представляются с течением времени все более и более проблематичными.

В дисциплинах, занятых изучением поведения, просматривается очевидная дихотомия. С одной стороны поведенческая экология и социобиология преследуют цель раскрытия эволюционных механизмов поведения на основе анализа результатов проявления конкретных форм поведения. Здесь не придают большого значения вопросам о побудительных мотивах и непосредственных механизмах, вызвавших данные проявления.

В рамках этого направления сложилась точка зрения, согласно которой любой состоявшийся поведенческий паттерн эволюционно обусловлен и адаптивен. Исследователи этого направления убеждены в том, что при изучении эволюции поведения достаточно выявить адаптивность последствий поведенческих актов и последовательностей. Непосредственными побудительными мотивами и соответствующими проксимальными механизмами поведения пренебрегают, уподобив их некоему «черному ящику», поскольку селективную выгоду дают лишь результаты поведения. Еще меньше внимания привлекают здесь неспецифические непосредственные механизмы, которые управляют не конкретными формами поведения, а динамикой фонового состояния организма (такого, например, как стресс). То же можно сказать в отношении факторов внешней среды, влияющих на эти механизмы (один из важнейших факторов такого рода - неопределенность). Однако поведенческая организация животного направлена на некие непосредственные цели, которые только коррелятивно связаны с основными функциями поведения (Wechsler, 1995). Без учета действия непосредственных механизмов оказывается крайне трудно, а часто и невозможно, оценить все результаты того или иного поведения. Этим вызваны многие известные трудности «зоологических» наук, изучающих поведение. В частности, попытки анализа «биологических преимуществ» напрямую (минуя проксимальные механизмы их формирования) вызывают серьезные проблемы, особенно заметные при рассмотрении социальной жизни животных (Попов, 2006).

С другой стороны, основной предмет психологических и психо-физиологических исследований — процессы внутри организма, которые обуславливают поведение, и, таким образом, оказываются непосредственными механизмами, движущими его. Но в рамках этого подхода мало внимания уделяют результатам поведения и практически не рассматривают эволюционные механизмы.

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

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

уровней и модальностей, т.е. вернуть исследования поведения в рамки целостного подхода и разрешить тем самым ряд сложных проблем теории эволюции поведения.

Решение подобной задачи в рамках какой-либо одной из дисциплин, изучающих поведение, невозможно. Очевидно, что здесь требуется междисциплинарный подход и привлечение как можно большего числа установленных различными дисциплинами фактов и закономерностей и предложенных концепций. Первым шагом на этом пути должна стать выработка и определение такой системы понятий, которая могла бы позволить сравнивать, анализировать и использовать для дальнейших построений данные и идеи из различных дисциплин. Решению этой задачи посвящена настоящая работа, в которой мы обсуждаем содержание и даем операциональные определения для таких важнейших понятий, как «поведение», «стресс» и «неопределенность среды».

## Поведение

Будучи предметом нескольких научных направлений, **поведение**, тем не менее, сложно поддается определению. Не случайно такое определение отсутствует в большинстве учебников. В тех случаях, когда его все же дают, то обычно подчеркивают три основных свойства поведения: 1) «внешняя проявляемость» — возможность для внешнего наблюдателя его фиксировать (*все наблюдаемые действия объекта; любая активность, которую может зафиксировать человек*); 2) связь с определенной временной шкалой и 3) направленность на взаимодействие с внешней средой (*составляющая взаимодействий организма с внешней средой, которая характеризуется наблюдаемыми в течение времени изменениями в пространстве отдельных частей организма и влечет за собой некоторые изменения в окружающей среде.*)

Первые два положения не вызывают сомнений, однако третье — попытка определить поведение через его функции, вступает с ними в некоторое противоречие, поскольку позволяет отличить «поведение» от «не поведения» только по его последствиям, т.е. отрывает поведение как от «наблюдаемости», так и от жесткой привязки к шкале времени. С формальной точки зрения такой подход, кроме того, приводит к тому, что из сферы поведения выпадают все проявления, воздействующие на самого себя, а это, весьма важная составляющая поведения. Это побуждает отказаться от использования функций поведения в его определении.

Следующий важный момент связан с двойственностью поведения, которое может рассматриваться как действие и как состояние. Интересно, что подобный дуализм четко отражен в методической литературе по способам регистрации поведения (Srockett, 1996; Young, 1998), но остался практически не замечен авторами определений. Подавляющее большинство определений (даже очень общих, типа «*Поведение — все, что делают животные*» или «*Поведение — это активность мускулов, желез или биотоки*») подчеркивает действия, как основной компонент поведения. Возможно, это связано с тем, что именно подсчет дискретных действий лежит в основе количественных методов этологии. Подход к поведению, как к сколь угодно сложной и многоуровневой последовательности элементов связан с разработанными методами описания поведения через дискретно вычлняемые действия (ЭДА, «демонстрации», «ансамбли» и т.п.). Обеспечив

в свое время само возникновение этологии, этот подход, тем не менее, порождает следующие проблемы:

I. На уровне описания и анализа дискретность «действий» приходит в противоречие с континуальностью самого поведения;

II. Реализация поведения одновременно на нескольких уровнях и в разных физических модальностях делает почти неразрешимой задачу описания «цельного поведения» и заставляет при описании и анализе поведения искусственно вычленять отдельные «действия», игнорируя остальные; однако, зачастую значение фиксируемых действий меняется в зависимости от того контекста, который образуют прочие поведенческие проявления. В частности, из круга описываемых явлений часто выпадают ненаправленные и произвольные континуальные компоненты (такие, например, как проявления эмоционального состояния), которые придают неоднозначность паттернам поведения, не различимым на уровне «действий». Объективно одинаковые поведенческие акты реализуют разные функции, а одна и та же адаптивная задача (например, захват хищником добычи) может решаться различными способами. Такая ситуация вступает в противоречие с неявным, но очень важным, методологическим допущением этологии, лежащим в основе количественного анализа поведения: *события, не различаемые наблюдателем, тождественны*.

Представляется более корректным говорить не о «действиях», а о проявлениях «состояния во времени», что включает как дискретные, так и континуальные; как произвольные, так и непроизвольные, как целенаправленные, так и не направленные составляющие поведения. Предлагаем следующее определение: **поведение — подпадающие внешнему наблюдению проявления состояния объекта во времени**.

С точки зрения этого определения к поведению относится все, что а) может быть зафиксировано внешним наблюдателем и б) имеет доступную для выбранной временной шкалы наблюдения длительность. То есть субъективные ощущения (эмоции, боль, голод и т.п.) не относятся к сфере поведения, но поведением являются внешние проявления этих ощущений. С другой стороны, к поведению не относятся такие наблюдаемые внешние изменения, как, например, появление седины и морщин в ходе старения, поскольку длительность этих процессов выходит за рамки временной шкалы наблюдения.

Процессы, не имеющие внешнего выражения, и соответственно, не являющиеся поведением, могут быть тесно задействованы в механизмах поведения (классический и наиболее известный пример — выброс гормонов, другой пример — рассудочная деятельность).

Из данного определения логически вытекает ряд свойств поведения:

Поведение усложняется по мере а) увеличения числа факторов, воздействующих на состояние объекта и б) увеличения числа подверженных изменениям внешних характеристик объекта.

Будучи направлено вовне, поведение служит способом воздействия на внешнюю среду, однако если субъект способен воспринимать собственное поведение, то он и сам оказывается подвержен этому воздействию.

Поскольку в каждый момент времени каждый объект находится в определенном состоянии, имеющем внешние проявления, то отсюда следует, что поведение непрерывно (континуально).

Первый вопрос, возникающий после знакомства с предложенным определением — что такое «состояние» и как его можно оценить?

Согласно Аристотелю, «состояние — характеристика предмета со стороны его проявления вовне». В современной философии состояние рассматривается как способ существования предмета, взятый со стороны его внешних проявлений. Причем, «...исходя из состояния, мы судим о существовании предмета ... только в той мере, в какой он проявляется по отношению к другим предметам, в частности по отношению к человеческой способности его воспринимать» (Арлычев, 2001).

Более пространное и близкое к нашей проблематике определение состояния дает Карл Поппер: «Мы знаем, что все живые существа, даже самые примитивные реагируют на определенные раздражители или стимулы. Эти реакции — специфические; это значит, что для каждого организма (и для каждого типа организмов) число возможных реакций ограничено. Мы можем сказать, что каждый организм от рождения обладает определенным предрасположением (*disposition*) реагировать тем или иным образом. Это множество предрасположений может меняться с возрастом организма (может быть, отчасти под воздействием чувственных впечатлений или восприятий) или может оставаться постоянным; так или иначе, мы можем принять, что в любой данный момент жизни организм снабжен таким множеством возможностей и предрасположений реагировать, и что это множество образует то, что можно назвать внутренним состоянием организма [в данный момент]» (Поппер, 2002, стр. 322).

Реально в поведении выражается сложный конгломерат внутренних физиологических и психических процессов разного масштаба (в смысле охвата различных систем организма) и разной длительности. Причинную основу этих процессов формируют «внешние» и «внутренние» компоненты, однако их состав и относительный вклад может быть уникален в каждый момент времени. При этом состояние — это результат некоего субъективного переживания. При попытке выделить факторы, влияющие на такое переживание, в конечном счете, обнаруживаются мотивации и эмоции. Предельно упрощая, можно сказать, что мотивации определяют, что делает субъект, а эмоции то, как он это делает. Именно эти два компонента интегрируют в себе результаты восприятия организмом как внешних, так и внутренних изменений (или их отсутствия), и определяют сиюминутное состояние. Мотивационная составляющая формируется потребностями, а эмоциональная — информацией для их удовлетворения.

Состояние зависит от неопределенного числа факторов, значимость каждого из которых зависит от остальных и меняется во времени. Тем не менее, учитывая приведенные выше соображения К.Поппера, возможный набор состояний ограничен. Специфика (видовая, половая, индивидуальная) проявляется в отношении а) вероятности пребывания в том или ином состоянии, б) легкости перехода от состояния к состоянию и в) в особенностях внешних проявлений состояний.

### Возможности оценки состояния и описание поведения

Какому внешнему наблюдателю должны быть доступны проявления состояния, чтобы считаться поведением? Человеку? Конспецифику? Хищнику или жертве? Очевидно — конспецифику, как имеющему идентичные органы чувств и максимально сходную картину внешнего мира. Кроме того, именно в ходе приспособления к воздействию на конспецификов эволюционировало социальное поведение. Человек-наблюдатель, соответственно, в принципе способен воспринимать и фиксировать лишь ограниченную часть поведения объектов наблюдения (с другой стороны, параметры поведения, которые фиксируются чувствительными приборами, совершенно не обязательно воспринимаются конспецификами). Адекватность восприятия тем выше, чем ближе характеристики нервной системы (в первую очередь, органов восприятия) наблюдателя и наблюдаемого. В то же время, широкое распространение явления эмпатии — сопереживания (Thompson, 1958; Роджерс, 1984; Bekoff, 2007) и многочисленные примеры межвидовой коммуникации (Rasmussen et al., 1993; Barry, Mundy, 2002; Hare, Tomasello, 2005; Pongra et al., 2006; Martin, 2007; Володин и др., 2009) свидетельствуют о том, что в пределах одного класса или даже типа животных возможности адекватного восприятия состояния партнера другого вида весьма значительны. Физиологической основой подобного сопереживания, вероятно, служат открытые в последние годы так называемые «зеркальные клетки» — нейроны мозга, которые в равной степени возбуждаются как при исполнении определенных действий, так и при восприятии таких же действий, исполняемых другой особью (Wicker et al., 2003; Rizzolatti, Craighero, 2004).

Существуют два методологических подхода к описанию поведения как проявления мотивационно-эмоционального состояния. Первый связан с разработкой все более точных и дробных методов описания моментальной конфигурации частей тела животного с учетом динамических характеристик (скорости, ускорения, частоты) и траекторий перемещения этих частей в сочетании с параллельным анализом физиологических показателей состояния. Предполагается, что физиологический контроль и учет контекста поведения позволит объективно выделить состояние объекта наблюдения, а дробная регистрация выявит инварианты наблюдаемого поведения, четко маркирующие определенные мотивационно-эмоциональные состояния. Такая предварительная работа дает возможность пользоваться этими единицами-маркерами впоследствии, при анализе поведения (именно так строится «мотивационный анализ поведения» — Smith, 1977).

Проблема заключается в том, что состояние можно, как правило, маркировать достаточно точно лишь большим числом элементов поведения разных модальностей. В соответствии со своей идеологией такой подход может быть назван *дифференциальным описанием поведения*. Технически подобный анализ настолько сложен, что еще 10-15 лет назад он был абсолютно не реален. В полном объеме он не достижим и сейчас, но стали возможны разработки в этом направлении (Galsworthy et al., 2005; Lipp et al., 2005; Safi et al., 2006), а скорость развития соответствующих технологий внушает оптимизм на будущее.

Второй подход — мало распространенный, но заявивший права на существование, подход к *интегральному описанию поведения*. Он основан на способности наблюдателя, опираясь на некую сумму не осознаваемых или частично осознаваемых им внешних признаков, делать заключение о мотивационно-эмоциональном состоянии объекта наблюдений. На первый взгляд такой подход абсолютно субъективен и потому лежит за пределами научного познания. Однако, появились данные, что подобные оценки, сделанные многими независимыми наблюдателями достоверно коррелируют (и, следовательно, достаточно объективны), и что использование этих оценок при описании социальной структуры и динамики в группах домашних свиней дает более адекватные результаты, чем традиционные способы описания поведения (Wemelsfelder et al, 2001). Человек-наблюдатель при таком подходе выступает, по сути дела, в качестве прибора, регистрирующего состояние наблюдаемого объекта. Однако, в каждом конкретном случае такой «прибор» требует калибровки и проверки.

### Непосредственные механизмы поведения

Непосредственные (проксимальные) механизмы поведения — обширный и разнокачественный круг явлений, которые попадают в поле зрения исследователей при попытках ответить на первый из классических четырех вопросов Тинбергена: в чем непосредственные причины проявления данной формы поведения? Каким образом внутренние и внешние события влияют на поведение? Эти механизмы обычно противопоставляются эволюционным (ультимативным, дистальным) механизмам, объясняющим появление и закрепление признаков в процессе эволюции. Считается, что ультимативные механизмы работают на эволюционных временах генотипа, а проксимальные оперируют фенотипом в течении индивидуальной жизни (Mayr, 1974).

Поиск проксимальных механизмов поведения — это поиск закономерностей, управляющих побудительными мотивами действий животных или причинами изменения их психического состояния. Несмотря на очевидную разнородность такого рода механизмов, данное выше определение поведения позволяет обнаружить в них важное общее свойство. Логически развивая это определение, приходим к выводу: **«Чтобы совершить некий поведенческий акт, необходимо прийти (или привести себя) в соответствующее состояние»**. То есть непосредственные механизмы поведения — это механизмы, влияющие на состояние организма.

Состояние изменяется в результате неких воздействий, называемых стимулами (Уотсон, 1998: 263). Примечательно, что согласно одному из определений (Lehner, 1998: 25) «Поведение это то, что делает животное в ответ на стимуляцию». Стимулы могут иметь различную природу, силу, они по-разному воспринимаются животными.

Неоднородность стимулов стала предпосылкой для различных способов их классификации. По отношению к объекту стимуляции принято выделять позитивные (животное стремится их получить) и аверсивные (животное стремится их избежать) стимулы; по источнику выделяют внутренние стимулы (endogenous stimuli) — ощущение эндогенных изменений собственного состояния (действие гормонов и других биологически

активных веществ организма, ощущение боли и т.п.) и внешние стимулы, поступающие из окружающей среды. Существуют и другие основания для классификаций.

Для целей анализа проксимальных механизмов поведения стимулы удобно классифицировать на основе характера ответных реакций организма на те или иные из них. К одному классу отнесем такие, для которых готова сформированная ответная реакция. Это специализированная поведенческая программа с высоко стереотипной последовательностью поведенческих актов. Она может быть как врожденной, так и сложившейся в результате научения и предшествующего опыта. Назовем эти стимулы «релизерами», придав этому термину существенно более широкую сферу действий, чем это было сделано в классической этологии.

Другая категория стимулов включает в себя такие, действие которых зависит от исходного состояния и индивидуальных особенностей организма и которые не связаны жестко с определенными поведенческими программами. С определенной долей условности обозначим их как «неспецифические». Среди них в качестве третьего класса можно выделить «ментальные» стимулы — образы, возникающие в сознании и позволяющие моделировать и прогнозировать ситуацию. Трем выделенным таким образом категориям (или классам) стимулов соответствуют три принципиальных механизма поведения.

«Релизеры» моментально и без повышенного напряжения (стресса) приводят организм в необходимое для адекватного поведения состояние и запускают «автоматические программы» («рефлексы», «комплексы фиксированных действий», «навыки» и т.п.). Такие программы эффективно действуют в ситуациях определенности — специфическая реакция на специфический стимул в специфической ситуации. Они относительно малозатратны: пример действия такого механизма — инструментальная агрессия, при которой агрессор почти не испытывает эмоционального напряжения (Moyer, 1987; Kudryavtseva, 2000). Такого рода механизм, основанный на принципе «стимул-реакция» — единственный детально исследованный класс непосредственных побудительных причин поведения. Именно этот механизм был в центре внимания классических доктрин бихевиоризма (Уотсон, 1998; Павлов, 1951); этологии (Thinbergen, 1951 и др.) и многих теорий научения (Mowter, 1951; Hollis, 1982; обзор Хегенхан, Олсон, 2004).

Однако, даже для поведения беспозвоночных объяснительных схем типа «стимул-реакция» оказалось недостаточно. «Беспозвоночные (насекомые, ракообразные, пауки) постоянно опробуют 2-3 возможные тактики поведения (например: двигаться прямо или по кругу), выбирая адаптивную в данный момент. *Это, само по себе, опровергает подход к их поведению, как к простой последовательности стимул-реакция*» (В.А. Непомнящих, доклад на Московском Этологическом Семинаре 22.01.07, курсив мой — С. П.).

На то, что механизмы типа «стимул-реакция» не исчерпывают всех побудительных причин поведения, указывает, в частности, существование спонтанной активности и активности в отсутствии адекватных стимулов. Модель, включающая и эти феномены, была предложена Конрадом Лоренцом — это знаменитая «гидравлическая модель» (Lorenz, 1950). Принципиальное звено гидравлической модели — постулирование обусловленного внутренними причинами *изменения чувствительности к определенным* стимулам (за счет накопления «специфической энергии действия»). Исследователь творчества



Конрада Лоренца Е.А. Гороховская указывает: «...поставленная этой (гидравлической) моделью проблема физиологической природы мотивации, обуславливающей спонтанность видоспецифического поведения и изменения в пороге поведенческих реакций, а также гипотеза Лоренца об изначальной координации движений на уровне центральной нервной системы — все это во многом определило направление и содержание экспериментальных исследований...» (Гороховская, 2001, с.189-190).

Однако и модель Лоренца описывает действие специфических стимулов (релизеров), запускающих готовые фиксированные поведенческие программы. Модель постулирует поиск такого рода стимулов организмом (аппетентное поведение) и повышение чувствительности к действию этих стимулов при их длительном отсутствии (вплоть до «реакции вхолостую»). Иными словами, активная составляющая поведения заключается в достижении-избегании специфических стимулов. Для этой составляющей поведения (фиксированные действия в ответ на специфические стимулы) модель Лоренца справлялась и справляется со своими задачами.

Сложности для «гидравлической» модели ее критики (Lehrman, 1953; Хайнд, 1975) видят в двух случаях. Во-первых, когда речь заходит о действии «неспецифических» стимулов и некой суммарной стимуляции. Во-вторых, при рассмотрении лабильного, изменчивого поведения (в том числе, меняющегося под действием обучения), а не фиксированных реакций.

Дело в том, что при отсутствии готовой «автоматической программы», в тех случаях, когда такая программа не запускается из-за отсутствия адекватного стимула или не дает нужного эффекта, ведущую роль приобретают «неспецифические» внешние стимулы и эндогенные изменения собственного состояния (последние могут существенно модулировать роль других механизмов поведения). Поскольку организм не имеет готового ответа на такие стимулы и, как правило, испытывает дефицит времени на подготовку ответной реакции, он вынужден максимально мобилизовать ресурсы, используя в полной мере аппарат эмоций, стресс-реакцию и связанные с ними гормональные механизмы. Этот класс проксимальных механизмов поведения может быть условно назван «механизмами подгонки состояния». Такие механизмы попадали в сферу внимания исследователей при анализе пищедобывательного поведения (Day et al., 1998) социального взаимодействия (Гольцман, 1978, 1983), игрового поведения (Sigmund, 1993) и некоторых других форм поведения. В этих моделях и в соответствующих объяснительных схемах поведение рассматривали как способ влияния на количество и качество поступающих стимулов. Речь шла о том, что животные стремятся изменить характер внешней стимуляции таким образом, чтобы эта стимуляция позволяла удовлетворить текущие потребности субъекта. Но в этих построениях ответ на стимуляцию не рассматривали в качестве способа влияния на собственное ее восприятие животным. Все эти модели не получили широкого признания и распространения, по-видимому, в силу двух причин, именно, ограниченной сферы применимости (только к определенным формам поведения) и недостаточной предсказательной силы, что не позволяло проверить реальность постулируемых механизмов. Следует признать, что для понимания непосредственных механизмов поведения, действующих при «неспецифической» стимуляции ничего, сопоставимого с гидравличе-

ской моделью Лоренца по общности подхода и влиянию на исследовательские программы, так и не было предложено.

В рамках этого направления активно исследуются и обсуждаются физиологические и психологические основы таких явлений как гормональная регуляция, распределение и активность специфических рецепторов, психофизиологические характеристики особей, способы подкрепления и т.п. Общая черта подобных исследований состоит в концентрации внимания на тех или иных модальностях стимуляции. Отсюда их чрезмерная специализация и отсутствие обобщающей теории.

Третий класс проксимальных механизмов связан со стимуляцией ментальными образами. Действие этих механизмов можно описать в общем виде как мысленное моделирование собственных действий и событий в окружающей среде и последующее принятие решений по результатам этого моделирования — когнитивное планирование или «элементарная рассудочная деятельность» по Л.В.Крушинскому. Как убедительно показал этот автор, распространенность подобных механизмов у позвоночных животных, может быть значительно шире, чем обычно принято считать. В частности он пишет: «...таксономические группы животных с различной цитоархитектонической организацией мозга могут иметь сходный уровень развития рассудочной деятельности. Это выступает при сравнении не только отдельных классов животных, но и при сопоставлении в пределах одного класса» (Крушинский, 1986: 235).

Известный современный специалист в области сравнительной психологии Ян Инглиз на основании экспериментальных данных утверждает, что основная компонента обучения — не метод проб и ошибок, а предварительное построение гипотез о том, «как оно должно быть» и затем проверка этих гипотез (Inglis, 2000). Внешнее выражение действия ментальных механизмов — так называемый «инсайт»: мысленное моделирование событий и осуществление действий с предвиденным результатом. Такие реакции не требуют запускающих стимулов, но всегда основаны на нереализованной потребности. Важно отметить, что речь идет о задачах, для решения которых отсутствуют готовые поведенческие программы или же такие программы оказываются не эффективными: «...акт мышления возникает только тогда, когда у субъекта есть соответствующая мотивация и нет готовых поведенческих программ для ее удовлетворения» (Лурия, 1973). В этом отношении механизм «когнитивного планирования» сходен с механизмом «подгонки состояний», однако, в отличие от последнего, он всегда требует времени, иногда значительного, и не пригоден для обеспечения экстренного ответа.

Способность к «инсайту» возникает на достаточно высоком уровне развития, ею обладают высшие беспозвоночные, рептилии, птицы, и млекопитающие (Fink, 1954; Riopelle, 1967; Herman et al., 1993; Mather, 1995; Savage-Rumbaugh et al., 1998; Pepperberg, 2004). Эта способность подвержена сильной индивидуальной изменчивости (Багоцкая, 2010) и, вероятно, зависит от индивидуального опыта, поэтому элементарная рассудочная деятельность должна играть большую роль в поведении долгоживущих, старых животных.

«Когнитивное планирование» подразумевает представления о собственных действиях в будущем, а в случае социальных отношений — также возможность моделировать состояние партнера во время взаимодействий с ним. Представляется, что все это совер-

шенно невозможно без развитой способности к самоидентификации (различению «я» и «не я»), однако согласно общепринятой сегодня точке зрения, способностью к самоидентификации (определяемой по способности узнавать себя в зеркале) обладают лишь два вида высших приматов (обзор Зорина, Смирнова, 2006).

Таким образом, предлагаемая классификация проксимальных побудительных механизмов поведения основана на двух критериях. Это, во-первых, характер действующих стимулов и, во-вторых, характерные времена подготовки к реакции. В случае действия специфических стимулов, ответ на которые определяется готовыми поведенческими программами, срабатывают «рефлекторные» механизмы. При дефиците времени функционируют механизмы «подгонки состояния», а если времени достаточно, могут кроме того, включаться механизмы «когнитивного планирования». Очевидно, что в действительности возможно параллельное функционирование всех трех типов ответных реакций и их взаимодополнение. Например, результатом когнитивной обработки информации может быть решение об общем направлении действий (например, решение напасть на жертву или противника), которые затем развиваются в соответствии с каким-либо из двух других механизмов.

Предлагаемая классификация внешне имеет нечто общее с хорошо известной классификацией механизмов поведения, которая, однако, построена на совершенно иных критериях (генетически детерминированные или «инстинктивные»; возникшие в результате обучения и возникшие в результате мыслительной деятельности (Крушинский, 1986). В основу же нашей классификации побудительных причин поведения положена природа действующих стимулов. Поэтому предлагаемая нами триада выглядит так: «автоматизмы» — «подгонка состояния» — «когнитивное планирование»).

В первую категорию попадают не только «врожденные (инстинктивные)» механизмы, но и все те случаи, когда специфическими стимулами запускаются готовые поведенческие программы, в том числе, возникшие в результате научения.

Наибольшую сложность вызывают трактовки механизмов, обозначенных вторым звеном триады. Именно они играют главную роль в ситуациях, когда готовые поведенческие программы отсутствуют, а «когнитивное планирование» невозможно из-за дефицита времени или отсутствия соответствующих способностей. Действие механизмов этого класса в значительной степени основано на избирательном изменении чувствительности к соответствующим стимулам.

Интересно, что предлагаемая классификация оказалась очень близка к той, которую предложил Лурия (1976), взяв в качестве критерия характер обработки сигналов (стимулов) в центральной нервной системе. Согласно этой схеме, механизмы поведения делятся на «сенсорные» — не требующие обработки сигнала высшими отделами нервной системы; «перцептивные» — связанные с деятельностью коры больших полушарий и основанные на отражении «...уже не отдельных свойств, а целых предметных ситуаций, которая делает возможным формирование субъективного образа объективного мира» (Лурия, 1976, лекция 4); «интеллектуальные» — «восприятие сложных отношений между предметами внешнего мира», субстратом которого являются высшие отделы коры головного мозга (Лурия, 1976, лекция 5).

## Стресс

За последние 50 лет спектр использования понятия «стресс» стремительно расширялся. «Стресс» стал синонимом самых различных терминов, таких, например, как «беспокойство», «угроза», «конфликт» или «эмоциональное возбуждение». В результате само понятие «стресс» оказалось под угрозой потери своего научного содержания (см. Engel, 1985). По теме стресса и его влияния на организм в последние десятилетия опубликовано большое количество обзорных и обобщающих работ (Selye, 1973; Gibbs, 1986; Von Holst, 1998; Moller et al., 1998; McEwen, Lasley, 2003 и др.). Стрессу посвящена огромная литература, в которой подробно рассмотрены история открытия и изучения «общего адаптационного синдрома», физиологические составляющие стресса, его психо-эмоциональные предпосылки и роль в адаптационных процессах. Мы ни в какой мере не ставим себе целью подробно разбирать здесь все изложенное там. Однако очевидная неоднозначность самого термина требует определить содержания понятия «стресс» как его видит автор этой статьи.

В литературе по теме стресса обнаруживаются четыре различных понимания этого явления. Брум и Джонсон (Broom, Johnson, 1993) и их последователи называют «стрессом» некое, как правило неблагоприятное, воздействие на организм, которое оказывают стрессирующие стимулы — «стрессоры», но не дают критериев, позволяющих отличить «стресс» от «не стресса». Однако все остальные подходы рассматривают «стресс» не как воздействие, а как реакцию или состояние организма.

В некоторых психологических доктринах «стрессом» называют субъективное переживание любых сильных ощущений (Adam, van Wieringen, 1988). Понятно, что в таком понимании «стресс» выступает как нечто, подлежащее исследованию только на людях, поскольку происходящее может быть оценено только по их отчетам (см. Matthews et al., 1999).

Классическое понимание термина «стресс», введенного Гансом Селье, рассматривает его как «состояние, проявляющееся в синдроме, который включает в себя все неспецифически вызванные изменения в биологических системах» (Selye, 1956: 64). В качестве стадий стресс-реакции Селье выделял «эустресс» или «полезный стресс», когда реакция способствует успешной адаптации организма, и «дистресс», когда не внешнее воздействие, а сама реакция стресса оказывается причиной заболевания и даже гибели организма (Селье, 1979). Согласно Селье эти неспецифические изменения составляют то, что этот автор назвал «общим адаптационным синдромом», при котором каждый стимул, разумеется, помимо неспецифических изменений вызывает в организме и собственные специфические эффекты. Стало общим местом отождествлять стресс «по Селье» с адренокортикальной активностью и оценивать уровень стресса по концентрации кортикостероидов. В действительности ответ организма на новые или неожиданные воздействия затрагивает практически все физиологические системы. Адренокортикальная активность — это только часть проявлений стресса, а адаптивный ответ на стрессирующую ситуацию в принципе возможен без какого-либо повышения адренокортикальной активности (Von Holst, 1998). Стресс резко повышает защитные силы организма, позволяя ему спра-

виться с проблемами или болезнью. В этом смысле несомненно положительное влияние стресса как активатора защитных сил организма (Меерсон, 1981; Китаев-Смык, 1983; Moberg, 1996; Жуков, 1997).

Последний, четвертый, подход к пониманию стресса появился в связи с тем, что, как оказалось, для проявления общего адаптационного синдрома необходимо субъективное переживание действия стрессора. Действительно, у наркотизированного животного или человека стресс в ответ на болевые и другие аверсивные воздействия не возникает. Результаты исследований показывают, что психологическая (эмоциональная) компонента является неотъемлемым звеном стресс-реакции, и, более того, определяет специфику этого «неспецифичного» ответа на действие «вызовов среды». В 1956 году Мэйсон и Бради (Mason, Brady, 1956) впервые обнаружили факт гормонального ответа на эмоциональный стресс. В 1968 году Мэйсон писал: «...подъем уровня кортикостероидов не связан с какими-либо специфическими реакциями, а скорее отражает сравнительно неспецифическое состояние общего эмоционального возбуждения» (Mason, 1968a: 596). Позднее была выявлена адренокортикальная активация не только во время эмоционального возбуждения, но и при длительной эмоционально нестабильной ситуации (Mason, 1971). В этой же работе был сделан вывод, что характер стрессорного ответа зависит от типа воздействия. Таким образом, «первичным медиатором» или «афферентным кругом» стрессорного ответа является психологический субстрат формирования эмоциональных реакций. Эти работы показали, что стресс невозможно понять без понимания психологических процессов. Физиологические ответы, такие как возрастание концентрации кортикостероидов в плазме, происходят только после того, как стимул воспринимается в качестве стрессора.

Критика «физиологического» подхода к стрессу привела к идее, согласно которой стресс неразрывно связан с когнитивными процессами (см. Arnold 1960; Lazarus, 1966, 1974). В рамках сложившегося на этой основе «психологического» подхода «стресс» понимается как «связь с внешней средой, которую особь считает значимой для своего благополучия и в которой она может получить необходимые ресурсы или же не получить их» (Lazarus, Folkman 1986: 63). Это определение означает, что характер физиологического ответа на действие стрессора зависит от эмоционального восприятия особи (Lazarus, 1991) и имеет обратную связь с деятельностью мозга (Levine, Ursin, 1991). Подобный подход позволяет объяснить индивидуальные различия в качестве, интенсивности и продолжительности стрессорных ответов на действие объективно одинаковых стрессоров. Как пишут в своей недавней статье Урсин и Эриксен, «в последние 30-40 лет накоплена столь значительная база эмпирических фактов о роли когнитивных факторов в реакции «стресса», как у людей, так и у животных, что игнорировать эту данность становится просто некорректно» (Ursin, Eriksen, 2004).

Для того, чтобы рассматривать далее подход, учитывающий когнитивную составляющую стресса, необходимо разобраться в соотношении понятий «стресс» и «активация».

«Активация» или «возбуждение» (arousal) — основной аспект многих психологических теорий, тесно связанный с концепцией стресса (Хекхаузен, 1986).

Это понятие было выработано в психологии, как интегральный показатель уровня психологической активности организма. При анализе физиологических процессов, сопровождающих «возбуждение» и, в частности, после разработки Кэнноном концепции «fight or flight» («драться или бежать») (Cannon, 1915), «активацию» стали рассматривать как меру психо-физиологической напряженности организма.

В ранних работах активацию считали энергетическим показателем и оценивали по ряду физиологических переменных, таких, как частота сердцебиения, мышечное напряжение, электрическое сопротивление кожи, характер электрической активности мозга и т.д. (обзор: Хайнд, 1975). При этом место переменной, определяющей уровень активации, занимали характеристики потока внешних стимулов, в первую очередь общий уровень стимуляции. В таком понимании активация фигурирует в большинстве психологических теорий середины XX века (например, Malmö, 1959; Berlyne, 1960). В то же время многие исследования не показали корреляции между различными физиологическими показателями активации, связи между силой активации и интенсивностью стимуляции и свидетельств «энергетической сущности» активации (Bexton et al., 1954; обзор: Duffy, 1962). Это послужило основанием для критики самого понятия «активация» (обзор: Хайнд, 1975) и воспрепятствовало развитию теорий, основанных на этом понятии (напр., Berlyne, 1969).

Позже, на базе исследований ретикулярной формации, содержание понятия «активация» изменилось: «активацию» стали рассматривать как меру активности ретикулярной формации среднего мозга (Hennessey, Levine, 1979). Поскольку активность ретикулярной формации связана с активностью физиологических процессов нелинейно, то такое понимание удовлетворительно объясняло возможность отсутствия корреляции различных физиологических показателей. Кроме того, на активность ретикулярной формации влияют не только качество и количество поступающих стимулов, но и состояние организма в момент их восприятия, и это объясняло отсутствие прямой связи между уровнем стимуляции и уровнем активации.

На этих основаниях была построена общая теория возбуждения и активации (Moruzzi, Magoun, 1949; Hobson, Brazier, 1980; Steriade, 1996). В рамках этой теории стресс рассматривается как процесс, включающий два связанных компонента. Первый из этих компонентов — активация регулирующих структур мозга, в первую очередь — ретикулярной формации. Сила активации зависит от характера стимуляции. В свою очередь, активация определяет силу проявления второго компонента стресса — «комплексного стрессорного ответа», включающего гормональные, вегетативные и поведенческие показатели, по которым традиционно измеряют «стресс». Стрессовые воздействия, не обработанные мозгом, не вызывают физиологической стрессовой реакции. Следуя этому подходу, определенный уровень стресса присутствует у всех организмов, обладающих активными регулируемыми структурами мозга, т.е. у всех позвоночных. В этом отношении общая теория активации соответствует точке зрения Ганса Селье, утверждавшего: «Стресс — соль жизни; полное отсутствие стресса — смерть» (Селье, 1979).

Динамические и энергетические стороны процесса нервного возбуждения характеризуются эмоциональной реактивностью. Отсюда прослеживается тесная связь стресс-

реакции с эмоциональной сферой. Более того, в настоящее время эмоциональные процессы рассматривают как наиболее обычный стрессор (Von Holst, 1998). Стресс, как правило, связан с эмоциональными реакциями, причем не столько с их знаком, сколько с силой. Одной из основных структур, управляющей эмоциями, также оказывается ретикулярная формация (Brady, Nauta, 1953; Gray, 1991; Tucker, et al., 2000).

Итак, основным нервным субстратом для формирования неспецифической активации, или общего возбуждения является ретикулярная формация среднего мозга (Мэгун, 1965; Hennessey, Levine, 1979). Внешние стимулы вызывают возбуждение нейронов ретикулярной формации, которая затем по восходящим путям активизирует центры мозга, ответственные за эмоциональную сферу, контролирующие гормональную активность (в том числе выброс основных гормонов стресса: адреналина и кортикостероидов) и вызывающие возбуждение двигательных эффекторов. Ответы всех этих систем представляют собой части генерализованного возбуждательного ответа, (Muzison, Ursin, 1982; Володин, Володина, 1997). Это позволяет поставить знак равенства между **«активацией»** и **«стрессом»**, как интегральной реакцией на внешние воздействия, требующие напряжения сил организма, хотя в первом случае акцент делается на психологические, а во втором — на физиологические составляющие этой реакции. В этом смысле «активация» используется в большинстве психологических исследований, в частности в работе Хебба об оптимуме активации (Hebb, 1955).

В рамках этого подхода возникли несколько объяснительных теорий стресса. В частности, Дженсен (Jensen, 1996) предложил модель, в которой определил стресс, как мотивационное состояние, где обратная связь не может компенсировать стимульный ввод в активированную мотивационную систему. То есть этот автор, по сути, приравнял стресс к психологическому состоянию фрустрации.

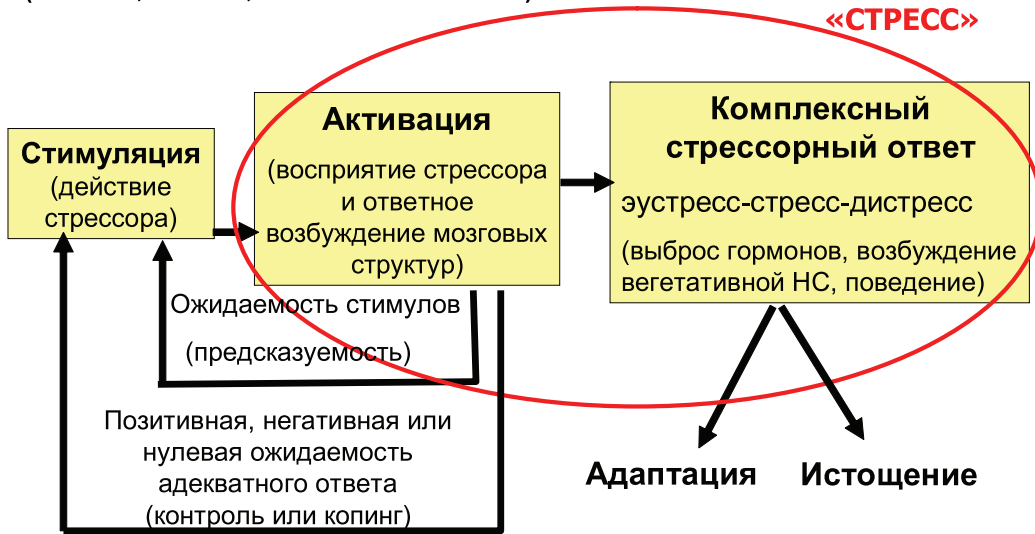
Дальнейшим развитием «психологического» направления исследований стресса стала «теория стресса, как когнитивной активации» (cognitive activation theory of stress — CATS), которая обобщила и включила в себя теории общей активации и возбуждения из нейрофизиологии (Levine and Ursin, 1991; Ursin and Eriksen, 2004).

В соответствии с общей теорией активации этот подход определяет стресс, как **активацию регулирующих мозговых структур и вызванную ею неспецифическую физиологическую реакцию организма**. По нашему мнению, такое определение не только снимает противоречия других подходов, но и позволяет сравнивать и анализировать результаты исследований стресса в рамках различных направлений, использующих понятия «стресс» и «активация». Основные положения теории стресса, как когнитивной активации представлены на рисунке 1.

CATS не содержит новых идей относительно физиологических механизмов стрессорного ответа, но предлагает новое понимание психологических механизмов, объясняющих возникновение стресс-реакции. В рамках этой теории обозначены два фактора, определяющие обратную связь между состоянием мозговых структур и восприятием внешней (стрессорирующей) стимуляции: это 1. ожидаемость стимулов и 2. ожидаемость собственных ответных реакций. Второй тип обратной связи отождествляется с «копинг-

Рис. 1

(из Ursin, Eriksen, 2004 с изменениями)



гом»<sup>1</sup> (подробнее см. ниже). Отсюда следует, что на стрессорный ответ влияет не реальная, а субъективно воспринимаемая связь между явлениями (Ursin, Eriksen, 2004). В отличие от многих других подходов к «стрессу», CATS признает позитивные последствия, и даже необходимость нормального уровня стрессорного ответа (как отражения нормального уровня активации) для обеспечения эффективного ответа организма на внешние вызовы.

Подводя итог обсуждению теории стресса, как когнитивной активации, сформулируем три важнейших положения этой теории. 1) уровень стрессорного ответа определяется уровнем активации; 2) определенный уровень стресса есть у всех организмов, имеющих активные регулирующие структуры мозга; 3) сила активации (а значит и стресса) рассматривается как функция не только количества и силы внешней стимуляции, но и чувствительности к поступающим стимулам. Принятое определение позволяет в дальнейшем при анализе литературных источников ставить знак равенства между «активацией» и «стрессом», имея в виду, что «активация» — это неразрывно связанный со «стрессорным ответом» компонент стресса, обуславливающий уровень стресса.

### «Цена» стресса

Физиологический синдром стресса («стрессорный ответ») включает сложные эффекты и взаимодействия различных систем организма. Стресс помогает организму адаптиро-

<sup>1</sup> Копинг — способность контролировать умственную и телесную стабильность (Frazer, Broom, 1990), или поведенческий ответ на действие неблагоприятных стимулов (Wechsler, 1995). Ряд авторов (Broom, Johnson, 1993) противопоставляют копинг стрессу, утверждая, что копинг — это процесс манипуляций с проблемой без перенапряжения контрольных систем. Иными словами, при успешном копинге, стресса нет, с чем трудно согласиться.



ваться, 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 его смерти (Selye, 1946).

Одна из основных составляющих стрессорного ответа — это активация гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной оси, приводящая к увеличению концентрации глюкокортикоидов. Известно, что кортикостероиды оказывают как нейротоксичное, так и цитотоксичное действие на центры гиппокампа и зубчатой извилины (атрофия), амигдалы (гипертрофия), префронтальной коры и всех прочих органов (Donegan et al., 2003; Driessen et al., 2000; Henry, 1997; McEwen, 2001; Sala et al., 2004; Schore, 2002, 2005). При этом на небольших временах (часы и дни) глюкокортикоиды мобилизуют ресурсы организма, что позволяет преодолеть стрессовую ситуацию. Однако если высокий уровень этих гормонов поддерживается на протяжении более чем нескольких дней, наступают разнообразные разрушительные и дорогостоящие для организма последствия. Наиболее опасное из таких последствий — это подавление иммунитета.

Выделение глюкокортикоидов оказывает универсальный эффект на иммунную систему (Griffin, 1989): уменьшение числа лимфоцитов, увеличение числа нейтрофилов и (у некоторых видов) уменьшение числа эозинофилов. Быстрая и неспецифическая иммунная реакция в виде увеличения числа нейтрофилов может быть эффективной при заражении некоторыми бактериями и кокцидиями, но оказывается бессильна против других патогенных агентов (таких, как микоплазма или вирусы), для борьбы с которыми требуются лимфоциты. В целом можно утверждать, что стресс повышает восприимчивость к заболеваниям (Broom, 2007). Именно с этим эффектом стресса связана одна из распространенных теорий авторегуляции численности животных (Christian, Davis, 1964; Christian, 1971). Другие теории авторегуляции численности также отводят стрессу существенную роль (обзор: Роговин, Мошкин, 2007).

Острый стресс высокой интенсивности может вызвать смерть от инфаркта миокарда. Известны примеры широкого проявления смертоносного действия стресса в природе: самцы австралийского сумчатого *Antechinus* практически полностью вымирают, не достигнув годовалого возраста, из-за стресса, вызванного постоянными драками в течение сезона размножения (Wooley, 1966), причем причины смерти точно соответствуют характерным при дистрессе гисто-морфологическим изменениям. Если этих животных изолировать перед сезоном размножения, то они доживают до 2 лет.

Хронический стресс, помимо иммунной депрессии, может стать причиной изъязвленный желудка и кишечника (Levenstein, 1998), подавления репродуктивной активности (напр., Creel, 2001; Young et al., 2006), снижения мышечной массы (Creel, 2001), нарушений способности концентрации внимания и снижения скорости реакций (Франкенхойзер, 1970) вспышки мутагенеза (Маркель, 2008). Очевидно, что все эти события существенным образом снижают как индивидуальное благополучие, так и совокупную приспособленность особи (Broom, Johnson, 1993).

К сказанному необходимо добавить результаты обширного направления исследований, предметом которых служит ограничивающее влияние отрицательных эмоций тесно связанных со стрессом (страха, настороженности) на возможность удовлетворения

жизненных потребностей животного (Vestergaard et al., 1993; Illius, Fitzgibbon, 1994; Boissy, 1995). Так, например, Чабовский с соавторами показали, что самки дневных песчанок *Psammomys obesus*, которые кормятся на открытых пространствах и проявляют большую настороженность, тратят значительно меньше времени на отдых и кормежку (Tchabovsky et al., 2001).

Можно ожидать, что, влияя на совокупную приспособленность, стресс действует и как эволюционный фактор (Badyaev, 2005). Один из результатов действия этого фактора — формирование альтернативных (активной и пассивной) копинг-стратегий (Venus et al., 1991; Boissy, 1995; Mendl, Deag, 1995; Жуков, 1997; Von Holst, 1998). «Активные» особи стараются приспособиться, манипулируя со средой. Активной приспособительной стратегии свойственны: 1) высокая скорость выработки активного избегания, 2) низкая способность к выработке пассивного избегания, 3) высокая исследовательская активность при аверсивном воздействии и низкая в отсутствие такого воздействия, 4) слабая реакция затаивания, 5) высокая стереотипность, 6) высокая агрессивность. «Пассивные» особи пытаются приспособиться к среде, экономя энергию, не предпринимая активных действий, и принимая ситуацию такой, какой она есть. Эта стратегия характеризуется показателями, альтернативными перечисленным (Жуков, 1997).

В зависимости от стрессогенных условий внешней среды преимущества могут получать особи, которые следуют той или иной стратегии. «Активные» особи, у которых в стрессорном ответе преобладает симпатический компонент, устойчивы к эмоциогенным ситуациям, возникающим при социальных конфликтах (Henry, Stefens, 1977; Беляев, 1979; Судаков, 1981). С другой стороны, «пассивные» особи, которые отличаются высокой реактивностью гипофиз-адреналовой системы, более устойчивы к охлаждению (Корякина, 1985), к физической нагрузке (Колпаков и др., 1978). Первые получают преимущества в условиях стабильной среды, вторые — в среде изменчивой.

Напомним, что в рамках теории стресса как когнитивной активации, копинг отождествляется с возможностью контроля ситуации.

Модель альтернативных приспособительных стратегий можно рассматривать как наиболее полно разработанную гипотезу относительно эволюционных последствий действия стрессорирующих факторов. В соответствии с другой гипотезой повышенный уровень стресса резко ускоряет эволюционный процесс, вызывая всплеск индивидуальной изменчивости (Badyaev, 2005).

### **Неопределенность**

Понятие «неопределенность» используется в качестве научного термина большим числом различных научных дисциплин, вкладывающих в него разное содержание. Поэтому очень важно внести ясность в определение входящего сюда круга явлений.

Автор понимает неопределенность как субъективное восприятие вероятности наступления событий, значимых для субъекта в данном контексте. Считают также, что в понятие определенности входит также однозначность такого рода событий, то есть принадлежность их к некоему конкретному классу (Inglis, 2000).

Из определения следует, что неопределенность в принципе можно оценивать количественно и что комплиментарным (альтернативным) понятием оказывается *определенность* (неопределенность=1 — определенность).

Как правило, обсуждается неопределенность по отношению к конкретному событию или классу событий, однако было показано, что понижение уровня неопределенности отдельных событий снижает неопределенность среды в целом (Cohen, 1980). Таким образом, можно говорить о неопределенности события, ситуации или среды в целом.

Важно подчеркнуть, что существование объективной неопределенности несомненно, однако на поведение оказывает воздействие именно ее *субъективное восприятие*. Это обстоятельство затрудняет научный анализ влияния фактора неопределенности, в особенности его количественные оценки. В этом смысле исследования влияния неопределенности сходны с исследованиями влияния стресс-факторов, поскольку и там и тут рассматриваются тенденции, имеющие место в реакциях организма при изменениях объективной силы (неопределенности) внешнего воздействия на него.

Неопределенность не однородна, она складывается из двух показателей: предсказуемости и возможности контроля.

*Предсказуемость* — это та вероятность, с которой особь может предвидеть момент поступления стимулов. Она изменяется градуально от 0 до 1. Выделяют «временную» и «сигнальную» предсказуемость (Basset, Buchanan-Smith, 2007). Первая основана на запоминании закономерно сменяющихся событий (таковы, например, связи биологически значимых стимулов с определенной фазой циркадного ритма). Вторая базируется на связи между нейтральным событием (сигналом) и следующим за ним действием значимого стимула (например, звонок перед аверсивным стимулом или рычание собаки перед атакой).

Предсказуемость требует установления временных связей между закономерно повторяющимися событиями. Очевидно, что высокая предсказуемость повышает возможности успешной адаптации. Как и в случае с неопределенностью в целом, существует объективная предсказуемость, которую можно легко воспроизводить, варьировать и точно измерять в эксперименте (Basset, Buchanan-Smith, 2007). Например, звонок может предшествовать удару током в 67% или в 85% случаев, и соответствующий процент будет точно характеризовать объективную предсказуемость этого стимула.

*Возможность контроля* — это субъективно воспринимаемая способность влиять на характер проявления событий (Overmier et al., 1980; Sambrook, Buchanan-Smith, 1997) и/или предвидеть последствия своих действий (Basset, Buchanan-Smith, 2007) и, таким образом, осуществлять контроль ситуации. Понятие, обозначаемое как «возможность контроля», очень близко к понятию «чувство уверенности в себе» или к ощущению собственной компетенции (Ryan et al., 1997). Возможность контроля так же можно измерять в долях единицы, однако универсальные методы ее оценки не разработаны. В качестве частного примера использования разных степеней контроля упомянем изучение влияния опыта побед особи на ее агрессивное поведение (см., напр., Бондарь, Кудрявцева, 2005). Очевидно, что возможности контроля над ближайшей окружающей средой — это необходимое условие любого адаптивного поведенческого ответа. Напри-

мер, животное может усилить исследовательскую активность в ответ на непредсказуемость доступа к пище. Это стало основанием для точки зрения, согласно которой контроль — это главный адаптивный аспект поведения животных (Sambrook, Buchanan-Smith, 1997).

Повышение субъективно воспринимаемых возможностей контроля достигается исключительно опытом успешного преодоления вызовов среды.

Предсказуемость и контролируемость часто бывают тесно связаны — высокая предсказуемость повышает возможности контроля, а высокий уровень контроля создает ощущение предсказуемости. Совместный и однонаправленный эффект предсказуемости и контроля показан в экспериментальных исследованиях (Duffy et al., 1977; Schulz, 1976; Schulz, Hartman, 1978). Некоторые исследователи считают, что предсказуемость является необходимым условием контроля, так что разделить эти два эффекта невозможно (Mineka, Hendersen, 1985). В этом случае неопределенность рассматривается как единый фактор. Однако в ряде работ (Dess et al., 1983; Rossellini et al., 1987) показано, что, по крайней мере в некоторых ситуациях, эффекты контролируемости и предсказуемости раздельны и различны. Действительно, опыт и овладение навыком могут сделать субъекта относительно независимым от предсказуемости стимулов. Например, опытная кошка легко ловит мышь вне зависимости от того, подкараулила ли она добычу у норы или грызун выскочил перед ней неожиданно, тогда как неопытная кошка во втором случае часто терпит неудачу. Это дает нам основания разделять действие неопределенности на два разных, хотя и взаимозависимых, фактора.

Исследованиями физиологов второй половины XX века (Mason, 1968 b,c; Weiss, 1970, 1971 a,b и др.) показано, что фактор неопределенности сильнее всего влияет на чувствительность к стимуляции. Сила воздействия авersive стимулов резко увеличивается, если они неожиданны или неизбежны (животное никак не может воздействовать на ситуацию). Напротив, повышение определенности стимуляции снижает чувствительность животного к стимулам и повышает устойчивость к повреждающему действию дистресса. На сегодняшний день имеются данные, что ситуация неопределенности вызывает повышение концентрации кортикостероидов у большинства позвоночных, включая млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и костных рыб (обзор Wingfield, Ramenofsky, 1999).

## Заключение

Подводя итог сказанному, мы приходим к следующему определению поведения. Это *проявление состояния субъекта во времени, которое поддается внешнему наблюдению*. Под «состоянием» имеется в виду *мотивационно-эмоциональное состояние*. Идя далее, можно утверждать, что непосредственные (proximate) механизмы поведения — это то, что позволяет организму в ответ на различного рода стимулы *прийти в такое состояние, внешние проявления которого именно, (поведение) позволяют разрешить ситуацию*.

В соответствии с разными типами стимуляции непосредственные механизмы поведения делятся на три категории: 1) специализированные стимулы — «релизеры»

запускают сформированные и стереотипные поведенческие программы; 2) неспецифические стимулы вызывают включение механизма «подгонки состояния», в котором задействованы аппарат эмоций и стресс-реакция и 3) «ментальные» стимулы играют основную роль в механизмах «когнитивного планирования». Рассмотрев далее понятия «стресс» и «активация», мы пришли к пониманию **стресса как активации регулирующих мозговых структур и вызванной ею неспецифической физиологической реакции организма.**

Важно отметить, что стресс-реакция, являясь по определению адаптивной, имеет для организма высокую цену, в силу этого сама эта реакция требует определенных приспособлений и действует как фактор эволюции.

Уровень активации тесно связан с эмоционально-мотивационным состоянием и находится под сильным влиянием фактора **неопределенности внешней среды.**

## Литература

- Арлычев А.Н. 2001. *Качественный аспект мира и его познание.* М. «Наука». 279 с.
- Багоцкая М.С. 2010. Решение протоорудийных задач врановыми птицами. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 25с.
- Беляев Д.К. 1979. Некоторые генетико-эволюционные проблемы стресса и стрессуемости. Вестник АМН СССР. 7: 9-14
- Бондарь Н.П. Кудрявцева Н.Н. 2005. Нарушение социального распознавания у самцов мышей с повторным опытом агрессии. Журн. высш. нервн. Деятельности 55(3): 401-407.
- Володин И.А., Володина Е.В. 1997. Стресс, приспособительное поведение и благополучие животных в неволе. Научные исследования в зоологических парках. Вып.9. с.56-94.
- Володин И.А. Володина Е.В. Гоголева С.С. Доронина Л.О. 2009. Индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека. Журн. общ. биол. 70(3): 210-224.
- Гольцман М.Е. 1978. Социальное поведение большой песчанки в экспериментальных условиях. Автореф. диссертации ... канд. биол. наук. М.
- Гольцман М.Е. 1983. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования. С. 71-150 в: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. т.12. ВИНТИ.
- Гороховская Е.А. 2001. *Этология: рождение научной дисциплины.* СПб: Алетейя. 224 с.
- Жуков Д.А. 1997. Психогенетика стресса. Поведенческие и эндокринные корреляты генетических детерминант стресс-реактивности при неконтролируемой ситуации. СПб: СПбЦНТИИ. 1-176.
- Зорина З.А. Смирнова А.А. 2006. *О чем рассказали «говорящие» обезьяны.* М.: Языки славянских культур. 423 с.
- Китаев-Смык Л. А. 1983. *Психология стресса.* М.: Наука, 368 с.
- Колпаков М.Г. Мошкин М.П. Маркель А.А. 1978. Взаимодействие кортикостероидной функции и гемодинамики в реакции организма на физическую нагрузку. С. 126-139 в: *Механизмы кортикостероидной регуляции функций организма.* Новосибирск: Наука.
- Корякина Л.А. 1985. Генотипические различия в динамике гипофизарно-надпочечниковой системы мышей при экстремальном охлаждении. Изв. СО АН СССР. Сер.биол.наук. 6(1): 148-152.
- Крушинский А.В. 1986 *Биологические основы рассудочной деятельности* Изд-во Московского университета, Москва, С.270

- Лурия А.Р. 1973. *Основы нейропсихологии*. М.: Изд. МГУ. 374 с.
- Лурия А.Р. 1976 *Лекции по общей психологии. Эволюционное введение в общую психологию*. М.: Изд. МГУ. 374 с.
- Маркель А.А. 2008. Стресс и эволюция. Вестник ВОГиС 12(1/2): 206-215.
- Меерсон Ф. З. 1981. *Адаптация, стресс и профилактика*. М.: Наука. С 278
- Мэгун Г. 1965. *Бодрствующий мозг* М.: Мир. С 212
- Павлов И.П. 1951. *Полное собрание сочинений в 6 томах* (II издание). М-Л.: Изд. АН СССР. С
- Попов С.В. 2006 Проблема адаптивности при исследованиях социальных структур Журн. общ. биол. 67(5): 335-343.
- Поппер К.Р. 2002. *Объективное знание. Эволюционный подход*. М.: Эдиториал УРСС. С.384
- Роговин К. А. Мошкин М. П. 2007. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине). Журн. общ. биол. 68(4): 244–267.
- Роджерс К. 1984. Эмпатия. С. 235-237 в: *Психология эмоций. Тексты*. - М.: Изд. МГУ
- Селье Г. 1979. *Стресс без дистресса*. М.: Прогресс. 123 с.
- Судаков К.В. 1981. *Системные механизмы эмоционального стресса*. М.: Наука. С 228
- Уотсон Дж.Б. 1998. Психология, как наука о поведении. С. 251-672 в *Бихевиоризм*. М.: ООО Изд. АСТ-ЛТД.
- Франкенхойзер М. 1970. Некоторые аспекты исследований в физиологической психологии. С. 24-36 в: *Эмоциональный стресс* (Ред. Л. Леви). Л.: Медицина.
- Хайнд Р. 1975. *Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии*. М.: Мир. 855 с.
- Хегенхан Б., Олсон М. 2004 *Теории научения*. СПб.: Питер. 480 с.
- Хекхаузен Х. 1986. *Мотивация и деятельность*: В 2-х т. Т.1 Пер с нем./ Под ред. Б. М. Величковского. М.: Педагогика. С. 392.
- Adam J.J., van Wieringen P.C.W. 1988. Worry and emotionality: Its influence on the performance of a throwing task. Intern. J. Sport Psychol. 19: 211-225.
- Arnold M. B. 1960. *Emotion and Personality* (2 Vols.). New York: Columbia University Press.
- Badyaev A.V. 2005. Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. Proc. Biol. Sci. 272(1566): 877-886. doi: 10.1098/rspb.2004.3045.
- Barry R.E., Mundy P.J. 2002, Seasonal variation in the degree of heterospecific association of two syntopic hyraxes (*Heterohyrax brucei* and *Procavia capensis*) exhibiting synchronous parturition. Behav. Ecol. and Sociobiol. 52(3): 177-181
- Basset L., Buchanan-Smith H.M. 2007. Effects of predictability on the welfare of captive animals. App. Anim. Behav. Sci. Vol. 102, Is.3-4. Conservation, Enrichment and Animal Behaviour. P.223-245
- Bekoff M. 2007. *The emotional lives of animals: a leading scientist explores animal joy, sorrow and empathy — and why they matter*. New York: New World Library P.256
- Benus R.F., Bohus B., Kooihaas J.M., van Oortmerssen G.A. 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. Experientia 47: 1008-1119.
- Berlyne D.E. 1960. *Conflict, arousal, and curiosity*. New York McGraw-Hill 350 p.
- Berlyne D.E. 1969. Arousal, reward and learning. Annals NY Acad. Sci 159: 1059–1070.
- Bexton W.H., Heron W., Scott T.H. 1954. Effects of decreased variation in the sensory environment. Canad. J. Psychol. 8: 70-76.
- Boissy A. 1995. Fear and fearfulness in animals. Quart. Rev. Biol. 70(2): 165-191.
- Brady J.V., Nauta W.J.H. 1953. Subcortical mechanisms in emotional behavior: Affective changes following septal forebrain lesions in the albino rat. J. Compar. Physiol. Psychol. 46: 339-346.

- Broom D.M. 2007 Welfare in relation to feelings, stress and health. REDVET. Revista electrynica de Veterinaria 1695-7504 2007 Volumen VIII Número 12B <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n121207B.html>
- Broom D. M., Johnson K. G. 1993. *Stress and animal welfare*. Lnd: Chapman & Hall, 211 pp.
- Cannon W.B. 1915. *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage*. NY: D. Appleton & Company. P 311
- Christian J.J. 1971. Population density and reproductise efficiency. Biol. reprod. 4 (3): 248-294.
- Christian J.J., Davis D.E. 1964. Endocrines, behavior, and population. Science 145: 1550-1560.
- Cohen S. 1980. Aftereffects of stress on human performance and social behavior: a review of research and theory. Psychol. Bull. 88(1): 82-108.
- Creel S. 2001 Social dominance and stress hormones. Trends in Ecology and Evolution 16(9): 491-497.
- Crockett C.M. 1996. Date collection in the Zoo settings, emphasising behavior Pp 545-565 in *Wild Animals in Captivity*. Eds D.G. Kleiman, M.E. Allen, K.V. Thompson, S. Lumpkin. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Day J.E.L., Kyriazakis I., Rogers P.J. 1998. Food choice and intake: towards a unifying framework of learning and feeding motivation. Nutrit. Res. Rev. 11: 25-43.
- Dess N.K., Linwick D., Patterson J., Overmier J.B., Levine S. 1983. Immediate and proactive effects of controllability and predictability on plasma cortisol responses to shocks in dogs. Behav. Neurosci. 97: 1005–1016.
- Donegan N.H., Sanislow C.A., Blumberg H.P., Fulbright R.K., Lacadie C., Skudlarski P. et al. 2003. Amygdala hyperreactivity in borderline personality disorder: implications for emotional dysregulation. Biol Psychiatry 54(11): 1284-1293.
- Driessen M., Herrmann J., Stahl K., Zwaan M., Meier S., Hill A. et al. 2000. Magnetic resonance imaging volumes of the hippocampus and the amygdala in women with borderline personality disorder and early traumatization. Arch Gen Psychiatry 57(12): 1115-1122.
- Duffy E. 1962. *Activation and behavior*. NY: Wiley. P.163.
- Duffy P.J., Shiflett S., Downey R.G. 1977. Locus control: Dimensionality and predictability using likert scales. J. Appl. Psychol. 62: 214-219.
- Engel B T. 1985. Stress is a noun! No, a verb! No, an adjective. Pp. 3–12 in *Stress and Coping* T M Field, P M McCabe and N Schneiderman (Eds). Hillsdale. NJ.: Erlbaum.
- Fink H.K. 1954. *Mind and performance: a comparative study of learning in mammals, birds, and reptiles*. NY: Vantage, 113 p.
- Fraser A.F., Broom, D.M. 1990. *Farm animal behaviour and welfare*. Lnd: Bailliere Tindall. P.437
- Galsworthy M.J., Amrein I., Kuptsov P.A., Poletaeva I.I., Zinn P., Rau A., Vyssotski A., Lipp H.-P. 2005. A comparison of wild-caught wood mice and bank voles in the Intellicage: assessing exploration, daily activity patterns and place learning paradigms. Behav Brain Res. 157: 211-217.
- Gibbs D.M. 1986. Vasopressin and oxytocin: hypothalamic modulators of the stress response: a review. Psychoneuroendocrinol. 11: 131-140.
- Gray J.A. 1991. Neural systems, emotion and personality. Pp. 273-306 in: *Neurobiology of Learning, Emotion and Affect* (eds J. Madden IV). NY: Raven Press.
- Griffin J.F.T. 1989. Stress and immunity: a unifying concept. Veter. Immunol. Immunopathol. 20: 263-312.
- Hare B., Tomasello M. 2005. Human-like social skills in dogs? Trends. Cogn. Sci. 9:439–444. doi:10.1016/j.tics.2005.07.003.
- Hebb D.O. 1955. Drives and the CNS (conceptual nervous system.). Psychol. Rev. 62: .243-254

- Hennessy J.W., Levine S. 1979. Stress, arousal, and the pituitary-adrenal system: a psychoendocrine hypothesis. P.133-178 in: *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*. Vol.8. (eds. J.M. Sprague, A.N. Epstein). NY: Academic Press.
- Henry J.P. 1997. Psychological and physiological responses to stress: the right hemisphere and the hypothalamo-pituitary-adrenal axis, an inquiry into problems of human bonding. *Acta Physiol. Scand. Suppl.* 640: 10-25.
- Henry J.P., Stephense P.N. 1977. *Stress, health and the social environment. A sociobiological approach to medicine*. NY: Springer. P.282
- Hobson J.A., Brazier M.A.B. 1980. *The reticular formation revisited: specifying function for a non-specific system*. NY: Raven Press. P.263
- Hollis K.L. 1982. Pavlovian conditioning of signal-centered action patterns and autonomic behavior: a biological analysis and function. *Advances in Study of Behavior* 12: 1-64.
- Illius A.W., Fitzgibbon C. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Anim. Behav.* 47: 481-484.
- Inglis I.R. 2000. Review. The central role of uncertainty reduction in determining behaviour. *Behaviour* 137(12): 1567-1599.
- Jensen P. 1996. Stress as a motivational state. *Acta Agric. Scand. Sect. A, Animal Sci. Suppl.* 27: 50-55
- Kudryavtseva N.N. 2000. An experimental approach to the study of learned aggression. *Aggress. Behav.* 26: 241-256.
- Lazarus R.S. 1966. *Psychological stress and the coping process*. NY: McGraw-Hill. P.257
- Lazarus, R.S. 1974. Psychological stress and coping in adaptation and illness. *International J. Psychiatry in Medicine* 5: 321-333.
- Lazarus R.S., Folkman S. 1986. Cognitive theories of stress and the issue of circularity. Pp. 63-80 in: *Dynamics of stress. Physiological, psychological, and social perspectives* (eds M.H. Appley, R. Trumbull). NY: Plenum.
- Lehner Ph.N. 1998. *Handbook of ethological methods*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 672 p.
- Lehrman D.S. 1953. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quart. Rev. Biol.* 28: 337-363.
- Levenstein S. 1998 Stress and peptic ulcer: life beyond Helicobacter. *British Medical Journal* 316 (7130): 538-541
- Levine S., Ursin H. 1991. What is stress? Pp. 3-21 in: *Stress: neurobiology and neuroendocrinology* (eds M.R. Brown, G.F. Koob, C. Rivier). NY: Marcel Dekker, Inc.
- Lipp H.-P., Litvin O., Galsworthy M., Vyssotski D.L., Vyssotski A.L., Zinn P., Rau, A.E., Neuhäusser-Wespy F., Wьrbel H., Nitsch R., Wolfer D.P. 2005. Automated behavioral analysis of mice using INTELLICAGE: inter-laboratory comparisons and validation with exploratory behavior and spatial learning. Pp. 66-69 in: *Proceedings of Measuring Behavior 2005* (eds L.P.J.J. Noldus, F. Grieco, L.W.S. Loijens, H.P. Zimmerman). Fifth Intern. Conf. on Methods and Techniques in Behavioral Research. Noldus Information Technology. Wageningen, Netherlands 30 August - 2 September 2005.
- Lorenz K. 1950 The comparative method in studying innate behavior patterns. *Symp. Soc. Experim. Biol.* 4: 221-268.
- Malmo R.B. 1959. Activation: a neurophysiological dimension. *Psychol.Rev.* 66: 367-386
- Martin R.A. 2007. A review of shark agonistic displays: comparison of display features and implications for shark-human interactions. *Marine Freshw. Behav. Physiol.* 40(1): 3 - 34.
- Mason J.W. 1968a. A review of psychoendocrine research on the pituitary-adrenal cortical system. *Psychosom. Med. Suppl.* 30: 576-607.
- Mason J.W. 1968b. Organization of psychoendocrine mechanisms. *Psychosom. Med.* 30(25): 565-808.



- Mason J.W. 1968c. «Over-all» hormonal balance as a key to endocrine organization. *Psychosom. Med.* 30: 791-808.
- Mason J.W. 1971. A re-evaluation of the concept of «non-specificity» in stress theory. *J. Psychiatr. Res.* 8: 323-333.
- Mason J.W., Brady J.V. 1956. Plasma 17-hydroxycorticosteroid changes related to reserpine effects on emotional behavior. *Science* 124: 983.
- Mather J. 1995. Cognition in Cephalopods. *Advances in the study of behavior.* V. 24: 317-353
- Matthews G., Joyner L., Gilliland K., Huggins J., Falconer S., 1999. Validation of a comprehensive stress state questionnaire: Towards a state «Big Three»? Pp 335-350 in *Personality psychology in Europe* (Vol. 7, eds I. J. F. Mervielde, P. De Fruyt, F. Ostendorf). Tilburg: Tilburg Univ. Press.
- Mayr E. 1974. Behavior programs and evolutionary strategies. *Amer. Scientist* 62: 650-659.
- McEwen B.S. 2001. Plasticity of the hippocampus: adaptation to chronic stress and allostatic load. *Ann N Y Acad Sci* 933: 265-277.
- McEwen B.S., Lasley E.N. 2003. *The end of stress as we know it.* Washington, D.C.: Joseph Henry Press. 254 p.
- Mendl M., Deag J.M. 1995. How useful are the concepts of alternative strategy and coping strategy in applied of social behaviour? *Appl. Anim. Behav. Sci.* 44: 119-137.
- Mineka S., Hendersen R. 1985. Controllability and predictability in acquired motivation. *Annual Review of Psychology* 36: 495-529.
- Moberg G. P. 1996. Suffering from stress — an approach for evaluating the welfare of an animal. *Acta Agricult. Scand. Sect. A, Anim. Sci. Suppl.* 27: 46-49.
- Moller A.P., Milinski M., Slater P.J.B. (eds) 1998. *Stress and behaviour. Advances in the study of behavior* 27. NY: Academic Press.
- Moruzzi G., Magoun H.W. 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephal Clin Neurophysiol* 1: 455-473
- Mowrer O. H. 1951. Further analysis of the concept of — conditioning“. *Psychol. Rev.* 58: 196-212.
- Moyer K. E. 1987. *Violence and aggression.* NY.: Paragon House. 237 p.
- Murison R., Ursin H. 1982. Stress and activation. *Behav. Brain Sci.* 5: 115-116.
- Overmier J.B., Patterson J., Wielkiewicz R.M. 1980. Environmental contingencies as sources of stress in animals. Pp. 1-38 in *Coping and health* (eds S. Levine, H. Ursin). NY: Plenum Press.
- Pepperberg I.M. 2004. Insightful string-pulling in Grey parrots (*Psittacus erithacus*) is affected by vocal competence. *Anim. Cogn.* 7: 263-266.
- Pongra P., Molna C., Miklosi A. 2006. Acoustic parameters of dog barks carry emotional information for humans. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 100: 228-240
- Rasmussen J.L., Rajecki D.W., Heather C.D. 1993. Humans' perceptions of animal mentality: Ascriptions of thinking. *Journal of Comparative Psychology* 107(3): 283-290.
- Riopelle A.J. (ed) 1967. *Animal problem solving.* Baltimore. Harmondsworth Penguin Books. 437 p.
- Rizzolatti G., Craighero L. 2004. The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience* 27: 169-192.
- Rossellini R., Warren D., De Cola J. 1987. Predictability and uncontrollability: Differential effects upon contextual fear. *Learning and Motivation* 18: 392-490.
- Ryan R.M., Kuhl J., Deci E.L. 1997. Nature and autonomy: An organizational view on the social and neurobiological aspects of self-regulation in behavior and development. *Development and Psychopathol.* 9: 701-728.

- Safi K., Neuhusser-Wespy F., Welzl H., Lipp H.-P. 2006. Mouse anxiety models and an example of an experimental setup using unconditioned avoidance in an automated system IntelliCage. *Cognition, Brain, Behavior* 10(4): 475-488.
- Sala M., Perez J. Soloff P., Ucelli di Nemi S., Caverzasi E., Soares J.C. et al. 2004. Stress and hippocampal abnormalities in psychiatric disorders. *Eur Neuropsychopharmacol*, 14(5): 393-405.
- Sambrook T.D. Buchanan-Smith H.M. 1997. Control and complexity in novel object enrichment. *Anim.Welf.* 6: 207–216.
- Savage-Rumbaugh S., Shanker S., Taylor T. 1998. Apes, language, and the human mind. NY: Oxford Univ. Press.
- Schore A. N. 2002. Dysregulation of the right brain: a fundamental mechanism of traumatic attachment and the psychopathogenesis of posttraumatic stress disorder. *Austral New Zel. J. Psychiatry* 36(1): 9-30.
- Schore A. N. 2005. Attachment trauma and the developing right brain: Origins of pathological dissociation. Chapt. 9 in: *Attachment trauma and the developing right brain* (pp. 36). (ed/ A.N. Schore.) NY: WW Norton.
- Schulz R. 1976. Effects of control and predictability on the physical and psychological well-being of the institutionalized aged. *J. Personality and Soc.l Psychol.* 33: 563-573.
- Schulz R. Hartman, B. 1978. Long-term effects of control and predictability-enhancing interventions: Findings and ethical issues. *J. Personality and Soc.l Psychol.* 36: 1194-1201.
- Selye H. 1946. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. *J. Clin. Endocrinol.* 6: 117-152.
- Selye H. 1973. The evolution of the stress concept *Amer. Scientist* 61: 692-699.
- Selye H. 1956. *The Stress of Life*. NY: McGraw-Hill. P. 325
- Sigmund K. 1993 *Games of Life*., Oxford Oxford.: University Press. P 244
- Smith W.J. 1977. *The behavior of communicating: an ethological approach*. Cambridge, Mass: Harvard University Press. 545p.
- Steriade M. 1996. Arousal: revisiting the reticular activating system. *Science* 272, 225–226.
- Tchabovsky A.V. Krasnov B. Khokhlova I.S. Shenbrot G.I. 2001. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat *Psammomys obesus*. *J. Ethol.* 19(2): 105-113.
- Thompson W.R. 1958. Social behavior. Pp. 291-310 in: *Behavior and evolution*. (eds. A. Roe, G.G. Simpson). New Haven.
- Tinbergen N. 1951. *The study of instinct*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Tucker D.M. Derryberry D. , Luu , P. 2000. Anatomy and physiology of human emotion: vertical integration of brain stem, limbic, and cortical systems. Pp. 56-79 in: *The Neuropsychology of Emotion*. Borod J. C. (Ed.) Oxford Univ. Press.
- Ursin H., Eriksen H.R. 2004. The cognitive activation theory of stress. *Psychoneuroendocrinol.* 29: 567–592
- Vestergaard K S, Kruijt J P, Hogan J A. 1993. Feather pecking and chronic fear in groups of red junglefowl: their relations to dustbathing, rearing environment and social status. *Anim. Behav.* 45: 1127–1140.
- Von Holst D. 1998. *The concept of stress and its relevance for animal behavior*. *Advances in Study of Behavior*. V.27. 1-131.
- Wechsler B. 1995. Coping and coping strategies: a behavioural view. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 43: 123-134.
- Weiss J. M. 1970. Somatic effects of predictable and unpredictable shock. *Psychosomatic Medicine.* 32: 397-409.

- Weiss J.M. 1971a. Effects of coping behavior in different warning signal conditions on stress pathology in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 77:1–13.
- Weiss J.M. 1971b. Effects of punishing the coping response (conflict) on stress pathology in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 77: 14–21.
- Wemelsfelder F. Hunter T.E.A. Mendl M.T, Lawrence A.B. 2001. Assessing the «whole animal»: a free choice profiling approach. *Anim. Behav.* 62(2): 203-220.
- Wicker B, Keysers C. Plailly J. Royet J-P, Gallese V. Rizzolatti G. 2003. Both of Us Disgusted in My Insula: The Common Neural Basis of Seeing and Feeling Disgust // *Neuron*, Vol. 40, 655–664, October 30, 2003, Copyright by Cell Press.
- Wingfield J.C., Ramenofsky M. 1999. Hormones and the behavioral ecology of stress. Pp.1–51 in *Stress Physiology in Animals* Balm P.H.M. (Ed.), Sheffield, UK: Sheffield Academic Press
- Wolley P.A. 1966. Reproduction in *Antechinus* spp. and other dasyurid marsupials. *Symp. Zool. Soc. London* 15: 281–294.
- Young R. 1998 Measuring animal behaviour. Pp. 249-262 in: *Guidelines for environmental enrichment* (ed. D.A. Field.) ABWAK. Bristol. Top Copy.
- Young A.J., Carlson A.A., Monfort S.L., Russell A.F., Bennett N.C., Clutton-Brock T. 2006. Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats

Попов Сергей Владиленович,  
канд. биол. наук, заведующий отделом  
научных исследований Московского зоопарка  
moscowzoosci@gmail.com