

УДК 591.5/59.006

## ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОБОГАЩЕНИЯ СРЕДЫ НА ПОВЕДЕНИЕ МАНУЛА (*OTOCOLOBUS MANUL*)

*А.А. Подтуркин*

Принято считать, что недостаток адекватных стимулов в обедненной среде животных в неволе является основной причиной их низкого благополучия. Процедура обогащений условий содержания направлена на повышение благополучия животных за счет внесения изменений в их окружение. К настоящему времени границы применимости процедуры не выявлены. Тем не менее накопилось множество примеров снижения благополучия животных после обогащения условий их содержания. В нашей работе впервые описано и количественно оценено «переобогащение» среды обитания животного. Показано, что низкое благополучие животного может быть следствием как недостатка, так и избытка изменений в окружении животного.

**Ключевые слова:** обогащение среды, благополучие животных, неопределенность среды, модель «Оптимизация уровня стресса», манул.

В настоящее время в мировой практике зоопарков принято использовать процедуру обогащения условий содержания животных. Подобная процедура включает, к примеру, предоставление новых предметов, усложнение добывания корма, внесение запахов от конспецификов или потенциальных жертв (Вошанова, Непринцева, 2007; Hosey et al., 2009). Основное назначение этой процедуры – изменение в окружении животного, направленное на повышение его благополучия, под которым понимают субъективную оценку конкретным животным своего окружения в определенный промежуток времени (Broom, 2007). При оценке эффективности программ по обогащению среды опираются на ряд традиционных поведенческих критериев (к которым мы вернемся ниже), отражающих как низкое, так и высокое благополучие. Однако в практике содержания животных накопилось большое количество свидетельств того, что обогащение среды может как повышать, так и снижать благополучие особей (Hare, 2007; Zaragoza et al., 2007; Hawkins, 2007). Таким образом, встает вопрос о выявлении границ применимости процедуры обогащения среды, но к настоящему времени нами не обнаружено работ, направленных на исследование этой проблемы.

Анализ современных теоретических разработок концепции обогащения среды показал наличие ряда противоречий в понимании механизмов воздействия конкретного метода на состояние особи. Так, очевидно, что рутинное внесение в окружение животного различных источников «новизны» приводит к повышению неопределенности. Под этим термином пони-

мается субъективная оценка животным возможности предсказать и/или активно повлиять на характер важного события (Попов, 2010; Basset, Buchannan-Smith, 2007). Повышение неопределенности среды приводит к резкому увеличению чувствительности организма к действию стрессоров (Weiss, 1971a, 1971b; Mineka, Hendersen, 1985), а сами новые стимулы являются для животных источником стресса (Mason, 1968a, 1968b). Некоторые авторы считают, что кратковременное повышение уровня стресса полезно для животных в условиях неволи. Например, в ряде работ (Moodie, Chamove, 1990; Luine et al., 1996) было показано, как демонстрация хищника зверькам вызывает в их поведении ряд изменений, схожих с влиянием эффективного способа обогащения среды. Тем не менее одним из критериев успешности процедуры считается снижение уровня стресса в процессе обогащения среды (например, Carlstead et al., 1993).

Таким образом, в процессе содержания животных в окружение животных ежедневно вносят разные источники стрессоров, направленные на повышение благополучия особи, однако, как известно, повышение стресса является признаком снижения благополучия (Broom, 2007). Возникает вопрос о выявлении оптимальной доли стресса, повышающей благополучие животных.

На основании этих идей была сформулирована модель «Оптимизации уровня стресса» (Попов и др., 2006; Popov et al., 2007), согласно которой отклонение от оптимального уровня стресса является универсальной причиной неблагополучия животных

в неволе, т.е. благополучие особи достигается при оптимальном уровне стресса (рис. 1). При этом ставится знак равенства между психологической активацией и общим стресс-ответом организма. Модель опирается на закон, постулирующий существование для каждой формы активности своего оптимума психологической активации (Yerkes, Dodson, 1908), отклонение от которого снижает эффективность проявления активности. В тех случаях, когда уровень активации/стресса слишком низок или превышает оптимум, проявление поведения затрудняется.

На кривую оптимума стресса влияет чувствительность животного к окружающей стимуляции, что в целом отражает восприятие особью степени неопределенности среды. В рамках модели «Оптимизации» предполагается, что степень неопределенности складывается из стимулов разных категорий, при этом любой тип стимуляции приравнивается к стрессору. Достичь оптимума можно путем изменения степени неопределенности среды в обе стороны (повышение или снижение в зависимости от состояния особи) в отличие от прямолинейного предоставления «новизны» в рамках концепции обогащения среды. Таким образом, речь идет об оптимизации, а не об обогащении среды.

Ранее были проведены две работы, отражающие закономерные изменения поведения двух разных видов животных (полуденные песчанки *Meriones meridianus* (Pallas, 1773) и нильские крыланы *Rousettus aegyptiacus* (E. Geoffroy, 1810) в ответ на изменение неопределенности среды. Было показано, что высокая степень неопределенности среды подавляет исследовательское поведение (один из традиционных критериев благополучия животных), по-видимому, вследствие высокой чувствительности к стимуляции. Степень неопределенности при

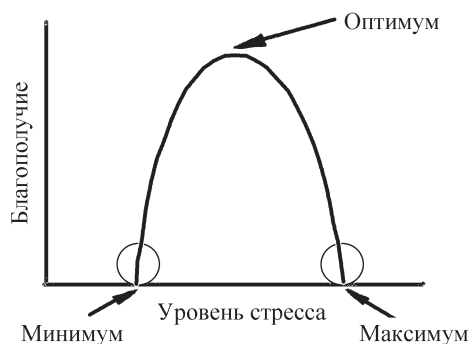


Рис. 1. Соотношение благополучия животных и уровня активации/стресса (Попов, 2011, с изменениями)

этом задавали режимом обслуживания (Подтуркин, Попов, 2012) и социальным окружением (Подтуркин, 2011). Был сделан вывод, что степень неопределенности окружающей среды влияет на чувствительность животных к предлагаемому обогащению среды. Мы предполагаем, что для изменений, вносимых в окружение животного, существует предел, превышение которого вызывает снижение благополучия особи вследствие превышения оптимального уровня активации/стресса.

Для расширения результатов проверяемой гипотезы был выбран новый вид животного, а также иной способ манипулирования степенью неопределенности среды, а именно режим обогащения среды. В настоящей работе осуществлена попытка создания модельной ситуации «переобогащения» среды (высокой степени неопределенности среды). Предположили, что низкое благополучие особи возможно не только в случае традиционного отсутствия обогащения среды, но и при его избытке.

### Материал и методы

Объектом исследования был взрослый самец манула *Otocolobus manul* Pallas, 1776, рожденный в неволе в 2002 г. Самец находился в неэкспозиционной зоне в двух уличных вольерах, состоящих из двух отсеков разного размера (Ш×Д×В: 2,7×2,96×2,47 м и 1,86×2,0×2,47 м). Два больших отсека (клетка 1 и клетка 2), которые мы использовали как экспериментальную зону, были оборудованы полками, боксами-укрытиями и декоративными бревнами. В меньших отсеках, которые служили контрольной зоной, находились утепленные боксы (0,54×1,15 м). Манул мог свободно перемещаться по всем зонам (рис. 2). В течение всего периода наблюдений к манулу имели доступ лишь работники зоопарка, непосредственно обслуживающие животное, а также экспериментатор. Уборку вольера осуществляли через день за несколько часов до кормления.

С 2006 г. вольер животного был оборудован боксами-укрытиями, горизонтальными и вертикальными полками. Это позволило осуществлять рутинное кормовое обогащение, которое заключалось в «запирывании» корма в разных частях вольера. Кормили свежезабитыми морскими свинками и/или крысами в экспериментальной зоне один раз в день (во второй половине дня). Оценка эффективности программы по обогащению среды показала явное предпочтение манулом одного из отсеков сложного вольера, в котором проводили обогащение среды (Алексеичева, 2010; Alekseicheva, 2008).



Рис. 2. Схема экспериментальной установки

В нашем эксперименте кормление животного и уборку вольера осуществляли во второй половине дня. Применяли четыре основных типа обогащения среды.

**Кормовое.** Прятали корма в разные места вольера, предоставляли новые способы подачи корма: подвешивали на карабине на разной высоте, прятали в металлический шар (TRIXIE-кормушка).

**Предметное.** Помешали в вольер картонные коробки, пластмассовый тубус с опилками, продырявленный резиновый шар с опилками, вешали на участках маршрута животного мешковину.

**Запаховое.** Вносили разные эфирные масла, навоз от копытных, подстилку из-под морских свинок.

**Структурное.** Перемещали старые и добавляли новые конструкции.

Следуя стратегии сохранения биоразнообразия (WAZA, 2005), мы не ставили перед собой задачу снизить благополучие животного, поэтому изменения осуществляли только в экспериментальной зоне вольера. Самец всегда имел возможность уйти в контрольную зону, где его активность не ограничивалась. В этом случае мы не могли наблюдать эффект «переобогащения» в целом, однако могли проследить за изменениями в поведении манула в экспериментальной зоне, а полученные тенденции экстраполировать для случая интенсивного обогащения среды всего вольера. Оценку предела вносимых изменений

решили проводить по ряду традиционных критериев эффективности процедуры обогащения среды: время предпочтения обогащаемой зоны, разнообразие поведения, исследовательское поведение. Кроме того, в качестве дополнительного критерия была взята маркировочная активность как показатель стрессогенности среды (например, Калуев, 1999; Калуев и др., 2000).

Внутри экспериментальной зоны находились черно-белые камеры наблюдения с инфракрасной подсветкой; запись с камер поступала на регистратор «DVR STR-1687». Таким образом, удалось избежать влияния наблюдателя на поведение манула. Обработку видеозаписи проводили методом «Временных срезов» (Попов, Ильченко, 2008) с интервалом 30 с. Запись проводили сразу после внесения воздействия в течение 140 мин. При обработке видеоматериала запись разбивали на две часовые сессии с перерывом 20 мин. Результаты каждой сессии при дальнейшей обработке рассматривали как точечную оценку поведения, предположив, что перерыв между сессиями обеспечивает приемлемый уровень независимости точечных оценок. Помимо регистрации поведения манула отмечали место его нахождения в вольере.

Работа состояла из трех этапов.

**Этап 1.** Наблюдения за фоновой активностью в течение десяти дней при рутинном обогащении до начала внесения «новизны».

**Этап 2.** Наблюдение эффекта «обогащения» двух больших вольеров в течение десяти дней.

**Этап 3.** Наблюдение за поведением манула в течение четырех дней. В первой клетке на этот период остановили воздействие, а во второй клетке увеличили качество, количество и частоту вносимых изменений (обогащение стали предоставлять два раза в день) (табл. 1).

Как мы уже упоминали выше, приоритетной задачей зоологических парков является поддержание

Т а б л и ц а 1

Суммарное количество вносимых изменений в ходе эксперимента

| Этап эксперимента | Тип обогащения/количество вносимых изменений |           |            |             |
|-------------------|--|-----------|------------|-------------|
|                   | кормовое                                     | запаховое | предметное | структурное |
| Этап 2            | 12   | 4         | 5          | 7           |
| Этап 3            | 20   | 9         | 10         | 16          |

Т а б л и ц а 2

## Материал исследования

| Период                     | Этап 1                 | Этап 2                  | Этап 3                  |
|----------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|
|                            | 25.XI 2010–05.XII 2010 | 06.XII 2010–15.XII 2010 | 16.XII 2010–19.XII 2010 |
| Количество дней наблюдения | 10                     | 10                      | 4                       |
| Количество сессий          | 20                     | 20                      | 12                      |

максимально высокого благополучия животных; во главу угла ставят «интересы» конкретной особи. Поэтому на завершающем этапе нашей работы совместно с Зоологической секцией было принято решение прекратить дальнейшее воздействие, чтобы не снизить благополучие манула.

Кроме того, на третьем этапе, чтобы избежать снижения благополучия манула, мы разделили интенсивность воздействия в экспериментальной зоне. Ожидали, что на втором этапе снизится время пребывания в контрольной зоне, а во всей экспериментальной зоне увеличатся разнообразие поведения, а также исследовательская и маркировочная активность. Мы предположили, что на третьем этапе в клетке 1 (интенсивность обогащения среды не изменялась) показатели благополучия не изменятся, в то время как в клетке 2 (интенсивность обогащения среды возросла) снизятся разнообразие поведения и исследовательская активность, увеличится маркировочная активность, а время пребывания в экспериментальной зоне в целом снизится.

На третьем этапе непосредственно после первого обогащения мы увеличили на один час время наблюдений за поведением манула. Таким образом, на последнем этапе эксперимента наблюдения составляли по три сессии в день. Данные об объеме материала, собранного в каждый из этапов, приведены в табл. 2. Формы поведения манула представлены в табл. 3.

Полученные результаты обрабатывали в программе Microsoft Excel 1997–2003 и Statistica 6.0. Поскольку распределение наших данных отличалось от нормального, при обработке мы пользовались непараметрическими тестами: U-тестом Манна–Уитни (для однофакторного сравнения двух выборок) и коэффициентом Спирмена (для установления силы сопряженности событий). За единицу анализа принимали долю конкретной формы активности за единицу наблюдения. Для каждой клетки по отдельности

Т а б л и ц а 3

## Этиограмма манула

| Номер формы поведения | Поведение  |
|-----------------------|--|
| 1                     | идет   |
| 2                     | лежит  |
| 3                     | стоит  |
| 4                     | сидит  |
| 5                     | прыгает  |
| 6                     | исследует (обнюхивание новых объектов)   |
| 7                     | манипулирует предметами  |
| 8                     | ест  |
| 9                     | перемещает корм в зубах  |
| 10                    | осматривается (сидя, поворачивает голову на время, большее 3 с)                      |
| 11                    | груминг (вылизывание тела)   |
| 12                    | трется о предмет   |
| 13                    | качается на спине  |
| 14                    | маркирует (уринация)   |
| 15                    | пребывает в контрольной зоне (активность манула вне зоны видимости камер наблюдения) |

рассчитывали изменения разнообразия поведения, исследовательской и маркировочной активности (за 100% было принято время пребывания в каждой клетке. Для оценки изменения степени разнообразия поведения пользовались коэффициентом разнообразия Шеннона ( $H$ ) по формуле

$$H = \sum(p_i \times \log(1/p_i)).$$

Долю пребывания в контрольной зоне рассчитывали за все время наблюдения (экспериментальная и контрольная зона). Тест на наличие автокорреляции проводили путем сравнения коэффициентов корреляции первых и вторых фоновых сессий. Полагали, что полученные результаты независимости точечных

оценок можно экстраполировать на дальнейшие наблюдения в эксперименте.

### Результаты

Анализ результатов тестирования фоновых наблюдений на автокорреляцию показал отсутствие связи между сессиями по всем измеряемым показателям (табл. 4). Сравнение изменений времени нахождения манула в экспериментальной и контрольной зонах (рис. 3) показало отсутствие различий как на первом (фоновые наблюдения) (Mann–Whitney U Test,  $Z = 1,55$ ;  $p = 0,12$ ), так и на втором (одинаковое воздействие во всей экспериментальной зоне,

Таблица 4

Показатели ранговой корреляции Спирмена для тестирования независимости фоновых сессий наблюдений (N везде равно 10)

| Пара переменных               | Число сессий | Клетка 1 |          |              | Клетка 2     |          |              |
|-------------------------------|--------------|----------|----------|--------------|--------------|----------|--------------|
|                               |              | $R_s$    | $t(N-2)$ | $p$ -уровень | $R_s$        | $t(N-2)$ | $p$ -уровень |
| Идет                          | 20           | 0,040    | 0,17     | 0,86         | -0,0160      | -0,08    | 0,94         |
| Лежит                         | 20           | -0,130   | -0,67    | 0,51         | 0,040        | 0,22     | 0,83         |
| Стоит                         | 20           | -0,170   | -0,86    | 0,40         | -0,060       | -0,33    | 0,74         |
| Сидит                         | 20           | 0,008    | 0,04     | 0,97         | 0,032        | 0,17     | 0,87         |
| Прыгает                       | 20           | 0,120    | 1,04     | 0,31         | -0,090       | -0,51    | 0,62         |
| Исследует                     | 20           | -0,210   | -1,10    | 0,28         | 0,080        | 0,45     | 0,66         |
| Ест                           | 20           | -0,130   | -0,67    | 0,51         | -0,230       | -1,28    | 0,21         |
| Перемещает корм в зубах       | 20           | -0,240   | -1,31    | 0,20         | -0,220       | -1,21    | 0,23         |
| Груминг                       | 20           | 0,280    | 1,52     | 0,14         | -0,190       | -1,00    | 0,33         |
| Трется о предмет              | 20           | 0,200    | 1,01     | 0,31         | -0,008       | -0,04    | 0,96         |
| Катается на спине             | 20           | 0,290    | 1,57     | 0,13         |              |          |              |
| Маркирует                     | 20           | -0,190   | -1,02    | 0,33         |              |          |              |
|                               |              | $R_s$    |          | $t(N-2)$     | $p$ -уровень |          |              |
| Пребывание в контрольной зоне | 20           | 0,04     |          | 0,24         | 0,82         |          |              |

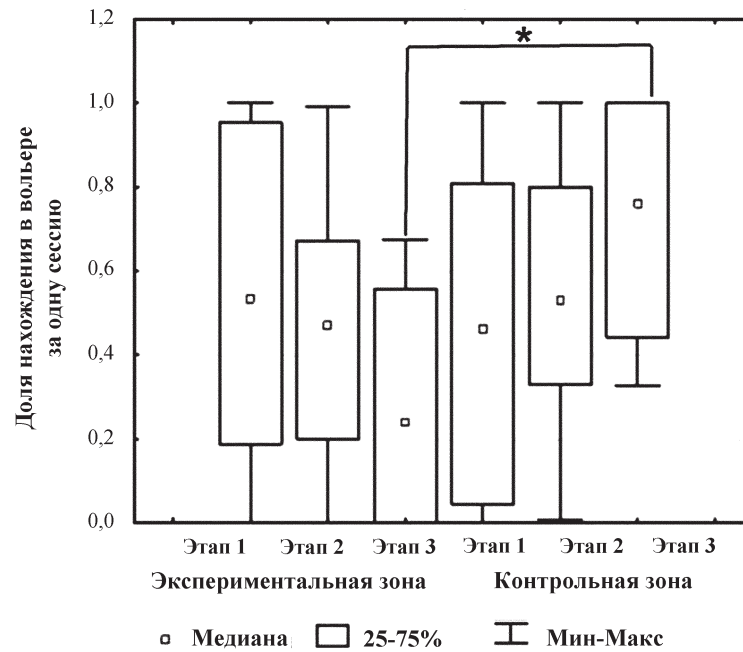


Рис. 3. Время пребывания манула в вольере при изменении интенсивности обогащения среды (\*  $p < 0,05$ )

$Z = 1,46$ ;  $p = 0,15$ ) этапах эксперимента. Однако на третьем этапе (в первой клетке интенсивность воздействия остановили, а во второй – увеличили) доля нахождения в контрольной зоне выросла ( $Z = 3,67$ ;  $p = 0,00$ ), и манул стремился меньше находиться в экспериментальной зоне ( $R_s = 0,61$ ;  $t(N-2) = 3,6$ ;  $p = 0,002$ ).

Проведена оценка изменений времени нахождения внутри экспериментальной зоны. Результаты показали снижение времени нахождения в каждой клетке на третьем этапе эксперимента по сравнению с фоновыми наблюдениями (клетка 1:  $Z = 2,09$ ;  $p = 0,04$ ; в клетке 2 близкие к достоверности различия:  $Z = 1,91$ ;  $p = 0,06$ ). Второй этап не отличался от первого (клетка 1:  $Z = 0,65$ ;  $p = 0,51$ ; клетка 2:  $Z = 0,44$ ;  $p = 0,65$ ).

Коэффициент разнообразия поведения увеличивался на этапе 2 по сравнению с этапом 1. Однако на этапе 3 коэффициент снизился в обеих клетках (рис. 4); разнообразие поведения снизилось сильнее в зоне с более интенсивным обогащением среды (клетка 2).

Направление изменений исследовательской активности в обеих клетках на втором этапе было схожим, а на третьем – различным (рис. 5, 6). Так, на втором этапе, когда обогащение среды осуществляли во всей экспериментальной зоне, манул исследовал в ней все изменения (клетка 1:  $Z = 2,41$ ;  $p = 0,02$ ; клетка 2:  $Z = 3,63$ ;  $p = 0,00$ ). Однако на третьем этапе исследовательская активность снизилась в первой клетке ( $Z = -2,32$ ;  $p = 0,01$ ) и не достоверно умень-

шилась при наращивании степени обогащения среды ( $Z = -1,19$ ;  $p = 0,23$ ). В целом при менее интенсивном воздействии на втором этапе доля исследовательской активности во всем вольере выросла по сравнению с фоном ( $Z = 3,12$ ;  $p = 0,00$ ) и снизилась на третьем этапе по сравнению со вторым ( $Z = 1,63$ ;  $p = 0,02$ ), достигнув фонового низкого уровня активности ( $Z = 0,31$ ;  $p = 0,66$ ).

Манул стал метить в экспериментальной зоне как на этапе 2, так и на этапе 3. Данную зависимость отражает достоверная положительная связь маркировочной активности с днем эксперимента (клетка 1:  $R_s = 0,32$ ;  $t(N-2) = 2,09$ ;  $p = 0,04$ ; клетка 2:  $R_s = 0,64$ ;  $t(N-2) = 5,13$ ;  $p = 0,00$ ). Провели оценку изменения доли активности внутри экспериментальной зоны при изменении интенсивности обогащения среды. На этапе 2 активность увеличилась в обеих клетках (клетка 1:  $Z = 4,35$ ;  $p = 0,00$ ; клетка 2:  $Z = 2,25$ ;  $p = 0,03$ ). На этапе 3 в клетке 1 (обогащение прекратили) активность не изменилась ( $Z = 1,03$ ;  $p = 0,31$ ) (рис. 7), в то время как в клетке 2 (рис. 8), в которой продолжали наращивать уровень воздействия, доля маркировочной активности достоверно росла ( $Z = 3,78$ ;  $p = 0,00$ ).

### Обсуждение

На основании модели «Оптимизация уровня стресса» мы ожидали, что в нашем эксперименте произойдут рост и дальнейшее снижение благополучия ману-

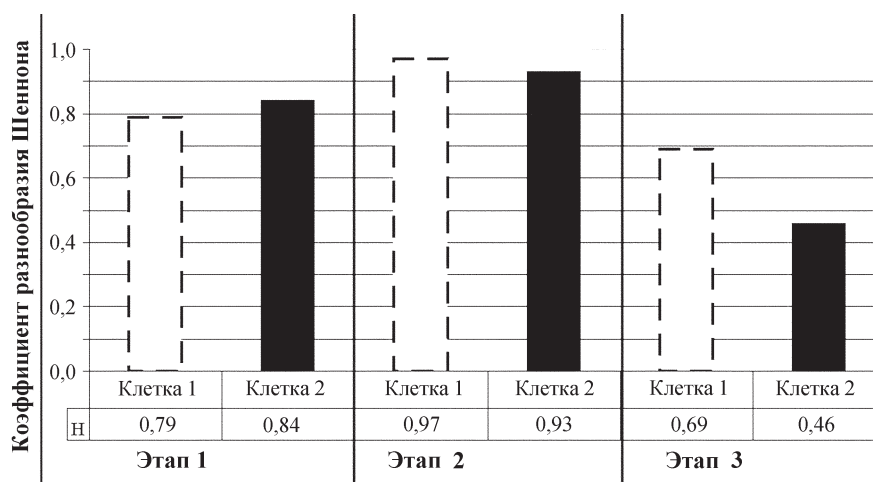


Рис. 4. Коэффициенты разнообразия поведения манула

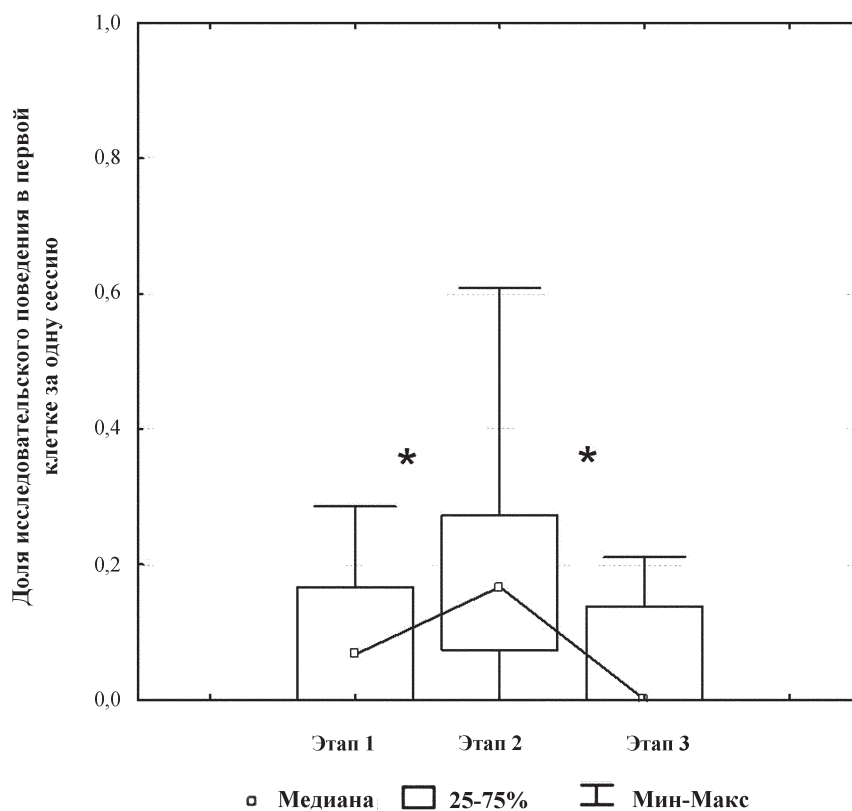


Рис. 5. Исследовательская активность манула в первой клетке при изменении интенсивности обогащения среды

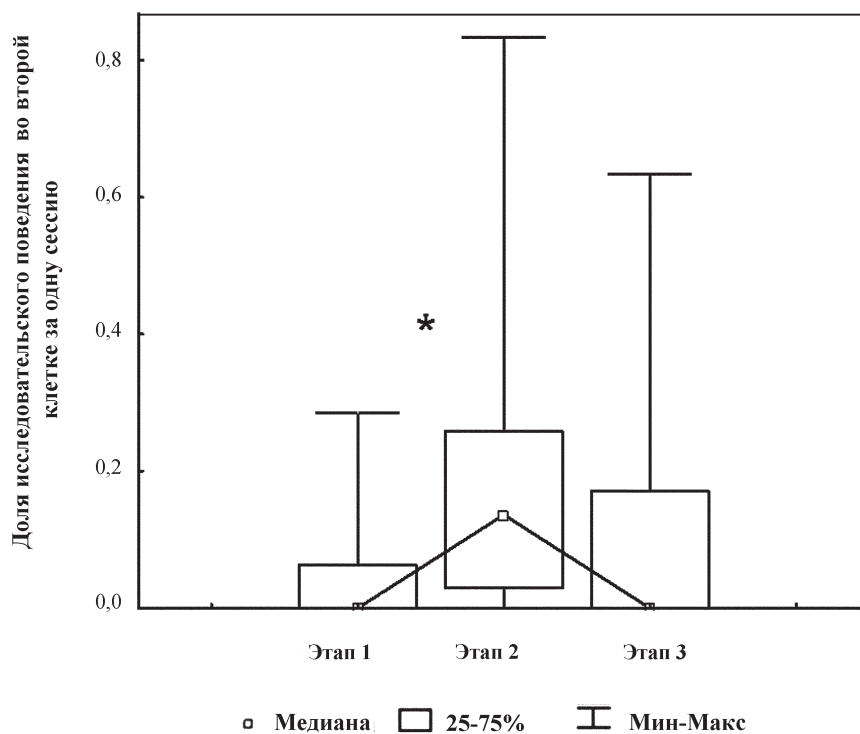


Рис. 6. Исследовательская активность манула во второй клетке при изменении интенсивности обогащения среды

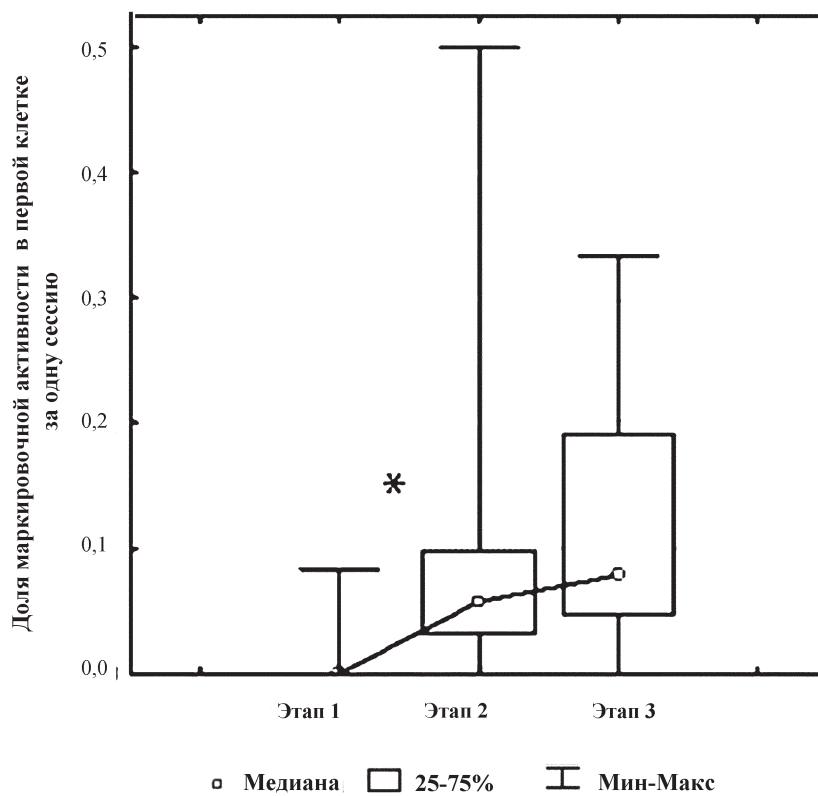


Рис. 7. Маркировочная активность манула в первой клетке при изменении интенсивности обогащения среды



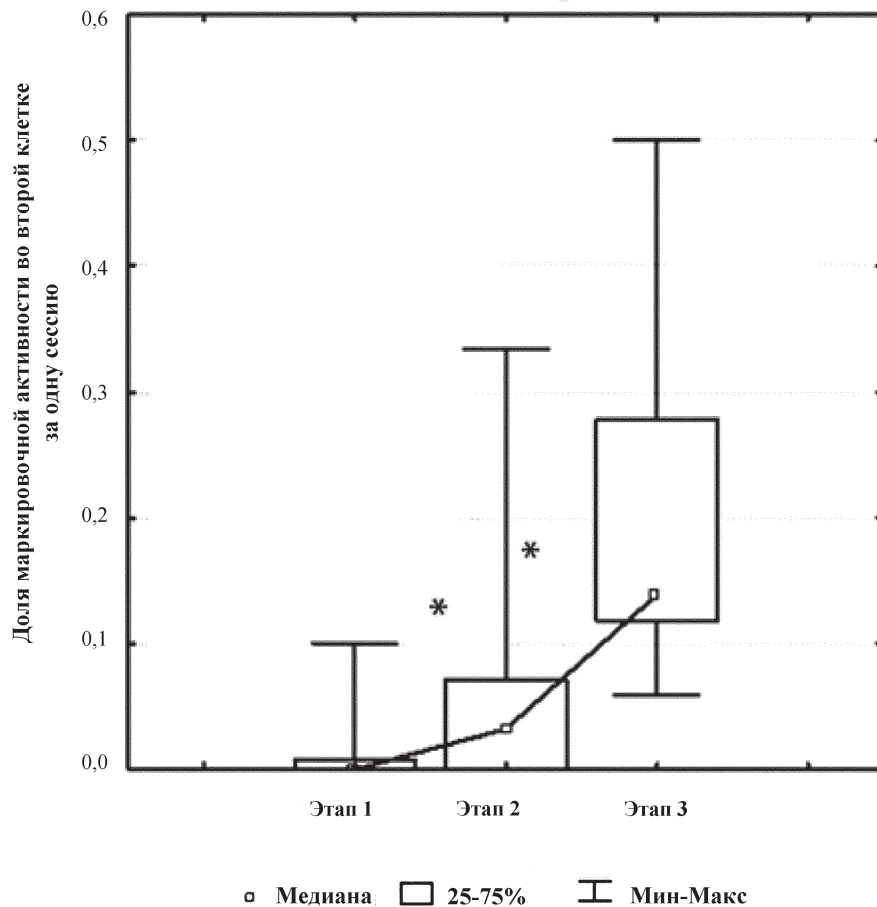


Рис. 8. Маркировочная активность манула во второй клетке при изменении интенсивности обогащения среды

ла в зоне интенсивного обогащения среды. Подобное предположение было построено на гипотезе, что состояние животного является благополучным только в случае, если уровень активации/стресса приближен к оптимальному, т.е. не слишком низок и не слишком высок. Мы посчитали важным описать изменения в поведении по нескольким параметрам и сравнить полученные результаты с общепринятыми критериями оценки благополучия (табл. 5).

О высоком благополучии животного свидетельствуют следующие факторы:

- 1) разнообразие естественных форм поведения (Mason et al., 2001; Young, 2003; Broom, 2007);
- 2) наличие исследовательского поведения (Young, 2003; Hosey et al., 2009).
- 3) увеличение времени пребывания в обогащаемой зоне (Broom, 2007; Hosey et al., 2009; Broom, 2011);
- 4) увеличение маркировочной активности (например, Portella et al., 2007).

На этапе 2 эксперимента три анализируемых показателя из четырех изменились в ожидаемом направлении. Однако время пребывания в обогащаемой зоне не изменилось, хотя в предыдущем опыте (Aleksiecheva, 2008) манул предпочитал обогащаемую зону контрольной. По-видимому, данный показатель оказался не чувствительным к вносимым изменениям. Тем не менее он не снизился, что вместе с остальными критериями отражает предсказуемый рост благополучия на этом этапе эксперимента. На этапе 3 ожидали, что показатели поведения в 1-й и 2-й клетках будут отличаться между собой, при этом в клетке 2 показатели неблагополучия будут расти. Однако благополучие снижалось во всей экспериментальной зоне в целом (при этом во второй клетке тенденция к снижению выражалась сильнее). Возможно, мы подошли к поставленной задаче механистично, ожидая, что манул будет строго оценивать разделение пространства по сте-

Таблица 5

## Показатели благополучия манула при изменении ситуации

| Показатели                     | Этап 2   |          | Этап 3   |          |
|--------------------------------|--|----------|----------|----------|
|                                | направление изменения показателя в ходе эксперимента |          |          |          |
|                                | клетка 1   | клетка 2 | клетка 1 | клетка 2 |
| Разнообразие поведения         | ↑  | ↑        | ↓        | ↓        |
| Исследовательское поведение    | ↑  | ↑        | ↓        | =        |
| Маркировочная активность       | ↑  | ↑        | =        | ↑        |
| Предпочтение обогащенной среды | =  |          | ↓        |          |

Примечание. Этап 2 – воздействие осуществляли во всей экспериментальной зоне; этап 3 – экспериментальная зона условно разделена по интенсивности воздействия: в первой клетке – остановили, во второй клетке – увеличили); ↑ – рост показателя; ↓ – снижение; = – без изменений.

пени вносимых в нем изменений. Однако очевидно, что животное в целом адаптировалось к изменениям в его окружении.

Рассмотрим результаты третьего этапа эксперимента с позиции модели «Оптимизация уровня стресса». В нашей работе манулу была предоставлена возможность свободно перемещаться между зонами с воздействием (экспериментальная) и без воздействия (контрольная). На конечном этапе эксперимента животное избегало находиться в экспериментальной зоне и стремилось уходить в контрольную. С позиции модели такое поведение интерпретируется как способ избегания превышения оптимального уровня активации/стресса. Кроме того, в лабораторных условиях было показано, что у мышей, помещенных в новую среду или отделенных барьером от домашней клетки, после того, как зверьки «добровольно» зашли в новое пространство, повышался уровень кортикостерона (Misslin, Cigrang, 1986). В случае предоставления животным возможности свободно перемещаться между клетками уровень стресса снижался. Тем не менее, на этапе 3 у манула увеличилась маркировочная активность (повышается в стрессогенных ситуациях (Калуев, 1999; Калуев и др., 2000)) и наблюдалась тенденция к снижению исследовательского поведения, что косвенно отражает увеличение чувствительности к стимуляции в экспериментальной зоне. Кроме того, уменьшение исследовательской активности в клетке 2 согласуется с результатами наших предыдущих работ о влиянии неопределенности среды на интенсив-

ность этого показателя (Подтуркин, 2011; Подтуркин, Попов, 2012). Таким образом, все измеряемые показатели указывают на снижение благополучия особи в клетке 2 на третьем этапе. Однако в контрольных зонах активность животного не была ограничена, поэтому, скорее всего, манул мог компенсировать проявление исчезнувших форм поведения (разнообразие поведения в экспериментальной зоне снизилось на этапе 3) в этой части вольера. Поэтому мы не можем считать, что состояние животного ухудшилось, основываясь только на снижении показателей благополучия в экспериментальной зоне. Однако можно предположить, что в случае отсутствия возможности выбора и при интенсивном обогащении среды всего вольера такие тенденции в поведении животного могут иметь место.

Результаты этой работы совместно с двумя экспериментами, упомянутыми ранее (Подтуркин, 2011; Подтуркин, Попов, 2012), отражают возможное снижение благополучия животных в ситуациях высокой неопределенности среды, которую мы задавали тремя разными способами (изменение режима обслуживания, изменение социальной плотности, изменение режима обогащения среды). Мы показали, что благополучие животных может снижаться не только при отсутствии (обедненная среда), но и при избытке (переобогащенная среда) вносимых изменений в окружении животных.

Таким образом, впервые описан эффект переобогащения среды обитания животного на примере

манула. Показано, что ежедневные изменения в вольтере (обогащение среды) могут не только повысить

благополучие особи, но и, перейдя определенный порог, снизить его.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеичева И.А.* Влияние обогащения среды на активность самца манула (*Felis (Otocolobus) manul*) при содержании в неволе // Мат-лы V Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 2010. С. 139–141.
- Калуев А.В.* Проблемы изучения стрессорного поведения: научное издание. Киев, 1999. 133 с.
- Калуев А.В., Макачук Н.Е., Дерягина М.А., Самохвалов В.П.* Уринация и поведение: научное издание. Киев, 2000. 147 с.
- Непринцева Е.С., Воцанова И.П.* Научная работа по оптимизации поведения млекопитающих в зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. М., 2007. Вып. 22. С. 216–235.
- Подтуркин А.А.* Влияние размера группы на исследовательское поведение нильских крыланов (*Rousettus aegyptiacus*) // *Plecotus et al.* 2011. № 14. С. 60–74.
- Подтуркин А.А., Попов С.В.* Влияние характеристик лабораторной среды обитания на исследовательское поведение полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 2. С. 202–207.
- Попов С.В.* Неопределенность внешней среды и возбуждение/стресс, как детерминанты поведения // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 4. С. 287–297.
- Попов С.В.* Механизмы поведения млекопитающих: роль стресса и неопределенности среды // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2011.
- Попов С.В., Ильченко О.Г.* Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе (изд. 2, расширенное и исправленное) // Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М., 2008. 66 с.
- Попов С.В., Ильченко О.Г., Непринцева Е.С., Воцанова И.П.* Теоретические основы работы по обогащению среды // Научные исследования в зоологических парках. М., 2006. Вып. 20. С. 78–91.
- Alekseicheva, I.A.* The use of portable construction kits in off-exhibit holding of Pallas' Cats (*Otocolobus manul*) // Proceedings of the Eighth International Conference on Environmental Enrichment. Vienna, 2008. P. 297–298.
- Bassett L., Buchanan-Smith H.M.* Effects of predictability on the welfare of captive animals // *Applied Animal Behaviour Science*. 2007. Vol. 102. P. 223–245.
- Broom D.M.* Welfare in relation to feelings, stress and health // REDVET. Revista electrónica de Veterinaria. 2007. Vol. 8. N 12B. P. 1695–7504.
- Broom D.M.* A History of Animal Welfare Science // *Acta Biotheor.* 2011. Vol. 59. P. 121–137.
- Carlstead K., Brown L.J., Seldensticker J.* Behavioral and Adrenocortical Responses to Environmental Changes Leopard Cats (*Felis bengalensis*) // *Zoo Biology*. 1993. Vol. 12. P. 321–331.
- Hare V.J., Rich B., Worley K.E.* Enrichment Gone Wrong! / Ed. V.J. Hare, J.E. Kroshko San Diego // *The Shape of Enrichment Proceedings of the Eighth International Conference on Environmental Enrichment*. Vienna, 2007. P. 35–45.
- Hawkins M.* Let's rearrange the furniture: the enrichment effects of moving or replacing exhibit furniture // *The Shape of Enrichment Proceedings of the Eighth International Conference on Environmental Enrichment*. Vienna, 2007. P. 69–73.
- Hosey G., Melfi V., Pankhurst Sh.* Zoo animals: behaviour, management, and welfare. Oxford, 2009. 661 p.
- Luine V., Martinez C., Villegas M., Magarifios A.M., Mc Even B.S.* Restraint stress reversibly enhances spatial memory performance // *Physiol. Behav.* 1996. Vol. 59. P. 27–32.
- Mason J.W.* Organization of psychoendocrine mechanisms // *Psychosom. Med.* 1968a. Vol. 30. Is. 25. P. 565–808.
- Mason J.W.* "Over-all" hormonal balance as a key to endocrine organization // *Psychosom. Med.* 1968b. Vol. 30. P. 791–808.
- Mason G.J., Cooper J., Clarebrough C.* Frustrations of fur-farmed mink // *Nature*. 2001. Vol. 410. P. 35–36.
- Mineka S., Hendersen R.W.* Controllability and predictability in acquired motivation // *Annu. Rev. Psychol.* 1985. Vol. 36. P. 495–529.
- Misslin R., Cigrang G.* Does neophobia necessarily imply fear or anxiety? // *Behav Proc.* 1986. Vol. 12. P. 45–50.
- Moodie E.M., Chamove A.S.* Brief threatening events beneficial for captive tamarins? // *Zoo Biol.* 1990. Vol. 9. N 4. P. 275–286.
- Popov S., Iltchenko O., Nепринцева E.* Unpredictability, controllability and optimal arousal stimulation level as applied to zoo environment enrichment theory and practice // *The Shape of Enrichment Proceedings of the Eighth International Conference on Environmental Enrichment*. Vienna, 2007. P. 79–83.
- Portella T.P., Pessutti C., Stasienuk E. V.Z., da Rocha C.G., Cristiane Schilbach Pizzutto C.S., Sgai M.G.F.G.* The Efficiency of Environmental Enrichment Techniques on the Behavior Parameters of *Oncilla (Leopardus tigrinus)* // *The Shape of Enrichment Proceedings of the Eighth International Conference on Environmental Enrichment*. Vienna, 2007. P. 313.
- Yerkes R.M., Dodson J.D.* The relation of strength of stimulus to rapidity of habit-formation // *J. Comparative and Neurological Psychology*. 1908. Vol. 18. P. 459–482.

- Young R.J.* Environmental Enrichment for Captive Animals. Blackwell Science. Oxford, 2003.
- WAZA. 2005. Building a future for wildlife: the world zoo and aquarium conservation strategy. Bern, Switzerland: WAZA Executive Office. 72p.
- Weiss J.M.* Effects of coping behavior in different warning signal conditions on stress pathology in rats // J. Comp. Physiol. Psychol. 1971a. Vol. 77. P. 1–13.
- Weiss J.M.* Effects of punishing the coping response (conflict) on stress pathology in rats // J. Comp. Physiol. Psychol. 1971b. Vol. 77. P. 14–21.
- Zaragoza F., Laiglesia S., Ibanez M.* The influence of enrichment on the behaviour of great apes in captivity // 8th International Conference on Environmental Enrichment. Vienna, 2007. P. 118.

Поступила в редакцию 25.08.13

## DEPENDENCE OF BEHAVIOUR OF MANUL (*OTOCOLOBUS MANUL*) FROM THE DEGREE OF ENVIRONMENTAL ENRICHMENT

*A.A. Podturkin*

It is commonly believed that the deficiency of adequate stimuli in animals living in conditions of impoverished captivity is a major cause of their poor welfare. The purpose of environmental enrichment procedure is improvement of animal welfare by means of changes in their environment. To date, the limits of applicability of the procedure were not identified. However, there are many examples of decrease of animal welfare after environmental enrichment. This is the first demonstration and quantitative characterization of environmental overenrichment. Poor animal welfare was shown to be a consequence of both the deficiency and excess of changes in the animal environment.

**Key words:** environmental enrichment, animal welfare, model Optimization of stress level, environmental uncertainty, Pallas's cat.

**Сведения об авторе:** *Подтуркин Алексей Александрович* – мл. науч. сотр. научного отдела Московского зоопарка (podturkin@gmail.com).