

# ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

# Оглавление

1. Поведение как фактор эволюции
2. Популяция
3. Поведение в эволюции вида и популяции
4. Поведение и репродуктивная изоляция
5. Половой отбор
6. Поведение и генетическое разнообразие популяции
7. Поведение животных и современная этология
8. Комплексы фиксированных действий
9. Инстинкты
10. Этапы поведения

1. Классификация форм поведения
2. Сложнейшие безусловные рефлексy
3. Удовлетворение витальных потребностей
  - a) Пищевое поведение
  - b) Оборонительное поведение
  - c) Потребность в экономии сил
4. Удовлетворение социальных потребностей
  - a) Репродуктивное поведение
  - b) Поведение ухаживания
  - c) Родительское поведение
  - d) Общественное поведение
5. Факторы организации сообществ
6. Удовлетворение идеальных потребностей
  - a) Исследовательское поведение
  - b) Ориентировочно-исследовательское поведение
  - c) Поисково-исследовательское поведение
  - d) Рефлекс свободы
7. Самостоятельная группа потребностей
  1. Подражательное поведение
  2. Игровое поведение

1. Формы индивидуального обучения
2. Классификация форм обучения
3. Основные категории обучения животных
4. Неассоциативное обучение
  - a) Суммационная реакция
  - b) Привыкание
  - c) Ориентировочный рефлекс
  - d) Импринтинг (запечатление)
  - e) Подражание
5. Ассоциативное обучение
  - a) Классические условные рефлексy
  - b) Инструментальные условные рефлексy
6. Когнитивное обучение
  - a) Образное (психонервное) поведение
  - b) Элементарная рассудочная деятельность
  - c) Вероятностное прогнозирование

1. Эволюция форм поведения
2. Беспозвоночные
  - a) Простейшие
  - b) Кишечнополостные
  - c) Плоские черви
  - d) Кольчатые черви
  - e) Моллюски
  - f) Членистоногие
3. Соотношение морфологических и функциональных ароморфозов
4. Позвоночные
  - a) Бесчерепные
  - b) Круглоротые
  - c) Пластинчатожаберные рыбы
  - d) Костистые рыбы
  - e) Рептилии
5. Млекопитающие
6. Приматы
7. Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян
8. Предметная и орудийная деятельность антропоидов

1. Формирование поведения в онтогенезе
2. Формирование пищевого поведения
3. Взаимоотношения детенышей и родителей
4. Теория диссолюции
5. Системогенез
6. Элементы адаптивного поведения в онтогенезе

# Поведение как фактор эволюции

- ▣ *Поведение* — совокупность двигательных актов организма, возникающих в ходе взаимодействия с внешней средой и направленных на удовлетворение доминирующих у организма потребностей.
- ▣ *Поведение* наряду со структурными признаками организма рассматривается как *важнейший фактор эволюционного процесса*.
- ▣ Наследственная структура вида, его генофонд, при развитии каждой конкретной особи выражается в наборе признаков и свойств, обеспечивших ее выживание и воспроизведение в потомстве. При изменении окружающей среды медленно меняются генофонд и вид в целом. Этот процесс получил название *макроэволюции*.
- ▣ Другой способ анализа эволюционных преобразований организмов связан с широким использованием так называемого *популяционного подхода*.

# Популяция

- ▣ *Популяция* — это совокупность особей одного вида, давно населяющих определенную территорию, обеспечивающая свободное скрещивание в пределах популяции, но изолированная от соседних популяций.
- ▣ *Микроэволюционный процесс* происходит в относительно короткое время, на ограниченных территориях и в ограниченных популяциях. Таким образом, *популяция* — это элементарная единица процесса микроэволюции, способная реагировать на изменение среды перестройкой своего генофонда. Комплекс представлений о макро- и микроэволюции получил название *синтетической теории эволюции*.

# Популяции



# Поведение в эволюции вида и популяции

- Современная концепция вида подчеркивает *поведенческую репродуктивную изоляцию особей разных видов и обеспечение условий для внутривидового размножения.*
- *Репродуктивная изоляция* — предотвращение спаривания партнеров из разных видовых популяций на основе их несоответствия в половом поведении. Способствует изоляции видовых популяций.
- Поведенческие механизмы, в репродуктивном отношении изолирующие один вид от другого, считаются наиболее важным комплексом атрибутов отдельного вида, так как они входят в состав видовых критериев.
- Вид как экологическое единство взаимодействует с другими видами как целое. Хотя вид обладает общим генофондом, между индивидуумом и видом существует промежуточный уровень, который и обозначается как популяция.

- *Типологический подход* состоял в абстрагировании от отдельности, неповторимости, изменчивости каждого организма и рассматривании лишь черт сходства, позволявших отнести разные организмы в одну и ту же группу.
- При *популяционном подходе* каждый организм рассматривается как продукт уникального в своем роде сочетания генетических и средовых факторов.
- Длительное и направленное изменение генотипа популяции — элементарное эволюционное явление. Генетическая изменчивость популяции может усиливаться благодаря мутациям, рекомбинациям и притоку новых генов, ослабляться — благодаря естественному отбору, или генетическое разнообразие популяции может стабилизироваться благодаря чисто генетическим закономерностям, а также влиянию экологических и поведенческих механизмов.
- В эволюции популяции поведение играет двойную роль: обеспечивается изоляция популяции и поддерживается генетическая гетерогенность популяции.

# Поведение и репродуктивная изоляция

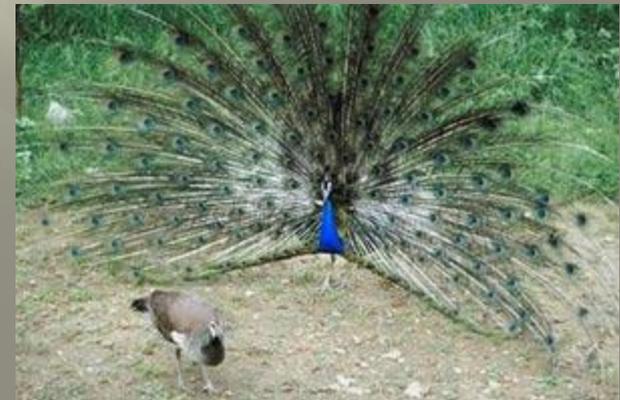
- *Этнологические изолирующие механизмы* - факторы, обеспечивающие изоляцию видовых популяций, препятствующие межвидовому скрещиванию, и прежде всего различиям в *коммуникативном поведении*.
- Потенциальные партнеры не могут встретиться в связи с разным местообитанием, несовпадением сезонов размножения, предпочитаемым для спаривания временем суток. Предотвратить спаривание на основе несоответствия в половом поведении гораздо экономнее и надежнее, чем использовать другие механизмы изоляции.
- Брачное поведение животных и птиц, представляющее комплекс сигналов, встроенных в систему коммуникации потенциальных партнеров и жестко детерминированных генетически, получило название *ритуализации*.

- Каждой фазе этого динамического процесса соответствует свой комплекс коммуникативных сигналов и правил. Предъявление этой последовательности сигналов особи-реципиенту вызывает такое состояние, при котором ее ответная реакция будет соответствовать стереотипу коммуникаций данного вида.
- Пример из биологии амфибий. В одной и той же области, в одном пруду или луже могут жить несколько разных видов лягушек и одновременно возникает пение самцов нескольких видов. Самки реагируют на крики только «своих» самцов. Видимо, видоспецифический характер их песен возник в результате естественного отбора.
- Отбор действует на уровне особи. Он сохраняет приспособления, которые максимизируют успех размножения данной особи на протяжении всей ее жизни.



# Половой отбор

- ▣ *Половой отбор* — это форма естественного отбора, сведенная к неодинаковым шансам на нахождение и привлечение брачного партнера, спаривания, оплодотворения и выведения потомства. Поэтому отбор ведет к преобладанию генотипов с высокой приспособленностью.



# Поведение и генетическое разнообразие популяции

- *Миграция животных* особей важна для формирования генофонда, и прежде всего она предотвращает тесный инбридинг (близкородственное скрещивание). Например, у павианов-анубисов половозрелые взрослые самцы и неполовозрелые самки часто переходят из одной популяции в другую. То же отмечалось у горилл и шимпанзе.
- Генотипическая изменчивость популяции может поддерживаться существованием *полиморфизма по признакам поведения*, например по уровню двигательной активности и эмоциональной возбудимости.
- Важно подчеркнуть *участие поведения в поддержании численности, а также пространственной и внутренней структуры популяции в целом.*

- Многие птицы размножаются в колониях, причем каждая пара занимает отдельный участок определенной величины. Если какой-либо птице не удастся занять гнездовой участок в пределах ограниченной территории для размножения, то она вовсе не размножается в данном сезоне. Так, по достижении известного предела плотности популяции остальные птицы «жертвуют» размножением на благо группы в целом. Значит, поведение становится рычагом регулирования плотности популяции.



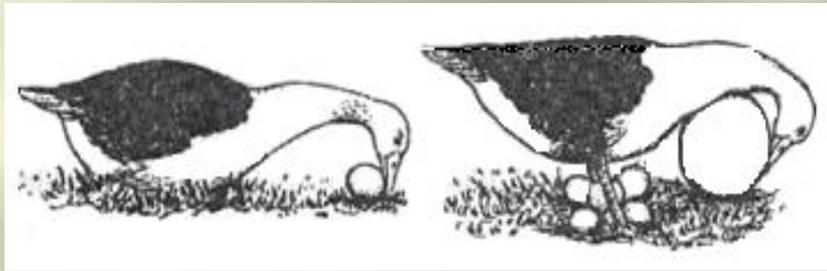
# Поведение животных и современная этология

- Этология — наука, изучающая поведение животных, преимущественно видоспецифические формы поведения в естественных условиях обитания.
- В задачу этой науки входит изучение «морфологии поведения животных» и в основном изучение *инстинктивных движений*. Этологическая позиция характеризовалась требованием изучать формы поведения, имеющие биологический смысл в естественных условиях у различных видов домашних и диких животных.
- В. А. Вагнер считал, что инстинкты подлежат тем же законам развития, которым следуют морфологические признаки. Другие этологи (Уитмен, Юксюль, Хейнрот) также обращали внимание на удивительную константность инстинктивных форм поведения, которые могут, как и морфологические особенности, служить таксономическими признаками.

# Комплексы фиксированных действий

- КФД – представляют собой сложные стереотипные движения, образующие высокоорганизованную последовательность. Занимают центральное место в этологическом мышлении.
- Эти КФД вызываются простыми, но высокоспецифичными раздражителями и одинаково проявляются у всех представителей данного вида.
- Начавшись по таким стимулам, КФД могут продолжаться и в их отсутствие, причем эти КФД теперь уже утрачивают свой приспособительный смысл. Но КФД трудно вызвать повторно, поэтому их относят к самоистощающимся реакциям. Считается, что КФД не связаны с индивидуальным опытом организма и осуществляются практически с первого же раза.

- К такому виду стереотипных актов относятся реакции закатывания яиц в гнездо у серого гуся: приблизившись к яйцу, гусь вытягивает к нему шею и дотрагивается клювом до земли по другую сторону яйца. Совершая ряд строго стереотипных движений в вертикальной плоскости, гусь возвращает выкатившееся яйцо в гнездо. Откатывание яйца в сторону, замена его на искусственную модель сохраняет весь тот же комплекс движений.



- 1 — это движение стереотипно и используется при возвращении в гнездо собственного яйца
- 2 — совершенно тем же способом гусь пытается подкатить и муляж яйца

- Специфические стимулы, запускающие КФД, получили название «знаковых стимулов». Самцы трехиглой колюшки, защищая свою территорию, реагируют на строго специфический признак самца своего вида — красное брюшко. Если на территорию, занятую этой рыбой, поместить точную модель самца, но с брюшком другого цвета, агрессивного столкновения не произойдет. Модель же с красным брюшком будет подвергнута яростному нападению. Такие стимулы-релизеры подходят к соответствующим поведенческим реакциям, высвобождая весьма сложные акты поведения, без специального обучения. В обычном состоянии КФД находятся под влиянием активного торможения. Каждый инстинктивный акт контролируется тормозным нервным механизмом, который реализуется благодаря комбинированному действию гормонов, внешних раздражений и влияний высших нервных механизмов.

- Этологи предполагают, что знаковые стимулы (релизеры, ключевые сигналы) воздействуют на локализованный в определенном участке мозга «врожденный разрешающий механизм», который снимает это торможение и способствует разрядке соответствующих центров. Запускаемый в результате КФД зависит не только от стимула, но и от накопившейся «специфической энергии действия».
- Если эта энергия мала, возникают самоистощающиеся КФД.
- Если, наоборот, велика, КФД может возникать вообще без всякого внешнего стимула.

# ИНСТИНКТЫ

- ▣ *Инстинкт* — сложнорефлекторный комплекс наследуемых поведенческих реакций особей одного вида, характеризующийся стереотипностью и стабильностью.
- ▣ Ч. Дарвин первым провел сравнительное описание инстинктов, свойственных как животному, так и человеку. Этим путем он доказал общность биологических основ поведения человека и животных и возможность изучения эволюции поведения. Дарвин отграничивал действия, связанные с индивидуальным опытом и способностью к его обобщению, от инстинктивных действий, переданных по наследству. Инстинкты, по его мнению, — самая низкая ступень деятельности человека и животных.
- ▣ Большинство последующих исследователей под инстинктами начинают понимать ту часть поведения животных, которая характерна для организмов данного вида и закреплена за ними наследственно.

- Немецкий зоолог Г. Э. Циглер (1964) предложил следующие *критерии инстинктивного действия*:
  - побуждение и способность к действию принадлежит к числу наследственных свойств вида
  - такие действия не требуют предварительного обучения
  - оно выполняется по существу одинаково у всех нормальных представителей вида
  - оно соответствует организации животного, то есть связано с нормальным функционированием его органов
  - оно приспособлено к экологическим условиям обитания вида

- Относительная стабильность инстинктивного поведения необходима для обеспечения жизненно важных функций, независимо от случайных, постоянно изменчивых условий среды, в которых оказывается любой представитель вида.
- Сложное инстинктивное поведение взрослого индивида в конечном счете — *индивидуальная адаптация* видового опыта, то есть сплав наследственно закрепленных стабильных и приобретенных актов поведения. Иными словами, животное рождается с заложенной в нем наследственной поведенческой программой, но на протяжении всего периода постнатального онтогенеза оно учится правильно применять эту программу сообразно с изменчивыми факторами окружающей среды.
- Стереотипность и стабильность инстинктивных действий при экстренном изменении окружающей ситуации утрачивает свое приспособительное значение.

- К внутренним факторам инстинкта следует прежде всего отнести *гуморально-гормональные* отклонения. Такие сдвиги могут быть настолько сильными, что даже в искусственных условиях полной изоляции животного могут привести к выполнению стереотипных инстинктивных действий. Введение лабораторным белым крысам половых гормонов вызывает у них гнездостроительную деятельность даже в отсутствие беременности. Эндокринная система во многом определяет доминантное состояние организма: особую направленность его деятельности, когда любой раздражитель может вызвать определенный цикл реакций (добывание пищи, гнездостроение). Однако это характерно лишь для низших животных, так как в процессе эволюции роль гормонального компонента в регуляции полового поведения снижается, а роль нервно-рефлекторных факторов возрастает.

- В естественных условиях для проявления инстинктов чисто внутренних факторов недостаточно, необходимы *ключевые* или *пусковые стимулы*. Часто при отсутствии ключевых стимулов, но при наличии соответствующей потребности животное приступает к активному поиску этих стимулов (например, поиск партнера в период полового возбуждения, поиск материала для построения гнезда и пр.).
- Метод использования искусственных моделей (муляжей) при изучении инстинктивного поведения оказался весьма эффективным. Сюда относятся широко известные охотникам и рыболовам приемы имитирования природных раздражителей. Н. Тинберген экспериментальным путем установил, что для птенцов серебристой чайки при имитации головы взрослых родителей ключевым сигналом является лишь «красное» (имитирующее красное пятно на клюве) и «продолговатое» (имитирующее форму клюва)
- Таким образом, *только корреляция внешних и внутренних факторов позволяет в полной мере реализовать инстинктивное поведение животного.*

# Этапы поведения

- ▣ Выделяют два этапа целостного поведения: *поисковое (аппетентное)*, или *подготовительное*, и *завершающее (консуматорное)* поведение.
- ▣ К. Э. Фабри приводит убедительный пример охотничьего поведения, начинающегося у хищника с ненаправленного поиска жертвы. Обнаружение первого ключевого раздражителя включает направленный поиск, а появление дополнительных ориентиров — уточнение местоположения жертвы. Затем — подкрадывание, бросок, овладение добычей, умерщвление, расчленение туши, поедание мяса. В этой цепи только акт поедания относится к завершающей фазе, все предшествующее ему — это подготовка.

- Поисковое поведение — наиболее пластичная изменчивая часть инстинктивного поведения, в составе которого важную роль приобретает *собственный жизненный опыт*, а завершающая фаза — наиболее стабильная, *генетически фиксированная*.
- Таким образом, число степеней свободы для реакции (А. А. Ухтомский) или «норма» реакции (И. И. Шмальгаузеи) по мере приближения к завершающей фазе инстинктивного поведения все более снижается. Индивидуальный опыт (обучение) реализуется прежде всего на начальных этапах поискового поведения, которые у высших животных становятся преобладающими, но тем не менее предназначенными для успешного выполнения завершающей фазы инстинктивного поведения.

# Классификация форм поведения

- При попытке разобраться в классификации сложнейших инстинктов И. П. Павлов положил в основу *биологическую потребность*, выделив среди них:
  - 1) индивидуальные — пищевой, агрессивный, активно- и пассивно-оборонительный, рефлекс свободы, исследовательский, рефлекс игры
  - 2) видовые — половой и родительский
  
- Ю. М. Конорски (1970) также выделил две категории безусловных рефлексов:
  - 1) подготовительные (драйвовые, мотивационные)
  - 2) исполнительные (консуматорные)

- При восприятии нового стимула возникает рефлекс нацеливания и ориентировочный рефлекс на новизну. Подготовительный исследовательский рефлекс возникает в результате «сенсорного голода», потребности в информации. Подготовительный пищевой рефлекс (голод) выявляется в форме двигательного беспокойства и активной настройки сенсорных систем. Страх — подготовительный защитный безусловный рефлекс, ярость — наступательный.
- А. Д. Слоним (1949) в основу своей классификации положил павловские принципы, учение об интероцептивной сигнализации и убеждение об отсутствии в природе «чистых» условных или безусловных рефлексов.

- Эта классификация имела следующий вид:
- I. Рефлексы на изменение внутренней среды организма и постоянства общества:
  - 1) пищевые — обеспечивающие постоянство вещества
  - 2) гомеостатические — обеспечивающие постоянство внутренней среды.
- II. Рефлексы на изменение внешней среды организма:
  - 1) оборонительные
  - 2) средовые (ситуационные)
- III. Рефлексы, связанные с сохранением вида:
  - 1) половые
  - 2) родительский

- ▣ В настоящее время такая классификация представляется схематичной и далеко не полной, не учитывающей, например, зоосоциальные аспекты поведения.
- ▣ П. В. Симонов (1986) предложил оригинальную классификацию инстинктов как сложнейших безусловных рефлексов, составляющих потребностно-эмоциональную основу поведения. При этом он исходит из представления о том, что способность сохранения особи, потомства, популяции, вида представляет собой необходимое условие развития в смысле овладения средой во все расширяющихся временных масштабах. С этой точки зрения степень адаптации к среде не может быть критерием эволюционного прогресса, сущность которого состоит в постепенном завоевании сфер: гео- и биосферы (физическое их освоение животными и человеком) и ноосферы (интеллектуальное освоение мира человеком).

■ Сложнейшие безусловные рефлексы животных (по П. В. Симонову, 1986)

Витальные	Ролевые (зоосоциальные)	Саморазвития
Пищевой	Половой	Исследовательский
Питьевой	Родительский	Имитационный
Оборонительный	Эмоциональный	Игровой
Регуляция сна — бодрствования	Резонанса, «сопереживания»	Преодоления сопротивления, свободы
Экономии сил	Территориальный	
	Иерархический	

# Удовлетворение витальных потребностей

- Первую самостоятельную группу рефлексов составляют витальные рефлексы, которые обеспечивают сохранение индивидуума и вида. Сюда относятся пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительные (включая рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс экономии сил и многие другие. Определяющими при этом являются два признака:
  - неудовлетворение соответствующей потребности ведет к гибели особи
  - удовлетворение потребности не требует участия другой особи того же вида
- Параметры тех внешних объектов, которые могут удовлетворить соответствующую потребность уже у молодых животных, в большей своей части генетически заданы.

# Пищевое поведение

- ▣ *Стратегии питания* накладывают существенный отпечаток на характер поведения. Наиболее яркое поведение связано с хищническим образом жизни. Например, кошачьи — это животные засадные, которые подстерегают добычу и нападают на нее прыжком, а собачьи преследуют добычу в открытую, догоняют ее, когда она обращается в бегство. Кошки убивают жертву, прокусывая ей затылок, а собаки, схватив жертву в зубы, размахивают ею из стороны в сторону. Насытившись, хищник прекращает поиски пищи и охоту. Характер манипуляций, продельваемых с пищей, может быть весьма разнообразным. Например, калан ложится в воде на спину, кладет себе на грудь плоский камень и вскрывает раковины моллюсков, ударяя ими об этот камень.

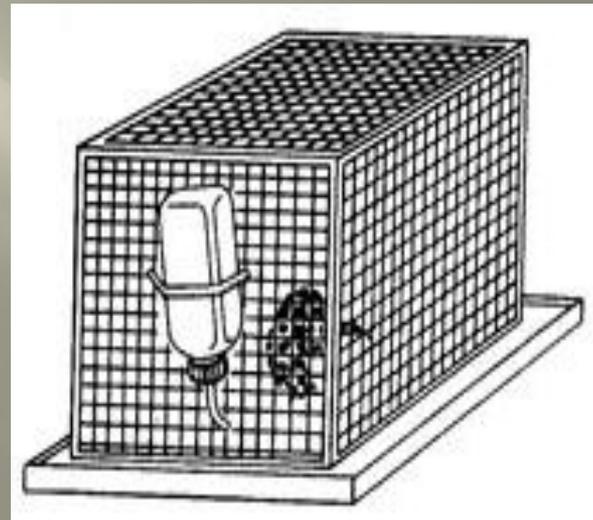


# Оборонительное поведение

- Многие *оборонительные рефлексы* носят врожденный характер, но в своей реализации зависят от конкретных условий. У крысы, загнанной в угол, убежание сменяется агрессивностью. Агрессивные животные переходят к мирному сосуществованию, когда это необходимо для выращивания потомства. Функцию защиты от нападения выполняют и некоторые подстерегающие действия, например звуки, издаваемые гремучей змеей, и агрессивные позы, принимаемые многими млекопитающими.
- У животных *не существует* агрессивности ради агрессивности. В основе активно-наступательного поведения животных лежит либо потребность в самосохранении, либо борьба за самку, за территорию, потомство и др.

# Потребность в экономии сил

- ▣ Особо выделяют в группе витальных инстинктов потребность в экономии сил. Если установить два рычага, нажатие на которые требует разных усилий, но дает одинаковое количество пищи, крысы предпочитают легкий рычаг.



# Удовлетворение социальных потребностей

- Вторую группу поведенческих реакций образуют ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлексы, которые возникают только при взаимодействии с другими особями своего вида.
- Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, территориального поведения, в основе феномена «сопереживания» (*эмоционального резонанса*) и формирования групповой иерархии. При этих формах поведения отдельная особь выступает в качестве брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца (интродера), лидера или ведомого.
- Наиболее простые формы ролевых отношений возникают при взаимодействии половых партнеров.

# Репродуктивное поведение

- Среди факторов, определяющих успешность *репродуктивного поведения*, выделяют в качестве основных следующие:
- для организации полового поведения необходимо, чтобы животное находилось в определенном гормональном состоянии
- необходимо наличие соответствующих внешних стимулов
- необходим индивидуальный опыт общения с особями своего вида, который влияет на реактивность к внешним раздражениям, усовершенствование соответствующих движений, включая готовность к спариванию.

# Поведение ухаживания

- Поведение ухаживания представляет собой сложную последовательность двигательных актов, обеспечивающую большую вероятность успешного спаривания. К. Лоренц (1971) так описал поведение селезней при ухаживании: селезень наклоняет клюв к воде, выгибает тело кверху, при этом он помахивает клювом и испускает громкий свист, сопровождаемый звуком, напоминающим ворчание. Поза «голова вверх — хвост вниз» кроме свиста сопровождается резкими взмахами клювом вверх и вперед, что создает фонтан брызг.

покачивание клюва

4 — свист и урчание  
вверх — хвост вниз»

10 — «вверх-вниз»

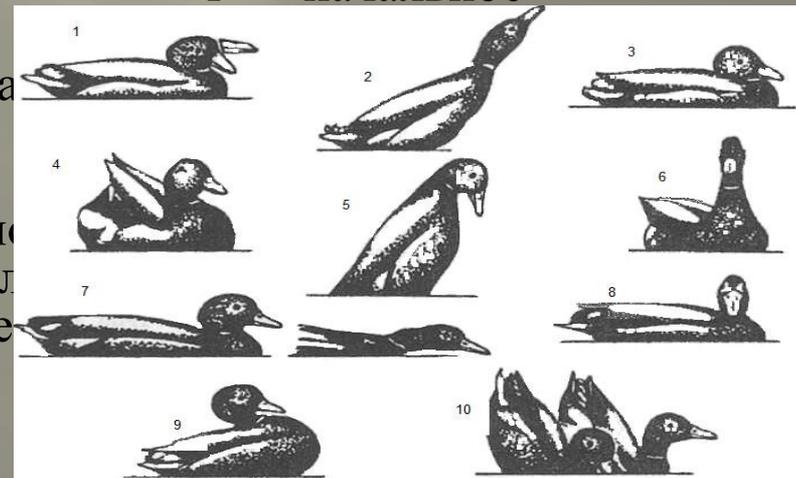
3 — помахива

7 — по

8 — поворот гол

9 — выпячивание

1 — начальное



- Не меньшим разнообразием форм характеризуется поведение ухаживания у млекопитающих. Иногда при этом ритуал ухаживания более сложен у самок, чем у самцов. Ухаживание у дельфинов-афалин состоит в том, что самка покусывает партнера, обнюхивает его, прикасается к нему, поглаживает плавниками, гонится за ним, совершает прыжки и пр.



# Родительское поведение

- Не менее сложен и разнообразен репертуар *родительского поведения*, которое у млекопитающих начинается сразу с завершением родового акта. Забота о потомстве носит *видоспецифический характер*. У домашних кошек, как и у большинства животных, новорожденные котята подвергаются тщательному вылизыванию. Инициатива кормления всегда исходит от матери: кошка ложится около котят и изгибает тело, как бы огораживая их. Котята занимают определенное положение при сосании, и, как правило, каждый из них сосет из одного и того же соска. На следующей стадии взаимного приближения инициатива кормления может исходить как от матери, так и от детенышей. А на третьей стадии уже сами голодные детеныши разыскивают самку, которая нередко стремится при этом убежать и укрыться от них.

- *Забота о потомстве* тесно связана с уровнем социализации. Первые шаги социализации детеныша начинаются в общении с матерью. Особенно ярко это выражается у приматов. Например, у макак-резусов выделяют три стадии материнского поведения:
  - 1) тесный контакт с детенышем и его защита
  - 2) амбивалентность
  - 3) отталкивание
- На первой стадии контакт детеныша с матерью является постоянным. К концу первой недели он понемногу начинает самостоятельно передвигаться. К трем месяцам он покидает самку для игры, поиска пищи, исследования окружающих предметов. К этому времени выраженность реакции ухода за детенышем (чистка шерсти, укачивание, перетаскивание, обнимание, удерживание возле себя) снижается, а частота угроз и наказаний повышается. Детеныш продолжает держаться возле матери в течение нескольких лет, но она с рождением нового детеныша уже не позволяет старшему сосать молоко.

- У изолированных от матери детенышей обезьян характерна поза обхватывания руками своего тела и головы, что является выражением реакции самоконтакта, компенсирующей отсутствие контакта с другой особью. Потребность в социальном контакте, в общении и ласке имеет самостоятельное, генетически предопределенное значение.
- Патогенное влияние внутривидовой изоляции на высшую нервную деятельность щенков и обезьян описал М. М. Хананашвили . Значительное влияние на нормальное развитие животных оказывает их изоляция от матери, но очевидна и огромная роль взаимодействия со сверстниками. Изоляция от сверстников нарушала формирование памяти, а также полового поведения. Такие животные оказались крайне неустойчивыми к информационным нагрузкам, у них под влиянием несложных условно-рефлекторных задач возникало типичное невротическое состояние.

# Общественное поведение

- Любое взаимодействие особей одного вида можно назвать *общественным поведением*.
- Но *истинное сообщество* представляет собой стабильную группу, члены которой поддерживают интенсивную коммуникацию и находятся в некоторых относительно постоянных отношениях друг с другом.
- *Организованные сообщества* животных должны отвечать определенным критериям, среди которых основными являются:
  - 1) сложная система коммуникации между членами сообщества
  - 2) разделение труда, основанное на специализации
  - 3) стремление членов общества держаться в тесной близости друг к другу
  - 4) постоянство состава
  - 5) затруднение доступа особей того же вида, но не являющихся членами данной группы.

- Групповая жизнь животных дает несомненное преимущество: где отдельная особь гибнет, группа выживает. Так, например, существование группами обеспечивает павианам защиту от их извечных врагов — леопардов, когда объединяются несколько взрослых самцов, ни один леопард не может им противостоять.



# Факторы организации сообществ

- Организация многих сообществ позвоночных базируется на двух главных факторах: *доминировании и территориальности.*
- Под *доминированием* большинство биологов понимают утверждение за особью в ее взаимодействии с другими членами сообщества определенного ранга (или роли). Такое иерархическое поведение, обеспечивающее социальную организацию, может оказаться сильнее, чем голод, сексуальность, агрессивность и страх.
- Ярко описывает поведение «господства и подчинения» у обезьян Я. Дембовский, который считает, что доминирование у обезьян распространяется на все виды их поведения.

- Структурной основой объединения у обезьян является семья, состоящая из одного самца-вожака, нескольких половозрелых самок и большого числа подростков. Вожак — самый сильный, наиболее агрессивный, ловкий в драках и, вероятно, наиболее интеллектуально развитый. Доминирование вожака признается беспрекословно остальными членами семьи, которые во всем уступают вожаку. Как правило, появление соперника в семье сопровождается его изгнанием. Знаком покорности подчиненных обезьян является поза «подставления», имеющая символический характер. Чистка шерсти имеет у приматов значение умиротворяющего жеста. Законы субординации распространяются и на других членов стада обезьян.
- Предполагают, что в основе иерархии доминирования лежат важные биологические тенденции. Например, наиболее жизнеспособное потомство следует ожидать от наиболее сильного и здорового самца.

- ▣ *Территориальность* связана с доминированием и также является фактором, определяющим структуру сообщества. В этом отношении территорию можно определить как область, в границах которой ее постоянный обитатель пользуется в отношении доступа к ограниченным ресурсам правом первенства, не принадлежащим ему в других областях. Таким образом, владелец территории в ее пределах пользуется полным доминированием. Границы территории, например у хищных, обозначаются с помощью мечения специальных мест мочой или выделениями особых желез. Если метка свежая, то есть вероятность встречи с хозяином чужой территории велика, группа во избежание неприятностей меняет маршрут. Таким путем возможность встреч разных групп оказывается минимальной, а имеющееся пространство эффективно и совместно используется.
- ▣ *Закон территориальности* имеет и биологическое основание: самка выбирает самца, владеющего «хорошей» территорией, что обеспечит корм их будущему потомству.

- ▣ П. В. Симонов отмечает, что первобытное человеческое сообщество вряд ли представляло собой общество равных и свободных. Изобретение орудий, распределение совместно добытой пищи и другие черты очеловечивания наложились на достаточно сложную и жесткую групповую организацию наших животных предков, качественно ее трансформируя.



# Удовлетворение идеальных потребностей

- Третью группу поведенческих актов именуют безусловными рефлексамии саморазвития. Сюда относятся разнообразные проявления ориентировочно-исследовательского поведения, рефлексии сопротивления (рефлексии свободы, по Павлову) и рефлексии превентивной «вооруженности» — имитационной и игровой. Для рефлексии саморазвития характерны два момента:
  - они не связаны с индивидуальной или видовой адаптацией к существующей в данный момент ситуации, эти *рефлексии обращены к будущему*;
  - эти рефлексии *самостоятельны и невыводимы* из других потребностей живого организма и *несводимы к* другим ранее упомянутым мотивациям.

# Исследовательское поведение

- ▣ *Исследовательское поведение* животных побуждается самостоятельной потребностью в получении информации. Элементарные исследовательские реакции появляются очень рано даже у незрелорождающихся животных — это, например, маятникообразные движения головой, связанные с поиском соска матери. В дальнейшем появляются более сложные ориентировочные реакции — обнюхивание, прислушивание, присматривание и др. Наконец, еще позднее у животного возникают и подлинно исследовательские акты в связи с появлением в окружающей обстановке нового раздражителя: поворот глаз, ушей, головы, приближение к незнакомому предмету (рефлекс «что такое?», по Павлову).

# Ориентировочно-исследовательское поведение

- В комплексе сложнорефлекторных инстинктивных поведенческих актов *ориентировочно-исследовательская деятельность* животного служит поиску и обнаружению биологически значимых сигналов. С ориентировочного рефлекса начинается любой контакт животного с факторами среды. Эти элементарные ориентировочные реакции выполняют роль неспецифического фактора активации мозговой деятельности, настраивающие сенсорные аппараты на более адекватное и полное восприятие соответствующей информации.

# Поисково-исследовательское поведение

- ▣ *Поисково-исследовательские формы поведения* как важнейший этап освоения окружающей среды свидетельствуют о том, что нормальная жизнедеятельность требует непрерывного поступления из внешней среды не только вещества и энергии, но и информации.
- ▣ Такие формы поведения, базируясь на врожденной биологической потребности, мере реализуются благодаря индивидуальному опыту каждого животного. Оно вынуждено самостоятельно выучивать значимые лишь для него внешние сигналы, которые будут для разных особей того же вида весьма различными.

- Регулирование исследовательского поведения тесно связано с механизмами эмоций. Положительные эмоции служат факторами удовлетворения исследовательской потребности, отрицательные — фактором перестройки и управления исследовательским поведением. Само по себе исследовательское поведение может служить базой для выработки на его основе условных инструментальных рефлексов. Например, крысы обучаются выходу из лабиринта для обследования новой территории, а собаки и обезьяны обучаются нажимать на рычаг, открывающий окно в соседнее помещение.
- *Общезначимое значение биологической потребности в информации* доказываем экспериментами, свидетельствующими о драматических последствиях «информационного голода», особенно для развивающегося организма. Воспитание молодых животных в «обедненной» среде, изоляции и в условиях ограничения движений не только приводит к расстройствам их поведения, но и влияет на массу мозга, толщину коркового вещества и уровень метаболических процессов.

# Рефлекс свободы

- ▣ *Рефлекс свободы* - биологическая потребность преодоления какого-либо ограничения свободы. Протопопов создал метод «стимульно - преградной ситуации», при котором на путях к овладению стимулом (например, пищевой приманкой) возникала преграда в виде клетки с запертой дверцей. Животное без всякого предварительного научения осуществляло реакцию преодоления этой преграды: грызет зубами, рвет лапами решетку, протискивается в щели до тех пор, пока не откроет свободный доступ к приманке.
- ▣ В противоположность рефлексу свободы И. П. Павлов предположил существование «прирожденного рефлекса рабской покорности» и отмечал его биологическую значимость для сохранения вида: пассивная поза слабейшего, естественно, ведет к падению агрессивной реакции сильнейшего.

# Самостоятельная группа потребностей

- В самостоятельную группу потребностей, а значит, и поведенческих форм для их удовлетворения выделяют *потребность в приобретении опыта, навыков, умений*, которые потребуются животным в будущей их самостоятельной взрослой жизни. К таким формам поведения относят *подражательное* и *игровое*.



# Подражательное поведение

- ▣ Подражание (имитация) — передача видоспецифического опыта от одного поколения к другому, от одной особи к другой, которая лежит в основе «сигнальной» (не генетической) наследственности.
- ▣ При этом необходимо выделить формы имитации, которые относятся к инстинктивному поведению, когда выполнение видоспецифичных действий одних животных является побуждающим фактором для других.
- ▣ «Когда одно животное из стада, увидев и испугавшись чего-нибудь, бросается бежать, а другие члены стада, не видевшие сами опасности, сразу также бросаются бежать, то мы имеем дело с инстинктивным подражанием... Так называемая паника является примером инстинктивного подражания. Однако такому слепому подражанию неизменно противостоит индивидуально приобретенный опыт.

# Игровое поведение

- ▣ Игровое поведение — совокупность двигательных актов организма, включающее определенные мышечные группы, используемые в дальнейшем взрослым животным в соответствующих жизненных ситуациях — бегстве, борьбе, добыче пищи, размножении и т. д.
- ▣ Многие исследователи полагают, что игровая деятельность является наследственно детерминированным комплексом упражнений, тестирующих и стимулирующих развитие мышечно-опорно-двигательной и нервной систем, а также систем дыхания и кровообращения.

- Это поведение имеет самостоятельные мотивационные механизмы и разнообразие своих проявлений. С общими движениями — ходьбой, бегом, прыжками — игра включает вращательные движения, борьбу. У приматов, и особенно у человекообразных обезьян, игровая деятельность приобретает сложные формы манипулирования с предметами-игрушками.
- В процессе реализации игровой деятельности животное тренирует соответствующие поведенческие стереотипы, обогащается информацией об окружающей среде, практикуется во взаимодействии со сверстниками, которое будет необходимым во взрослой жизни, усваивает нормы группового поведения.



# Формы индивидуального обучения

- Генетически детерминированные формы поведения, отражающие накопленный в генофонде видовой опыт предшествующих поколений, оказываются недостаточными, чтобы обеспечить активное существование особи в изменчивой среде.
- Чем меньше выражен диапазон колебаний факторов среды, тем больше поведение животного может опираться на опыт предшествующих поколений, записанный в его генотипе.
- *И наоборот*, чем больше изменчивость окружающей действительности, тем меньше прагматическая ценность видového опыта, тем в большей мере возрастает необходимость в приобретении собственного, *индивидуального опыта*.

- ▣ *Индивидуальный опыт* приобретается различными путями, в основе которых лежит общая способность живых организмов к *обучению*, которое тесно связано со свойством фиксировать на какой-то срок элементы обучения, то есть он оснащен *памятью*.
- ▣ Обучение — это процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта.
- ▣ *При обучении происходит отбор оптимальных реакций животного*, но сам процесс обучения, скрытый от непосредственного измерения, *может быть оценен только по результатам поведения*. Иными словами, мы оцениваем лишь то, что животные запомнили в результате обучения.

# Классификация форм обучения

Категория	Основные формы
Неассоциативное, облигатное, стимул-зависимое обучение	Суммационная реакция
	Привыкание
	Запечатление (импринтинг)
	Подражание
Ассоциативное, факультативное, эффектзависимое обучение	Классический условный рефлекс
	Инструментальный условный рефлекс (включая обучение по типу проб и ошибок)
Когнитивное обучение	Психонервная деятельность
	Рассудочная деятельность
	Вероятностное прогнозирование

# Основные категории обучения животных:

## ■ Неассоциативное обучение

Молодые организмы обеспечены достаточно стабильным набором внешних стимулов, среди которых им приходится оперировать на самых ранних этапах самостоятельного существования. Обучение в этот период носит *неассоциативный, облигатный* характер, в значительной степени обусловленный набором средовых факторов и не требующий непременно совпадения (ассоциации) внешних сигналов с той или иной целостной деятельностью организма, то есть является стимулзависимым.

## ■ Ассоциативное обучение

На более поздних этапах онтогенеза по мере созревания организма поведение все в большей мере приобретает активный характер. Значительно расширяется спектр внешних факторов, могущих приобретать то или иное сигнальное значение в зависимости от ассоциации их с целостной биологической реакцией организма (*ассоциативное, факультативное обучение*). От относительно пассивного восприятия среды организм переходит к активному процессу формирования собственной среды путем извлечения для себя ее функциональных составляющих, значимых для выполнения тех или иных актов поведения. Обучение в этот период носит *эффектзависимый* характер, то есть определяемый результативностью контакта организма со средой.

## ■ Когнитивное обучение

Высшие формы обучения, свойственные в большей степени взрослым животным с высокоразвитой нервной системой, опираются на свойство формировать функциональную структуру окружающей среды в концептуальном плане, иными словами, формировать целостный образ окружающей среды. Такие формы *когнитивного обучения* основаны на формировании функциональной структуры среды, то есть на извлечении законов связей между отдельными ее компонентами. Естественно, что такие категории обучения базируются на двух предыдущих и должны рассматриваться как продукт их прогрессивного развития в возрастном и филогенетическом плане.

- Иногда весьма затруднительно отнести ту или иную поведенческую адаптацию к определенной категории обучения. Тем не менее богатство и разнообразие форм индивидуального обучения живых организмов может быть ранжировано исходя из эволюционных общебиологических закономерностей

# Неассоциативное обучение

## ■ Суммационная реакция

Феномен суммации в центральной нервной системе известен давно. В основе этого явления лежит *сенсibilизация* — повышение чувствительности нервной ткани к раздражающим агентам и *фасилитация* — облегчение запуска именно данной реакции.

- Наблюдались на простейших и низших беспозвоночных реакции, как будто бы напоминающие условные рефлексы: освоение определенного маршрута передвижения, навыки скопления в определенных местах пространства, различение съедобных продуктов от несъедобных, осуществление защитных двигательных реакций в ответ на прежний индифферентный раздражитель.

- Однако при углубленном анализе стало ясно, что эти навыки обладают всеми свойствами суммационной реакции:
  - 1) они не могут сохраняться длительное время и обречены на исчезновение
  - 2) вызывающие их раздражители не обладают специализированным сигнальным значением
  - 3) после исчезновения они самостоятельно не восстанавливаются
  - 4) их исчезновение - процесс разрушения, а не временного торможения
- Возникнув у одноклеточных организмов, суммационная реакция, основанная на свойствах сенсibiliзации и фасилитации ответных реакций, может быть рассмотрена в качестве одной из форм индивидуального приспособления у примитивных живых существ. Однако в преобразованном, а иногда тщательно замаскированном виде суммационная реакция у высших животных выступает как важнейший элемент более сложных форм индивидуального обучения.

## ■ Привыкание

- В противоположность суммационной реакции привыкание представляет собой такую форму обучения, которая состоит в относительно устойчивом ослаблении реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, не сопровождающегося каким-либо биологически значимым агентом (пищевым, оборонительным, сексуальным и пр.), именуемым обычно подкреплением.
- Явление привыкания весьма широко распространено в животном мире, начиная с одноклеточных организмов. Для столь низкоорганизованных живых форм, как одноклеточные и животные с примитивной нервной системой, единственными механизмами приобретения индивидуального опыта являются суммационная реакция и относительно кратковременное привыкание.

- Повышенная реактивность к одним сигналам со сниженной реактивностью к другим, сохраняющиеся на протяжении относительно короткого промежутка времени, могут выступать в качестве главных механизмов адаптивных изменений индивидуального поведения, полностью зависящего от физико-химических параметров окружающей среды. Поэтому такое поведение можно именовать стимул-зависимым поведением. В некотором смысле привыкание — это подавление реакций, которые оказываются незначимыми в жизни животного. Привыкание рассматривают как простейшую форму обучения, которая может служить основой для развития более сложных форм обучения.
- *Привыкание, присутствующее в самых разнообразных рефлекторных системах, не является утомлением и зависит от специфичности стимула, силы раздражения и состояния организма. Различают кратковременные и долговременные процессы привыкания, которые используются как модель для изучения разных видов памяти.*

- **Ориентировочный рефлекс**
- Наиболее распространенной формой привыкания является *ориентировочный рефлекс*, который при повторении вызвавшего его раздражителя постепенно угашается. Раздражители, которые не имеют для животного прямого биологического значения, постепенно утрачивают ответную реакцию организма. Такая форма поведенческой адаптации, в основе которой лежит научение не отвечать на раздражение, основывается на механизмах привыкания ориентировочного рефлекса.
- Биологическое значение ориентировочной реакции состоит в повышении возбудимости сенсорных систем для наилучшего восприятия действующих на организм раздражений с целью установления их биологического значения. Поэтому основными *факторами* в возникновении ориентировочного рефлекса являются *новизна, неожиданность и значимость раздражителя для организма*.

- В составе ориентировочной реакции выделяют два процесса:
  - 1) начальная реакция тревоги, удивления сопровождается повышением тонуса мышц и фиксированием позы (затаивание), генерализованным изменением электрической активности разных отделов мозга
  - 2) исследовательская реакция внимания, поворот головы, глаз, ориентация рецепторов по направлению к раздражителю
- Эта стадия рассматривается как период анализа раздражителя (включая условные ориентировочные поисковые реакции) и сопровождается более локальными изменениями биоэлектрической активности мозга.
- Исследование динамики ориентировочного рефлекса у человека и животных показало, что он возникает не на сам стимул, а в результате сличения стимула со следом, оставленным в нервной системе предшествующими раздражителями.

- Если стимул и след *совпадают*, то ориентировочная реакция *не возникает*. В том случае, если информация о стимуле и хранящиеся в памяти следы от предшествующих раздражений *не совпадают*, то ориентировочная реакция *возникает* и оказывается тем интенсивнее, чем больше выражено такое рассогласование.
- Следовательно, конфигурация следов, оставленных в нервной системе в результате повторения каких-то раздражителей, фиксируется и система строит «нервную модель» стимула. Отсутствие ориентировочной реакции на повторяющийся стимул свидетельствует о согласовании его нервной модели с импульсом, который направляется в головной мозг.
- Исследования установили тесную связь между сенситизацией и привыканием. В ходе многократного предъявления раздражителей отмечено первоначальное усиление ответов (сенситизация) с последующим их подавлением (привыкание). Предположили, что оба эти процесса обеспечиваются разными нейронными сетями.

## ■ Импринтинг (запечатление)

- Импринтинг — комплекс поведенческих адаптации новорожденного, которые обеспечивают первичную связь между ним и родителями и как бы замыкают цепь преобразований эмбрионального периода, позволяя реализовать новорожденному уже сформированные механизмы восприятия и реагирования.
- К. Лоренц выдвинул оригинальную *теорию импринтинга*. Он считал, что молодые птицы узнают взрослых членов своего вида не инстинктивно, а с помощью импринтирования. Последнее выполняется на основе врожденной способности следовать за движущимся объектом, который попадает в их поле зрения сразу после вылупления.

- К. Лоренц считал, что от истинного ассоциативного обучения импринтинг отличается следующими особенностями:

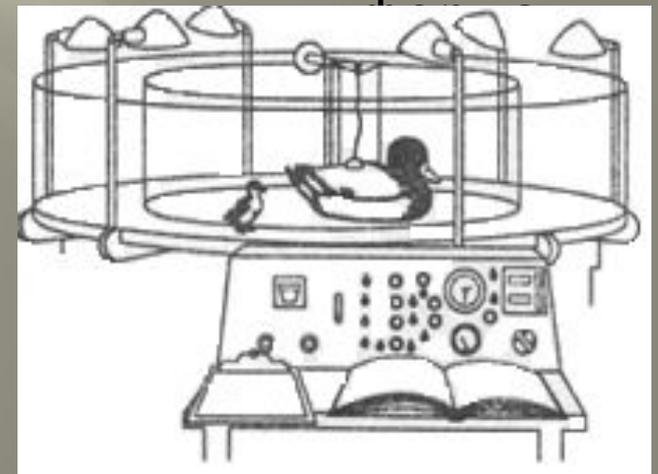
1) он приурочен к ограниченному периоду жизни, именуемому «критическим, или чувствительным, периодом»

2) импринтинг необратим, то есть, возникнув в критический период, он не уничтожается последующим жизненным опытом и сохраняется на всю жизнь;

3) уникальность импринтинга определяется тем, что он происходит в тот период, когда соответствующее (например, половое) поведение еще не развито.

Иными словами, обучение путем импринтирования не требует подкрепления.

- Лоренц понимал импринтинг как форму «супериндивидуального условного рефлекса», при котором запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики жизненно важного объекта.
- Например, поведение в результате импринтирования будет направлено не к конкретной особи, которую воспринимало животное, а к целому классу организмов, к которому принадлежала импринтируемая особь.
- Показана установка для изучения запечатления искусственной фигуры матери. Сохранение приобретенного опыта проверяется по реакции следования утенка за муляжом взрослой утки. Такая обучения называется «запечатление привязанности». Что же касается слуховых раздражений, то предполагают, что их импринтирование может быть еще раньше, то есть до рождения или вылупления.



- Свойством импринтирования обладают многие животные и насекомые, а также новорожденные дети. Причем для выработки предпочтения несущественна длительность экспозиции объекта. Значит, связи, возникающие при запечатлевании, шире, чем реакции следования, которую изучал К. Лоренц. Отсюда становится понятным запоминание животными местности, положения норы, гнезда и других жизненно важных ориентиров.
- Спорным остается вопрос о критическом периоде импринтирования, его продолжительности и факторах, его определяющих. Расширение спектра воздействующих на организм раздражений, возрастание вероятностного характера возникновения той или иной жизненной ситуации увеличивает уровень тревожности организма и побуждает его перейти от облигатных форм обучения к факультативным.

- Неразработанным оказывается вопрос о возможности импринтирования матерью своих детенышей. Например, козы, если их лишить своих детенышей только на 15 мин после родов, принимают и допускают их к себе. При удлинении этого времени до 3,5 ч козы отвергают детенышей. Такая же привязанность отмечена и у овец. Несомненно, что одной из основных функций импринтинга является установление контакта молодых особей с родителями и сородичами, то есть установление социальных отношений между молодыми и другими представителями вида. Этот период первичной социализации у незрелорождающихся животных накладывает отпечаток на всю последующую жизнедеятельность.
- В самостоятельную категорию явлений запечатлевания Лоренц отнес «половое импринтирование». Суть в том, что самец птицы, воспитанной среди особей другого вида, став взрослым, предпочитает в качестве половых партнеров только самок этого вида, но не своего собственного.

- Факт, что импринтинг возникает задолго до созревания соответствующего поведения, подтверждается тем, что проигрывание песни молодым птицам влияет на песню, которую они будут петь спустя месяцы, когда достигнут половозрелости.
- Импринтинг может служить примером долговременной образной памяти, возникшей без биологического подкрепления после одноразового воздействия раздражителя. В проявлениях импринтинга используется взаимодействие индивидуального опыта и врожденных свойств молодого организма к быстрой фиксации его в механизмах памяти.



## ■ Подражание

- В результате имитации (подражания) животное выполняет видотипичные действия путем непосредственного наблюдения за действиями других животных своего вида. Эти последние являются побуждающим фактором для одновременного ухода всех членов стада или стаи от хищника, для собирания пищи, отдыха и т. д. Путем имитационного научения животные на основе общения формируют поведение, которое вполне укладывается в рамки видового стереотипа.
- Особенно это характерно для молодых животных, которые путем имитации родительского поведения обучаются различным проявлениям поведенческого репертуара своего вида. Подобное имитационное научение названо облигатным.
- Неассоциативное обучение обеспечивает жизнедеятельность особи на первых этапах ее самостоятельного существования, а также закладывает основы видоспецифического характера поведения. создает основы для сохранения целостности популяции.

# Ассоциативное обучение

- **Классические условные рефлексы**
- Формы ассоциативного обучения характеризуются совпадением во времени (ассоциацией) какого-либо воспринимаемого индифферентного раздражителя — внешнего или внутреннего — с деятельностью самого живого организма. Биологический смысл такой ассоциации — условного рефлекса — в его сигнальности, то есть в приобретении этим раздражителем роли предупреждающего фактора, сигнализирующего наступление предстоящих событий и подготавливающего организм к взаимодействию с ними.

- И. П. Павлов разработал учение об условных рефлексах в основном на примере рефлекторного слюноотделения. Индифферентный раздражитель сочетался с безусловным агентом, вызывающим слюноотделительный рефлекс. В этом случае возникала такая цепь событий: какой-то посторонний раздражитель—безусловное раздражение ротовой полости при попадании в нее пищи—безусловное слюноотделение. Попадание пищи в ротовую полость именовалось подкреплением. По мере сочетаний этих агентов первый раздражитель приобретал свойство условного сигнала, способного вызывать реакцию слюноотделения. Таким образом, условный сигнал как бы имитировал безусловно-рефлекторную реакцию, лишь сдвинутую во времени.
- Полного тождества безусловной реакции по условному сигналу не возникает. Такие условные рефлексы еще называют условными рефлексами первого типа или *классическими*. С помощью классических условных рефлексов животное *адаптируется* к внешней среде.

- **Инструментальные условные рефлексы**
- В самостоятельную форму ассоциативного обучения объединяют условные рефлексы, которые строятся на основе активной целенаправленной деятельности животного. Последовательность событий зависит не только от внешней сигнализации, но и от поведения самого животного. Например, крыса в экспериментальной камере случайно нажимает лапой на педаль, за что вознаграждается пищей. По мере таких совпадений вырабатывается прочная связь: нажатие на педаль — пища. Затем экспериментатор перед очередным «произвольным» нажатием на педаль включает какой-либо посторонний раздражитель. После нескольких сочетаний всей этой цепи раздражений устанавливается связь: сигнал—нажатие на педаль—пища. В отличие от классических условных рефлексов сам по себе двигательный акт не имеет генетической связи с получением пищи. Эта связь формируется в процессе предварительной тренировки.

- Первоначально дали им *название условные рефлексы второго типа*. Затем их стали называть инструментальными условными рефлексами, *оперантным поведением*. По существу этот вид обучения не отличается от *обучения с помощью проб и ошибок*.
- Сущность инструментальной деятельности заключается в изменении взаимоотношений организма со средой, что происходит либо при изменении его положения в пространстве (локомоторная деятельность), либо при воздействии организма на окружающие предметы (манипуляторная деятельность).
- Одним из распространенных примеров такого обучения является выработка у животных навыков ориентации в лабиринте. Животное помещается в лабиринт, в котором находится пищевая приманка. После неоднократного прохождения лабиринта путем его тщательного исследования животное обучается кратчайшим путем достигать местоположения приманки.



# Когнитивное обучение

- **Образное (психонервное) поведение**
- Бериташвили начиная с 1926 г. изучал поведение животных по разработанному им методу свободного перемещения в экспериментальном манеже. Полученные Бериташвили факты было невозможно объяснить с позиций теории условно-рефлекторного обучения.
- У высших позвоночных животных при первом же восприятии местоположения пищи создается образ или конкретное представление пищи и ее местоположения в данной среде. Этот образ сохраняется, и каждый раз, когда он репродуцируется при восприятии данной среды или какого-либо его компонента, животное производит такое же ориентировочное движение головы, как и при непосредственном восприятии, ведет себя точно так, как при восприятии, то есть идет к месту нищи, обнюхивает его и, если находит пищу, съедает ее. Такое психонервное поведение, направленное образами, стали называть *произвольным* и считал автоматизированным.

■ Бериташвили описывает характерные особенности психонервной деятельности:

1) Психонервная активность интегрирует элементы внешней среды в одно целое переживание, производящее целостный образ. Для этого достаточно, чтобы животное один раз восприняло эту среду.

2) Психонервный комплекс образа легко воспроизводится под влиянием только одного компонента внешней среды или раздражения, напоминающего эту среду.

3) Это воспроизведение может происходить спустя длительное время после начального восприятия жизненно важной ситуации. Иногда образ может удерживаться всю жизнь без повторного его воспроизведения.

4) При такой форме обучения устанавливаются временные нервные связи между нервным субстратом образа и двигательными центрами мозга.

Индивидуально приобретенные реакции, направляемые образами, легко автоматизируются при их повторении.

5) Двигательная активность животных при репродукции образа зависит от условий его формирования, от давности возникновения, его жизненного значения, пространственных признаков ситуации.

6) Психонервная активность высших позвоночных животных преобладает над другими формами обучения и является определяющим фактором поведения.

7) Сознательная деятельность человека подчиняет себе двигательную активность психонервного процесса представления, хотя и протекает в тесном взаимодействии со всеми другими формами поведения.

- Бериташвили полагал, что нервный субстрат образной психической деятельности лежит исключительно в неокортексе.
- Система нейронов, продуцирующая образы жизненно важных объектов, может производить непосредственно только ориентировочную реакцию. Все остальное поведение животного опирается на разные двигательные акты прирожденного и условно-рефлекторного характера в соответствии с образом и окружающей ситуацией. Согласно Бериташвили, образ фиксируется в памяти и извлекается оттуда для удовлетворения господствующей биологической потребности.

■ Основные отличия данной формы психонервного поведения от закономерностей условно-рефлекторной деятельности:

1) В отличие от классических условных рефлексов, которые требуют повторяемости, психонервный образ формируется сразу после одного осуществления индивидуального поведения.

2) Условный рефлекс, не сопровождающийся безусловным подкреплением, осуществляется в течение длительного времени и гаснет постепенно.

Психонервный образ, не сопровождающийся удовлетворением соответствующей биологической потребности, быстро перестает вызывать индивидуально направленное поведение.

3) Если условный рефлекс может образовываться и в отсутствие коры, то целостные представления могут возникнуть только при наличии интактной коры, и прежде всего лобных отделов коры больших полушарий.

4) Условный рефлекс подразумевает формирование временной связи между сенсорными и моторными элементами. Психонервное поведение обусловлено образованием новых действенных нервных кругов из сенсорных корковых нейронов.

5) Психонервная деятельность определяет включение и выключение условных и безусловных рефлексов и последовательность их протекания в данном ряду.

- Существенно, что индивидуальное поведение, первично направляемое психонервным образом, при повторной тренировке автоматизируется и осуществляется по всем закономерностям условно-рефлекторного обучения.

- **Элементарная рассудочная деятельность**
- Элементарная рассудочная деятельность — использование предварительно воспринятой тактики изменений в среде для построения стратегии своего будущего поведения.
- Поведенческие адаптации, с точки зрения Л. В. Крушинского, строятся на трех основных механизмах:
  - 1) инстинктивном механизме
  - 2) механизме обучаемости
  - 3) рассудочной деятельности (разуме)
- Хотя последние способности животных противопоставляются обучению, данную форму индивидуальной адаптации рассматривают в общей системе форм поведения особи.

- В результате интеграции компонентов формируется целостный, поведенческий акт, который можно определить как *унитарную реакцию*. Если на ранних этапах филогенетического развития поведение формируется под влиянием инстинктов, то по мере усложнения нервной системы большую роль начинают играть различные формы обучения. Дальнейшая дифференциация конечного мозга обеспечивает элементарной рассудительности, большую роль в обучении.

- Чем выше уровень элементарной рассудочной деятельности животных, тем пластичнее и адаптивнее любая унитарная реакция и все поведение.



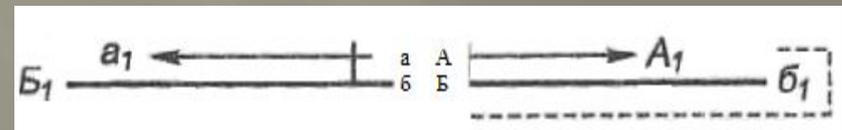
схема взаимосвязи основных элементарных **компонентов**, участвующих в формировании поведенческого акта

- Важнейшая функция рассудочной деятельности состоит в отборе той информации о структурной организации среды, которая необходима для построения программы наиболее адекватного акта поведения в данных условиях.
- Основным экспериментальный подход состоит в следующем:

Животное должно находить кормушку  $A$ , двигающуюся прямолинейно с постоянной скоростью.

Первоначальный отрезок ее движения происходит в поле зрения животного, затем кормушка  $A$  скрывается за преградой. Животное устремляется к месту выхода из непрозрачного коридора кормушки  $A$  с кормом.

$a$  — исходное положение пустой кормушки;  $A$  — кормушки с кормом;  $a_1$  и  $A_1$ , — положение кормушки после их одновременного раздвижения;  $B$ , и  $b$ , — ширма;  $Bb$  — щель в ширме; пунктир — траектория движения животного.



- При этом животное определяет:
- 1) из соотношения с неподвижными точками пространства изменение положения кормушки  $A$ , то есть направление ее движения
- 2) направление движения кормушки  $A$  после ее исчезновения за укрытием
- Таким образом, животное использует *предварительно воспринятую тактику изменений в среде для построения логики своего будущего поведения.*
- Л. В. Крушинский считал, что чем больше размер мозга, а значит и количество нейронов, тем большую информацию об окружающей среде он может получить. Наличие избыточного числа нейронов с разной функциональной активностью позволяет животному улавливать некоторые законы природы.
- В процессе синтеза происходит сличение уловленных в данный момент законов с теми, которые были познаны ранее. В результате сравнения осуществляется выбор *наиболее адекватного* пути решения задачи. Совпадение новой информации с записанной в долговременной памяти облегчает решение задачи.

- **Вероятностное прогнозирование**
- Под вероятностным прогнозированием понимается предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации.
- Способность к вероятностному прогнозированию — результат биологической эволюции в вероятностно организованной среде. Прогнозы живого организма призваны оптимизировать результаты его действия.
- *Степень информированности субъекта зависит от текущей субъективной вероятности достижения результата с учетом наличных средств и оценки проблемной ситуации.* В связи с этим из реальной окружающей среды выделяют среду организма, от которой непосредственно зависит удовлетворение потребностей и достижение целей.

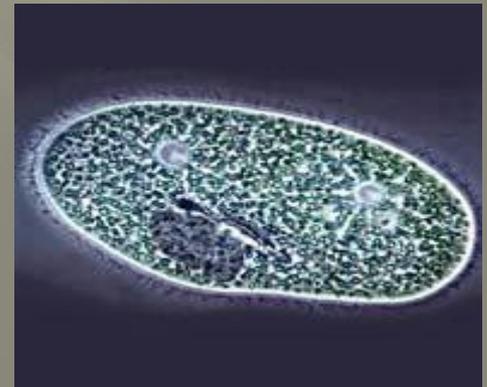
- Человек в своей деятельности непрерывно опираются на вероятностное прогнозирование. Когда человек переходит улицу, он прогнозирует ситуацию на проезжей части. Животные прогнозируют вероятность поиска пищевого объекта.
- Формы вероятностного прогнозирования:
  - 1) Прогнозирование разных форм независимых от субъекта событий. Прогнозирование своих ответных активных действий.
  - 2) Прогнозирование целенаправленных действий не только в соответствии с их частотой в прошлом опыте, но и с их актуальной значимостью и предполагаемым результатом.
  - 3) Поведение в общении с другими организмами предполагает использование гипотез о наиболее вероятных, действиях своих активных партнеров.
  - 4) Прогнозирование действий и целей с учетом собственных энергетических затрат.

# Эволюция форм поведения

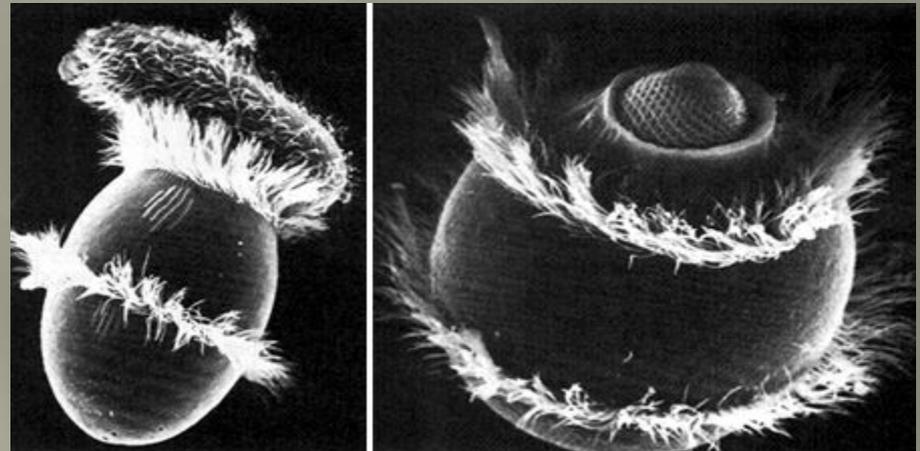
- Основные подходы эволюционной физиологии поведения:
  - 1) сравнительно-физиологический
  - 2) онтогенетический
  - 3) клинический
  - 4) экспериментально-физиологический

# Беспозвоночные

- ▣ Простейшие
- ▣ Простейшим одноклеточным организмам присущи примитивные формы индивидуальных адаптаций, которые сводятся к *суммации* и *привыканию*. Попытки выработать у инфузорий хотя бы очень простые условные рефлексы были безуспешны — все свелось к кратковременной сенсibiliзации. В процессе привыкания наблюдается клеточная перестройка, обеспечивающая индивидуальную модификацию поведения. Такие ультраструктурные перестройки относятся к обратимым пластическим реакциям одноклеточного организма.



- ▣ *Безнервные* одноклеточные животные, обладают совершенно иными механизмами обучения, чем многоклеточные. Модификации поведения инфузорий могут носить совершенно иной характер. Модификации пищевого поведения у хищных инфузорий: путем изменения химических свойств пищи у простейших можно целенаправленно усилить пищевую реакцию за счет адекватной настройки их хеморецепторов на определенный индуктор пищевого поведения. Соответственно, при смене корма происходит перестройка хеморецепторов на индукторные вещества, выделяемые новой жертвой. Такая форма обучения носит избирательный характер и может сохраняться десятки дней.



## ■ Кишечнополостные

- У кишечнополостных появляется хотя и слабо дифференцированная, но организованная нервная система, построенная по диффузному типу. У гидры осуществление суммационного рефлекса одинаково хорошо достигается при любом порядке индифферентного и безусловного раздражений или только при одном из этих раздражений.
- Например, было показано, что у гидры при ограничении направленности движений тела поисковые движения продолжают осуществляться в направлении ранее разрешенного сектора еще длительное время после снятия ограничений.
- Что касается привыкания, то новым его свойством, по сравнению с простейшими, является тренированность от опыта к опыту при интервалах между опытами, сравнимых с временем сохранения следа.



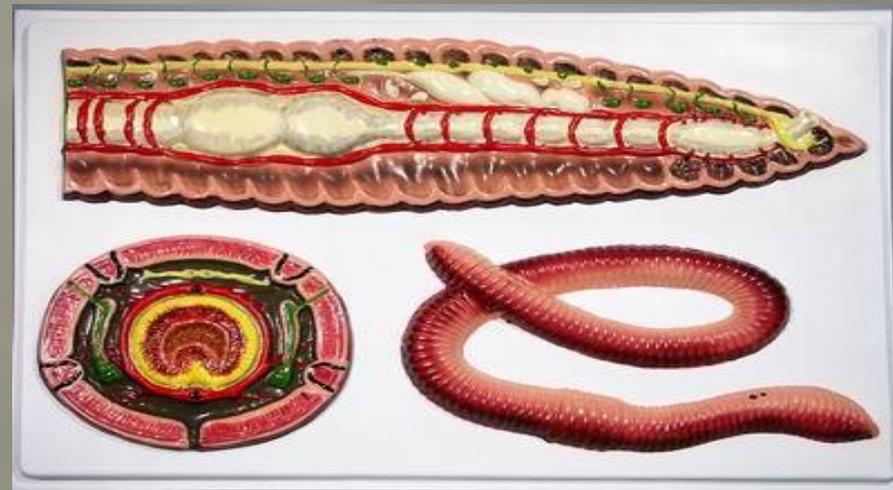
## ■ Плоские черви

- Впервые в эволюции у червей начинается процесс централизации нервной системы и одновременный процесс начальной цефализации. Центральная нервная система построена по принципу *лестницы с двусторонней симметрией и разрастанием объема ганглиев, расположенных в головном конце тела*. Однако у низших червей, типичным представителем которых являются планарии, церебральный ганглий имеет черты весьма примитивной организации: в нем много мышечных клеток и элементов, выполняющих нейросекреторные функции. Примитивный уровень «условных рефлексов» коррелирует с достаточно низкой организацией головного ганглия планарий.

В то же время реакция сенситизации проявляется достаточно отчетливо, хотя и не обладает большой прочностью. Примитивные нестабильные «условные рефлексy» сходны по многим параметрам с суммационными рефлексами.

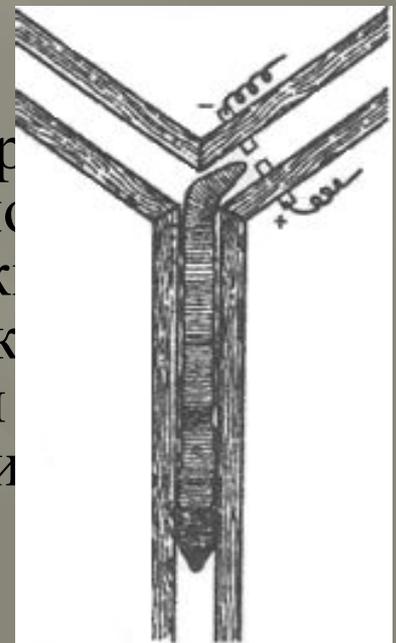


- **Кольчатые черви**
- По-другому у высших (кольчатых) червей, куда относятся и обычные дождевые черви. Наряду с усложнением строения нервной системы, заключающемся в дальнейшем увеличении окологлоточного нервного кольца — предшественника головного мозга, *расширяется разнообразие форм активного поведения этих животных*. Большую группу поведенческих реакций, которые имеют генетическую основу, называют *таксисами*. Например, реакция дождевого червя на условия освещения состоит в том, что он уползает в сторону большего затемнения (отрицательный фототаксис).



- «Условные рефлексы» характеризуются большим несовершенством. Так, дождевых червей обучали поворачивать в Т-образном лабиринте в левый рукав. Без условным раздражением служил удар током в правом рукаве, а условным — сам лабиринт. Условный рефлекс вырабатывался медленно, потребовалось около 400 сочетаний, пока правильных реакций не наступало. Удаление надглоточного ганглия не изменяло динамику обучения, что свидетельствует о незначительной цефализации у этих животных.

- У морских кольчатых червей-полихет специальные ассоциативные центры — грибовидные тела. У полихет показана возможность выработки условных пищевых рефлексов, которые угасали при неподкреплении и самопроизвольно восстанавливались.



## ■ Моллюски

- *Моллюски* характеризуются типом организации нервной системы, получившим наименование *разбросанно-узловой*, при котором проявляется как *дальнейшая централизация* нервных элементов в ограниченное число ганглиев, так и *субординация* с выделением в качестве ведущего органа управления поведением *зрительных долей* «мозга» у головоногих моллюсков. Например, у осьминога зрительные доли выступают как высший интегративный нервный аппарат, связанный со всеми остальными ганглиями.
- Соответственно и поведение представляется чрезвычайно сложным, где врожденные комплексы поведения дополняются богатым индивидуальным опытом. Так, например, у осьминога легко и быстро вырабатывается условно-рефлекторное изменение окраски кожи при сочетании света с механическим кожным раздражением. Наряду с инструментальными пищедобывательными условными рефлексами образуются и дифференцировочное торможение, и условный тормоз.

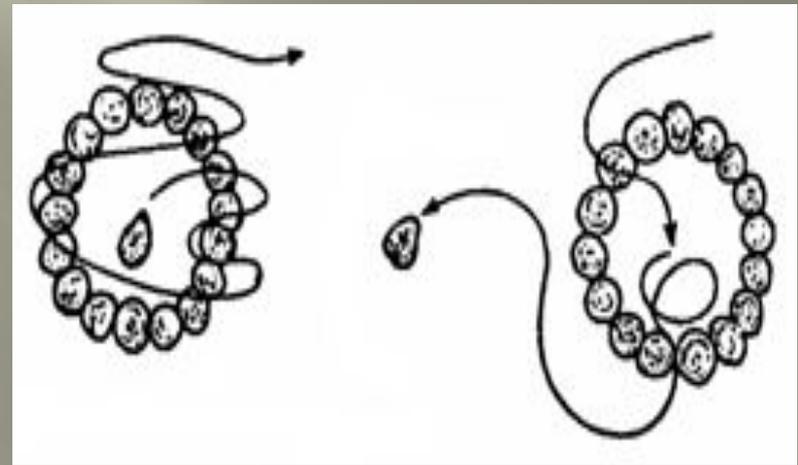
- Сравнительно простая нервная система позволяет изучать внутриклеточные механизмы привыкания, сенситизации, условных рефлексов. Например, при неожиданном стимуле у прудовика возникает рефлекс втягивания тела в раковину, которая накрывает голову.
- При повторном воздействии механического стимула латентный период уменьшается, а амплитуда рефлекса увеличивается — возникает сенситизация, которая может быть растянута на несколько дней. Оказалось, что облегчение может тесно взаимодействовать с привыканием этого же рефлекса. Скорее всего, механизмы привыкания состоят в функциональном изменении синаптических контактов между сенсорным и двигательным нейронами.
- Условные рефлексы у моллюсков (виноградная улитка) вырабатываются относительно легко и служат удобной моделью для изучения элементарных клеточных механизмов обучения и памяти



## ■ Членистоногие

- Поведение *членистоногих* изучалось на представителях ракообразных и насекомых.
- Низшим ракообразным свойственны лишь элементарные формы временных связей при сочетании света с низкой температурой и затемнения — с высокой. Избирательное реагирование сохранялось около одного часа.
- У высших ракообразных (крабы, раки) отмечены весьма сложные формы поведения, и у них вырабатываются прочные положительные и отрицательные условные рефлексы на одиночные и комплексные сигналы, лабиринтные навыки.
- У *насекомых* головные ганглии образуют мощный головной мозг в виде сложно устроенного *надглоточного узла*, состоящего из трех отделов, передний из которых образует высший интегративный отдел, получивший название грибовидных тел. Продолжающаяся цефализация сопровождается значительным усложнением форм поведения.

- Как и у головоногих моллюсков, у насекомых можно образовать истинные условные рефлексы спустя 15-25 сочетаний, они могут подвергаться угашению и самовосстановлению, а также дифференцированию, переделке и пр.
- Самки роющих ос обучались распознавать круг из сосновых шишек, выложенных вокруг входа в норку. После отлета осы кольцо из шишек вокруг норки было перемещено в сторону. Возвратившись, оса ищет несуществующую норку внутри кольца и находит ее лишь после повторных облетов.



- Лобашев, описал интегрирующие свойства мозга, которые ранее были обнаружены лишь у приматов. Медленнее, но и у пчел удалось выработать условные рефлексы на трехчленные цепи зрительных стимулов, которые они воспринимали как единый сигнал после 67-158 сочетаний. У пчел обнаружены все виды внутреннего торможения, которое обеспечивает им высокий уровень аналитико-синтетической деятельности и достаточную пластичность поведения. У пчел допускают существование способности к элементарному обобщению и элементарному абстрагированию, что среди позвоночных присуще только высокоорганизованным млекопитающим.
- Таким образом, среди беспозвоночных формируется несколько форм обучения: привыкание, сенситизация, элементарные и истинные условные рефлексы, возникновение которых связано со значительным усложнением центральной нервной системы-они представляют эволюционное приобретение — ароморфозы.

■ Соотношение морфологических и функциональных ароморфозов

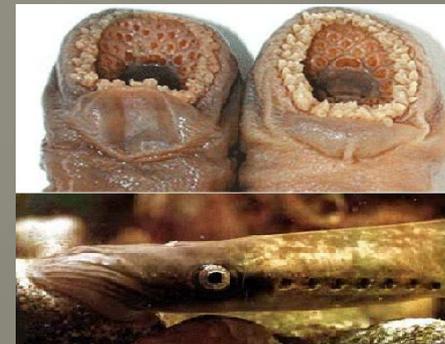
Группы животных	Ароморфозы	
	Морфологический уровень (организация нервной системы)	Функциональный уровень (высшая форма физиологических механизмов поведения)
Простейшие	Донервный уровень	Привыкание, сенситизация
Кишечнополостные	Примитивная диффузная нервная система	Привыкание + тренированность
Плоские черви	Зачатки цефализации	Нестойкие условные рефлексы
Кольчатые черви	Ассоциативный центр мозга - грибковидные тела	Истинные условные рефлексы
Насекомые	Структурно-функциональная дифференцировка головного мозга	Положительные и отрицательные условные рефлексы, инструментальные условные рефлексы, цепные и комплексные условные рефлексы, условные рефлексы на отношения

# Позвоночные

- ▣ Прежде чем анализировать развитие форм обучения у позвоночных, рассмотрим особенностей поведения у самых низших хордовых — бесчерепных и круглоротых.
- ▣ **Бесчерепные**
- ▣ У представителя бесчерепных - ланцетника — центральная нервная система построена по типу *нервной трубки*, характеризуется *эквипотенциальностью*, то есть отсутствием выраженной дифференциации и цефализации, причем специализированные рецепторы еще не развиты.
- ▣ Если производить сочетание слабого условного раздражителя (света) с тем же светом, но большей интенсивности то у этих животных удастся выработать активную избегательную реакцию.



- У бесчерепных намечаются признаки ассоциативного условно-рефлекторного обучения, однако оно протекает по типу повышения возбудимости к условному раздражителю, сходно с суммационными рефлексам.
- **Круглоротые**
- Речных миног — впервые в эволюции формируются основные *рецепторные системы* и в *зачаточном состоянии закладываются все подразделения мозга*. Головной мозг состоит из конечного, промежуточного, среднего и ромбовидного вместе с мозжечком. В результате исследований было выявлено, что у миног вырабатываются оборонительные условные рефлексы после 3-4 сочетаний разномодальных сигналов (свет + электрический ток).
- Хотя у круглоротых ассоциативное обучение носит характер условно-рефлекторной связи, этот тип реакций напоминает суммационные рефлексы.



## ■ Пластинчатожаберные рыбы

- Дифференциация структур переднего мозга недостаточно развита – отражается и на характере условно-рефлекторной деятельности. У акул и скатов условные рефлексы вырабатываются медленно, осуществляются с большим латентным периодом, характеризуются непрочностью.
- Функцию высшего интегративного мозгового аппарата выполняет сильно развитый мозжечок с остальными отделами мозга. Передний мозг в условно-рефлекторной деятельности не участвует.

## ■ Костистые рыбы

- Отличаются *более сложной и дифференцированной организацией головного мозга и сенсорных систем*. У них вырабатываются истинные пищевые и оборонительные условные рефлексы на простые и сложные световые, звуковые, обонятельные сигналы, постоянное и переменное магнитное поле. Костистые рыбы характеризуются всеми формами ассоциативного научения и сенсорного различения. Слабость нервных процессов препятствует образованию внутри- и межсенсорных условных рефлексов.



# Млекопитающие

- Обратимся к филогенетическому дереву, из которого видно, что по мере развития из рептилиеподобных основного ствола млекопитающих от него отходит ветвь современных однопроходных, позже — сумчатых. Стволом же плацентарных млекопитающих являются насекомоядные, от которых произошли приматы, хищные и грызуны. Большая часть отрядов современных млекопитающих — результат *параллельной* эволюции, а не последовательной, к которой можно было бы отнести однопроходных, сумчатых, насекомоядных. В этом ряду и далее — вплоть до высших приматов и гоминид могут быть прослежены эволюционные преобразования мозга и поведения.

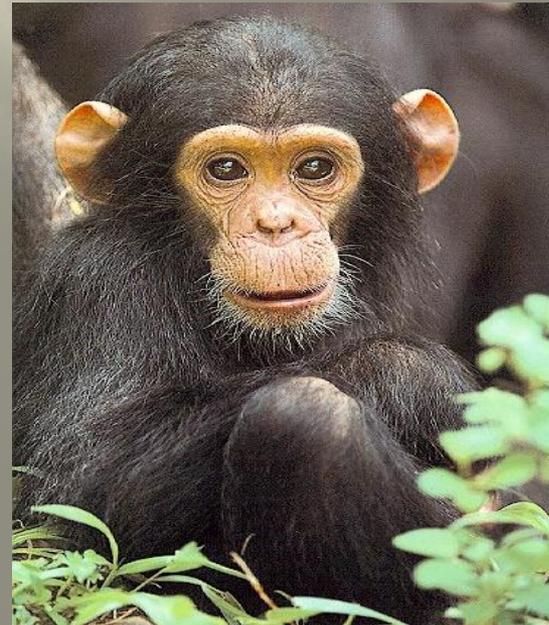


- Филогенетический подход не исключает адаптационного подхода, который основан на изучении ныне живущих форм, обладающих разной степенью адаптации (специализации) в смысле развития мозга и сенсорных систем.
- Такие животные не обязательно должны иметь общую линию эволюции, и выводы, сделанные в результате такого сравнения, будут относиться только к общим принципам адаптации и выживания. Эти исследования углубляют понимание связи между развитием структурных образований мозга и их участием в целостном поведении. Филогенетический и адаптационный подходы дополняют друг друга. Поэтому правомерно говорить о *филогенетической и адаптивной эволюции*.
- Начиная от *насекомоядных* можно проследить начальные этапы формирования всех таламических ядерных образований и проекционных зон неокортекса. У *насекомоядных* (ежей) впервые в филогенезе формируется *ассоциативная таламокортикальная система*, которой присущи черты примитивной организации.

- Сергееву удалось выработать у ежей ассоциативные временные связи возбуждательного и тормозного характера сочетая разномодальные звуковые и зрительные раздражений. И. В. Милюкова установила у ежей с помощью сложных двигательных условных рефлексов различение освещенности, полос разной ориентации, фигур. Такие условные рефлексы вырабатывались быстрее, чем у черепах, и сохранялись в течение 40-50 дней. Научившись новой задаче, ежи не забывали предыдущих навыков, что свидетельствует о большой прочности хранения следов.
- Условные рефлексы на которые вырабатывались с трудом, часто сопровождались невротическими состояниями. В отличие от высших млекопитающих, у ежей слабо развиты ориентировочно-исследовательские реакции, не наблюдается использования метода «проб и ошибок», их нервные процессы характеризуются инертностью. Интегративная роль в общемозговом контроле за сложными формами поведения принадлежит старитарным образованиям.

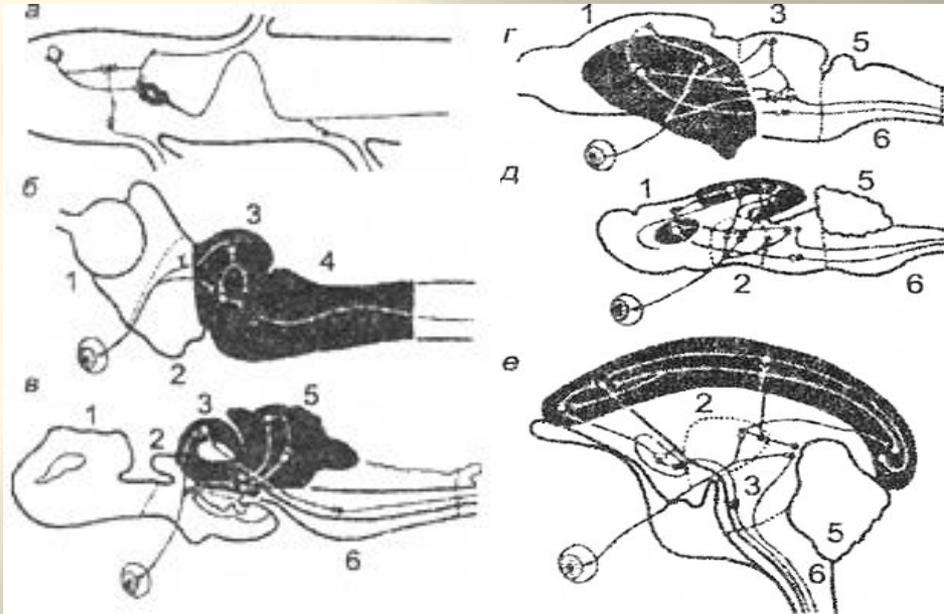
# Приматы

- Важнейшим показателем эволюционного прогресса нервной системы является развитие *неокортекса*, а в нем — *ассоциативных кортикальных полей* и соответствующих ядер *таламуса*. Именно эти структуры мозга достигают у обезьян высокого уровня развития. В самой коре впервые в эволюции формируются *длинные пучки волокон*, связывающие различные области коры между собой. Все это создает предпосылки для выполнения весьма сложных форм поведения.



- Значительное место в жизни обезьян занимает ориентировочно-исследовательская деятельность, которая, по мысли Дембовского, является зачатком будущего интеллекта. Обезьяны способны к формированию самых сложных форм условно-рефлекторной деятельности, связанной с тонким различением зрительных объектов по самым разнообразным признакам. Исследования следовых условных рефлексов выявили прогресс образной памяти. Длительность хранения следов у низших обезьян исчисляется месяцами и годами. *Обезьянам присущи все формы когнитивного обучения: образное поведение, рассудочная деятельность и вероятностное прогнозирование.*
- Все вышесказанное позволило выдвинуть представление о существовании *критических этапов развития* мозгового обеспечения поведения в эволюции позвоночных.

## ■ Этапы развития уровней интеграции в филогенезе ПОЗВОНОЧНЫХ



закрашены высшие интегративные уровни мозга; 1 — конечный мозг; 2 — промежуточный; 3 — средний; 4 — задний; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг. Показаны только зрительные афферентные проекции.

а — бесчерепные (ланцетник), спинальный уровень интеграции, в центре гигантская клетка с аксоном, обеспечивающим нисходящие связи; б — круглоротые (минога), бульбомезэнцефалический уровень интеграции; в — пластиножаберные рыбы (акула), мезэнцефало-церебеллярный уровень интеграции; г — рептилии (черепаха), диэнцефалотелэнцефальный уровень интеграции; л — насекомоядные (еж), стриокортикальный уровень интеграции; е — приматы (обезьяна), неокортикальный уровень интеграции

- ▣ *Первый критический этап* представлен бесчерепными и круглоротыми, характеризующимися еще слабой дифференциацией головного мозга. Так, у ланцетников (бесчерепные) удается выработать лишь суммационные реакции, а у миног (круглоротые) — квазиусловные рефлексы, занимающие промежуточное положение между суммационными и истинными рефлексами.
- ▣ *Второй этап* представлен пластинчатожаберными рыбами (скаты, акулы), структуры таламуса и конечного мозга которых еще недостаточно развиты. У этих животных удалось выработать условные рефлексы, которые были непрочными, сохранялись в течение нескольких суток и характеризовались невысоким уровнем их осуществления. Передний мозг пластиножаберных рыб не принимает участия в организации сложных поведенческих актов.

- ▣ *Третий этап* представлен рептилиями (особенно черепахами), на поверхности конечного мозга которых формируется примитивный неокортекс. Эти животные способны к формированию более сложных форм поведения по сравнению с низшими позвоночными. Однако высшая нервная деятельность черепах отличается слабостью нервных процессов, несовершенством памяти, отсутствием способности к вероятностному прогнозированию. Ведущую роль в интегративной функции мозга у черепах выполняет полосатое тело (стриатум).
- ▣ *Четвертый этап* представлен низшими млекопитающими — насекомоядными. Мозг ежей характеризуется увеличением общей поверхности неокортекса и развитием дорзальных ядер таламуса. Однако четкая дифференциация структур таламуса и коры выражена еще слабо, хотя обнаружено существование примитивной ассоциативной системы.

- ▣ У ежей образуются сложные последовательные цепи двигательных поведенческих актов при зрительном распознавании. Впервые в эволюции позвоночных проявляется, хотя и в слабой форме, свойство вероятностного прогнозирования. Высшая нервная деятельность ежей характеризуется примитивностью: инертностью нервных процессов, трудностью формирования межсенсорных синтезов, слабостью ориентировочно-исследовательских реакций.
- ▣ *Пятый критический этап* представлен приматами, где главной особенностью организации мозга является мощное развитие его ассоциативных систем, объединенных кортико-кортикальными лугами в единую интегративную систему мозга. Таким образом, создаются все предпосылки для формирования более сложных форм поведения, которые оказываются специфически присущими лишь приматам.

# Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян

- Некоторые исследователи считают, что высшие психические функции - примитивное мышление, которым животные могут пользоваться без предварительного научения. Так, В. Келлер после наблюдения за поведением шимпанзе полагал, что высшие психические функции являются выражением изначальных свойств и способностей мозга.
- Павлов, повторив опыты Келлера, пришёл к выводу, что шимпанзе составляет пирамиду из ящиков, чтобы достать гроздь бананов, подвешенных к потолку, на основании перенесения в новую ситуацию старого опыта, на основании проб и ошибок.
- Механизм подражания следует рассматривать как самостоятельную форму поведения или отражения действительности, принцип которой, «животное - другое животное - окружающий мир»



# Предметная и орудийная деятельность антропоидов

- ▣ Предметная деятельность — это неотъемлемая черта сложного поведения всех представителей отряда приматов. Антропоиды обладают способностью к целенаправленному манипулированию с предметами. В процессе этой деятельности они не только используют предмет или при необходимости изменяют его, но способны также сочленить несколько предметов в устойчивую конструкцию. Использование предметов для игры молодыми шимпанзе начинается с 2,5-3-месячного возраста. То же наблюдается и у других антропоидов.
- ▣ Но только в возрасте около 2,5 лет детеныши шимпанзе научались составлять новые конструкции и использовать их для приближения приманки.



- ▣ Наблюдения за поведением шимпанзе, проведенные Фирсовым, дают основание считать, что перед началом каких-либо действий у шимпанзе имеется ближайший план, ради которого они реализуются. Один из примеров. Подростки шимпанзе Лада и Нева, воспользовавшись ошибкой лаборантки, достали связку ключей, забытую ею на столе в 3 м от вольера, и оказались на свободе. Действия обезьян при этом были следующими:

1) отгрызание края столешницы от стола, который уже давно находился в вольере  
2) с помощью получившейся палки подтягивание занавеси и овладение ею  
3) набрасывание как лассо занавеси на стол с ключами и очень осторожное подтягивание связки ключей к вольеру  
4) открывание висячего замка и выход на свободу

- ▣ Этот пример отражает реализацию решения, которое сформировалось как на основе текущей деятельности, и имеющегося у обезьян жизненного опыта. *Обезьяна способна в известной степени предвидеть результаты своих действий.*

- ▣ *Орудийная деятельность* основана на анализе связей между предметами, явлениями и результатами манипулирования с предметами. Целенаправленность поведения с обобщенным использованием предметов внешней среды, с частичным их изменением и составлением из них устойчивых конструкций является наиболее поздним эволюционным приобретением.
- ▣ **Способы общения животных**
- ▣ Учитывая семейно-групповой образ жизни антропоидов, основное внимание уделяется голосовым и жестикуляторным проявлениям. В силу высокоразвитых свойств подражания антропоиды легко усваивают новые звуковые проявления. Своеобразная форма общения шимпанзе с экспериментатором – обезьян приучали возвращать экспериментатору выданные им вовремя опыта жетоны: за возвращение круглого жетона давали обезьяне конфету, квадратного — орех, прямоугольного — компот, шестиугольного — игрушку, за треугольник — ничего не давали. Обезьяны, используя условные «знаки», сигнализировали экспериментатору и друг другу о своей потребности в пище, питье или игрушке.

- Антропоиды обладают способностью к переносу первичного научения для формирования обобщения с отвлечением от конкретных признаков сигнала. Обобщение и абстракция являются результатом чувственного опыта животного, содержат информацию об истории процесса, оценке ситуации, решении, его реализации, результатах комбинаторики старых навыков для нового решения. Поэтому обобщение — функциональный блок систематизированной информации, хранящейся в аппаратах памяти.
- На основе сложных обобщений у древних приматов формировался *знаковый язык* — все формы адаптивного поведения животных и человека, в том числе врожденные коммуникативные сигналы. Это первичный язык. Вторичный язык — довербальные понятия и вербальные понятия (реализуются с помощью речевого аппарата).
- Антропоиды *существуют в сообществах* (семьях, группах, стадах). Действия нескольких особей при этой кооперации объединяются для выполнения какой-либо операции, направленной на достижение полезного результата. Преобладает принцип иерархичности и др.

■ Классификация языков (уровни отражения)

И. П. Павлов	Л. А. Орбели (1949)	Л. А. Фирсов (1947)	
I сигнальная система	I сигнальная система	Дополнительный уровень	Первичный язык
	Промежуточный этап	Стадия «А»: довербальные понятия	Вторичный язык
II сигнальная система	II сигнальная система	Стадия «Б»: вербальные понятия	То же

- Фирсов провёл тест на кооперативное поведение двух обезьян. Возле одной из кормушек находился рычаг, нажатие на который открывало доступ к пище в противоположной кормушке, и наоборот. Кооперативное поведение устанавливается тогда, когда обезьяны по очереди подкрепляют одна другую. Но такое поведение разрушалось, как только проявилось доминирование одной особи и подчиненность другой. В этом случае подчиненная особь в несколько раз чаще нажимала на рычаг, чтобы накормить своего партнера, чем доминирующая.

- Хорошо изучена способность антропоидов к длительному хранению следов. Главной отличительной особенностью шимпанзе является широкое использование образной памяти. Вышеприведенные данные об уровне психического развития антропоидов, включающего подражательную, орудийную, ориентировочно-исследовательскую деятельность, способность к обобщению и абстрагированию сигналов, использованию знаковой системы сигнализации и высокого уровня образной памяти, позволяют сделать заключение, что обезьянообразные, ближайшие предшественники древнейшего человека, обладали не меньшим развитием перечисленных функций.



# Формирование поведения в онтогенезе

- Онтогенез – индивидуальное развитие организма от оплодотворения до смерти.
- Типы онтогенеза:
  - 1) зрелорождающиеся
  - 2) незрелорождающиеся
- Переход от *автоматизированных реакций* к *целенаправленным* происходит постепенно и определяется зрелостью центральной нервной системы. Упреждающий характер развития поведения заключается в готовности ряда систем организма к определенной деятельности еще *до перехода* к самостоятельной жизни.

- ▣ Одни животные уже внутри яйца, во внутриутробной жизни достигают довольно большой зрелости и попадают под влияние внешней среды, родившись или вылупившись из яйца уже вполне сформировавшимися, и им остается только приобретать новые условные рефлексы, а другие рождаются на свет еще не созревшими, еще не все безусловные рефлексы у них возникли и развились, на них действует внешняя среда и устанавливает временные связи с теми реакциями, которые уже имеются или которые только развиваются, в зависимости от этого вся безусловно-рефлекторная деятельность дальше протекает иначе, если бы животное было ограждено от влияния внешней среды.
- ▣ Этот "переплет", который создается между врожденными рефлексами и наслаивающимися на них условными рефлексами показывает их взаимное влияние.

# Формирование пищевого поведения

- ▣ Движения, характерные для пищевого поведения у новорожденных млекопитающих, *стереотипны* и значительно *не зависят* от мотивационных факторов. В то же время специфическая пищевая реакция новорожденных (сосательные движения, слюноотделение) до первого кормления может быть вызвана тепловым воздействием.
- ▣ Большинство исследователей считают, что для *незрелорождающихся* детенышей млекопитающих наиболее общим положительным раздражителем, удерживающим новорожденных около матери и обеспечивающим первый контакт с нею путем пищевых реакций, является теплая поверхность. Иными словами, наиболее рано проявляющейся в онтогенезе врожденной реакцией детенышей млекопитающих является *положительный термотаксис*, который и обеспечивает контакт с матерью в первые минуты жизни.

- У зрелорождающихся детенышей млекопитающих (например, у копытных и хоботных), где из-за передвижения всего стада или молодняка с самками отсутствует постоянная гнездовая территория, наряду с прикосновением к теплой поверхности, которое предшествует первому кормлению, важное место среди врожденных рефлексов занимают ответы на зрительные сигналы: *затемнение над головой*, имитирующее мать, стоящую над детенышем, и *следование за движущимся предметом*. Эти рефлексy хорошо проявляются на 1-2-й день жизни. Но если кормление происходит из рожка без затемнения над головой или затемнение не подкрепляется пищей, то в течение первых трех дней положительная пищевая реакция на этот сигнал исчезает.



- ▣ Формирование пищевых реакций не завершается к моменту первого кормления, а продолжается в направлении постепенного усложнения. Этот процесс облигатного обучения зависит от *критических периодов* постнатального онтогенеза. У кошек выделяют 4 таких периода: первый — от рождения до 7-9 дней, то есть до момента открывания глаз и наружных слуховых проходов. Второй длится около 20 дней и заканчивается к месячному возрасту. Оба эти периода иногда объединяют в один — ранний постнатальный. Третий период — до 9-11 - недельного возраста и четвертый — завершается к 7 мес. постнатального развития:
- ▣ 1) Животные первого возрастного периода с недоразвитыми системами зрительного и слухового восприятия ориентируются главным образом с помощью кожно-температурной и обонятельной чувствительности. По термотактильным и обонятельным раздражениям котенок способен различать признаки «своей» и «чужой» гнездовой территории. Комплекс таких реакций обозначают как *хоминговую ориентацию* детенышей.

- 2) Во второй период начинают формироваться координированные и довольно быстрые движения глазных яблок и ушных раковин в сторону источника раздражения. Локомоторный аппарат и все сенсорные системы развиваются весьма активно. Мать, а затем и котята все чаще покидают гнездо. Именно в этом периоде кошка впервые начинает издавать призывные материнские сигналы, в ответ на которые котенок к ней приближается.
- Зрительный контроль расположения гнезда, матери и других членов семьи отчетливо проявляется у котят лишь к месячному возрасту. *Хоминговая реакция* при этом заменяется *ориентировочно-исследовательскими и игровыми формами поведения*.
- 3) Инициатива кормления все больше начинает зависеть от детенышей. Причем мать продолжает активно реагировать на призывные крики детенышей и обеспечивает непрерывный двусторонний контакт с ними. В этом периоде у котят впервые начинает проявляться хищничество.

- Способность к хищничеству развивается только в третьем периоде жизни. Мать все чаще покидает детенышей, даже отталкивает и избегает их. Периоды кормления становятся менее продолжительными. Интенсивно развивается ориентировочно-исследовательское поведение. Игра способствует освоению окружающей территории, отрабатывает и тренирует элементы будущих взрослых форм поведения, способствуя накоплению необходимого опыта в сенсорном и моторном планах - это свойство присуще только высшим млекопитающим. У них в этом периоде совершенствуется способность фиксации внимания, появляется реакция слежения, наблюдения за действием матери. Возникают первые попытки самостоятельного преследования добычи и ее умерщвления.

- ▣ Четвертый период — полового созревания у кошек заканчивается в 7-9 мес. постнатального онтогенеза. Доля игровых компонентов в поведении уменьшается. Хищническое поведение совершенствуется, стереотипизируется. Условно-рефлекторная деятельность становится сложной и разнообразной. Непосредственное преследование добычи сменяется более сложными формами поведения, включающими элементы вероятностного прогнозирования. К концу этого периода молодые котята могут самостоятельно *охотиться и защитить себя*, и семья распадается.



# Взаимоотношения детенышей и родителей

- Материнская забота о потомстве может быть определена как *многоактное поведение*, в котором объединены врожденные и индивидуально приобретенные компоненты. Формы заботы о потомстве у разных отрядов и семейств млекопитающих различны. Наибольшей выраженности среди незрелорождающихся млекопитающих забота о потомстве достигает у обезьян. Детеныш сразу после появления на свет повисает на шее матери, и она практически не расстается с ним 15-20 дней. Такому тесному контакту способствует *положительный термотаксис* детенышей и свойственные им *хватательный и сосательный рефлексы*. Начиная с недельного возраста хватательный рефлекс ослабевает, активизируется исследовательская деятельность. Большую роль в организации материнского поведения, особенно у человекообразных обезьян, играют голосовые реакции детеныша, одни из которых свидетельствуют о его состоянии, другие — об угрозе нападения, что заставляет мать немедленно мобилизоваться для защиты детеныша.

- ▣ У большинства копытных, живущих стадами первые 3-4 ч являются чувствительным периодом для детеныша и матери, во время которого устанавливается тесная связь между ними по принципу импринтинга. Если в течение критического периода формирования общения детеныш не имеет возможности установить связи с особями своего вида, впоследствии он может оказаться неспособным к общению с себе подобными.
- ▣ Формирование первичных коммуникативных связей устанавливается и путем «обратного запечатлевания» детенышей их родителями. При этом существенную роль играют акустические сигналы детенышей. Если в течение 3-4 ч после рождения изолировать мать от детеныша, она не сможет отличить его от других. С другой стороны, в период запечатления самки легко принимают и начинают вскармливать чужих детенышей. *Фактор общения со сверстниками важен.* У животных, выращенных в частичной внутривидовой изоляции, значительно страдает способность фиксировать следы в краткосрочной памяти, нарушается способность удержания в долгосрочной памяти нескольких систем условных рефлексов.

# Теория диссолюции

- Диссолюция — теория, основанная на законе рекапитуляции: многие поведенческие акты закладываются уже в эмбриональном периоде, но достигают полного развития в разные периоды постнатального онтогенеза.
- Орбели считал, что сопоставление филогенеза с онтогенезом (*закон рекапитуляции*) должно быть весьма продуктивным, т.к. раскрывает картину формирования рефлекторной деятельности: как возникают, наслаиваются друг на друга, переплетаются друг с другом, взаимодействуют, а иногда подавляют один другого различные рефлекторные акты.
- Справедливость теории подтверждается экспериментальной физиологией: выключение более молодых мозговых образований позволяет выявить обычно маскируемые автоматизированные рефлекторные акты. Способность к имитации может быть присуща как облигатным, так и факультативным формам обучения и наиболее ярко выражена в определенный период раннего онтогенеза, а затем она не проявляется в такой степени, маскируясь множественными формами индивидуальных адаптации.

- Однако удаление у взрослой собаки лобных долей коры мозга превращает ее в автоматического имитатора, пассивно следующего за экспериментатором и повторяющего действия другой здоровой собаки.
- Анохин разработал систему представлений о функциональных системах, считал, что весь процесс отражения внешнего мира живыми организмами, закрепленный в филогенезе наследственными факторами, находит свое выражение в развитии зародышей человека и млекопитающих. В периоде эмбриональной жизни происходит развитие именно тех функциональных систем, которые необходимы для осуществления жизненно важных функций новорожденного, приспособляющих его к внешней среде. Эта «подготовка» функциональных систем к экологии данного организма достигается *гетерохронным* и *избирательным* созреванием центральных и периферических структур, обеспечивающих животному приспособление функции к моменту его перехода в новую внешнюю среду. Такому созреванию различных структур зародыша предшествует гетерохронное и избирательное развитие мозговых структур.

# Системогенез

- Системогенез — организующаяся система поведенческих актов, которая может функционировать прежде, чем она достигнет окончательного оформления. Для каждого вида животного характерен свой своеобразный системогенез как проявление опережающего отражения действительности.
- Например, только что вылупившиеся птенцы грача отвечают раскрытием клюва на звук «кар-р» и на движение воздуха. Оба эти фактора предшествуют приему пищи в естественных условиях жизни. Оказалось, что к моменту вылупления птенцов в их слуховом аппарате созрели лишь те рецепторные элементы, которые способны воспринимать звук «кар-р». У других птиц-дуплянок эффективным стимулом раскрытия клюва оказалось затемнение дупла, когда мать, прилетающая с кормом, закрывает собой единственное отверстие, через которое поступает свет. Было установлено, что к моменту вылупления созрели те нейронные структуры мозга, которые обеспечивают восприятие перепада освещенности и переключают возбуждение на двигательные пути, управляющие раскрытием клюва.

# Элементы адаптивного поведения в онтогенезе

- Первыми реакциями, проявляющимися на начальном этапе становления функции, являются таксисы. *Таксисы считаются врожденными, генетически фиксированными реакциями, проявляющимися в ответ на ключевые раздражители, которые и определяют вектор протекания реакции.* В дальнейшем они вступают в тесные сочетания с индивидуальным опытом животного.
- Другим врожденным компонентом поведения являются безусловные рефлексы, обеспечивающие элементарный сенсомоторный уровень реагирования, способствующий подготовке висцеральных систем и скелетной мускулатуры к осуществлению определенных функций. Наличием таких врожденных компонентов поведения обеспечивается предварительная готовность к контакту со значимыми для выживания элементами среды, «врожденное узнавание» этих раздражителей.
- Облигатное обучение может осуществляться путем импринтинга и играет большую роль в становлении многих форм поведения.

- На начальных этапах формирования поведенческих адаптации проявляется ряд стереотипных двигательных актов — комплексы фиксированных действий. Выполнение этих действий автоматизировано, но в ходе онтогенеза происходит уточнение, дифференцировка «узнавания» тех раздражителей, которые будут запускать сложные инстинктивные акты. Совершенствование взаимосвязи стимула и реакции происходит путем облигатного и факультативного обучения. Особенностью облигатного обучения является его приуроченность к определенным сенситивным (критическим) периодам онтогенеза. Эти периоды приурочены к самым начальным этапам формирования функции и являются непродолжительными.
- Формирование *видового стереотипа поведения* может происходить и путем *подражания (имитации)*. Молодые животные путем подражания учатся выполнять некоторые жизненно необходимые действия обычного поведенческого репертуара своего вида. Имитация может осуществляться и в процессе факультативного обучения, идентифицирующего поведение в связи со случайными, преходящими факторами среды.

- Путем факультативного научения в онтогенезе приобретаются сложные инструментальные условные рефлексы. При этом у молодого животного-зрителя вырабатывается определенный навык в результате одного лишь созерцания действий другой особи, направленных на решение задачи.
- Одним из средств приобретения индивидуального опыта в разные периоды онтогенеза являются формы ассоциативного обучения — классические и инструментальные условные рефлексы.
- Развитие условно-рефлекторной деятельности на основе созревания мозговых систем и метаболических процессов в организме в постнатальном онтогенезе.

- ▣ Образцова в исследованиях на собаках выделяет период от рождения до 2,5-3 недель, в котором преобладают безусловные рефлексы и рефлексы на натуральные сигналы.
- ▣ В период от 3 до 6 недель появляются и упрочиваются условно-рефлекторные связи со всех сенсорных систем.
- ▣ В период от 6 до 12 недель жизни отмечена наибольшая скорость образования условных рефлексов, их широкая генерализация в сенсорном и моторном звеньях. В период от 6 месяцев и старше условно-рефлекторная деятельность приобретает выраженные индивидуальные особенности. У взрослых особей отчетливо проявляются формы образного поведения, экстраполяции и особенно вероятностного прогнозирования, что коррелирует с высоким уровнем развития интегративных систем мозга.