

Этология (К. Лоренц, Н. Тинберген)

Этология (от греч. *ethos* – нравы, характер) сформировалась в 1930-ые гг. на базе полевой зоопсихологии и эволюционной теории как наука о сравнительном описании поведения особи в естественной для данного вида среде обитания

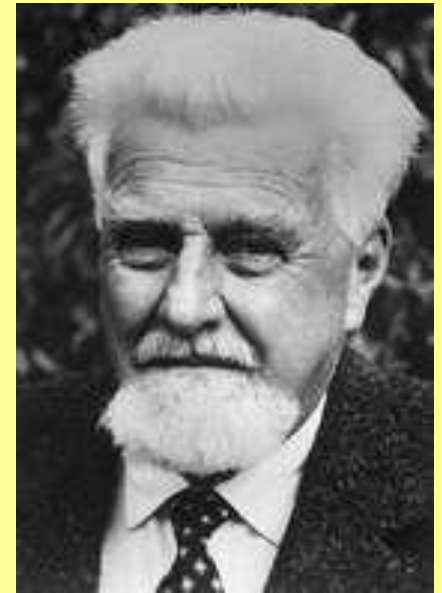


Конрад Лоренц

- Выдающийся австрийский учёный, один из основоположников этологии - науки о поведении животных, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине (1973, совместно с Карлом фон Фришем и Николасом Тинбергеном) «за открытия, связанные с созданием и установлением моделей индивидуального и группового поведения животных».

- **Наиболее известные работы:**

«Кольцо царя Соломона»
«Человек находит друга»
«Агрессия»

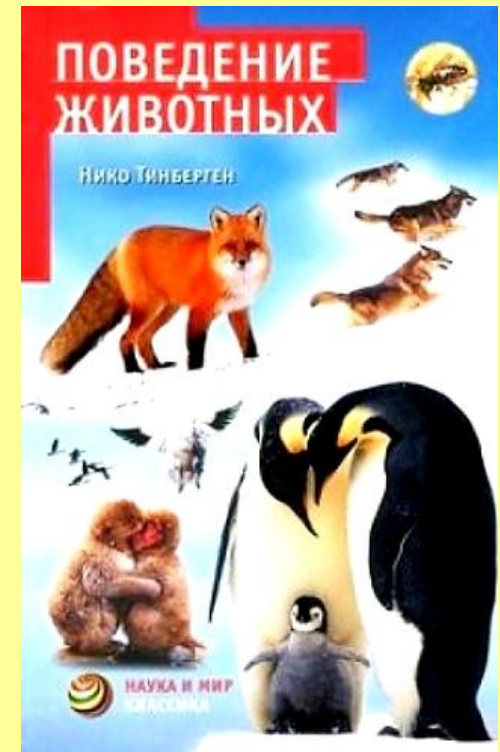
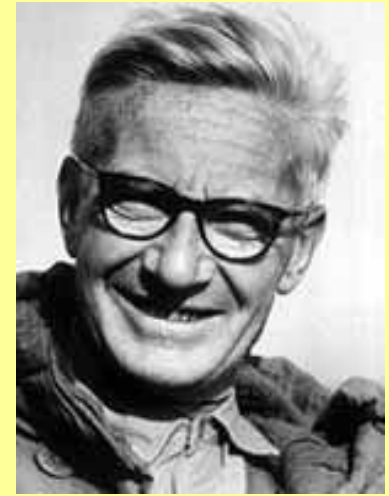


(1903–1989)



Николаас Тинберген

- Нидерландский этолог и орнитолог, один из основоположников этологии, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине (1973)
- Известный популязатор науки о поведении животных (в России популярностью пользовалась его научно-популярная книга «Осы, птицы, люди»).
- Разработал иерархическую модель инстинктивного акта



Основные вопросы этологии

В книге «Изучение инстинкта» (1951) Н. Тинберген впервые обозначил 4 главные проблемы этологии:

1. Механизмы, причины поведения
2. Развитие поведения в онтогенезе
3. Эволюционное развитие поведения
4. Биологические, приспособительные функции поведения

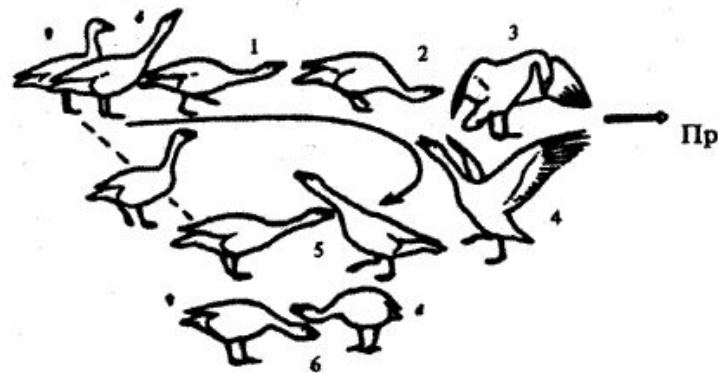
Основные компоненты парадигмы классической этологии

1. **Морфологический подход к поведению** – изучение поведения по аналогии с изучением телесных морфологических структур; нахождение базовых единиц поведения (фиксированные способы действий)

Мотивационный анализ



триумфальная церемония



поза тревоги



решительное наступление



угроза на расстоянии



сильный конфликт между агрессивностью и страхом



слабый конфликт между агрессивностью и страхом



оборона



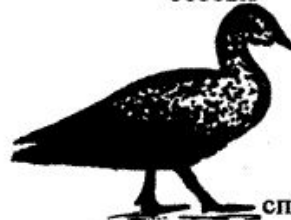
поза подчинения



нерешительность при сближении с другой особью



приближение к потенциальному партнеру



серый гусь в спокойном состоянии

Основные компоненты парадигмы классической этологии

2. Методологические установки:

- Объективизм
- Применение методов морфологии
- Длительное наблюдение за видоспецифичным поведением и описание всего его репертуара (создание этограммы) у изучаемого животного
- Сравнительный метод (сравнение близких животных)
- Акцент на изучении диких видов

Основные компоненты парадигмы классической этологии

3. Методы исследования

3 варианта исследований:

- в природных условиях
- в искусственных условиях, воспроизводящих естественные условия
- в лабораторных условиях

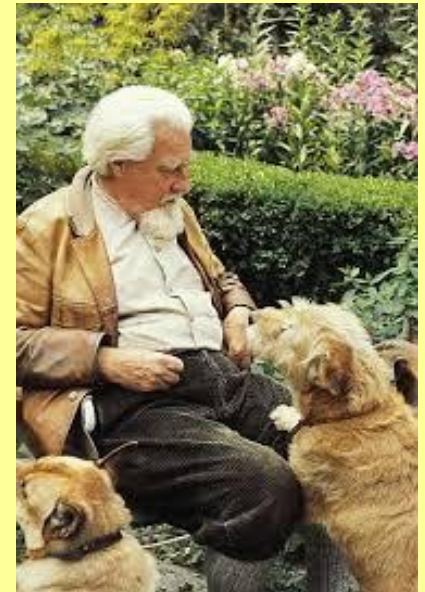
Методы:

- Этологическое наблюдение («чистое», «непредвзятое»)
- Описание поведения (на основе кино- и фотосъёмки, рисунков, схем и записей)
- Эксперимент (предпочтение естественному, но лабораторные также использовались с приближением к естественным условиям и разнообразием методик)
- Метод эвристического моделирования

Основные компоненты парадигмы классической этологии

4. Эмоциональное отношение к животным как ценностный элемент парадигмы

- Ярко выраженное эмоциональное отношение к животным, эмоциональная вовлеченность, эмпатия вплоть до перевоплощения



Классификация основных форм поведения Л.В. Крушинского (1986)

- На основе наследственно обусловленной программы, не требуют обучения (врожденные, инстинктивные)
- На основе программы, которая постепенно формируется в процессе приобретения индивидуального опыта – различные формы привыкания и обучения
- На основе экстренного принятия решения в новой ситуации без обучения и наследственной программы (элементарная рассудочная деятельность, мышление)

Модели поведения в классической этологии

- ***Врожденное (унаследованное) поведение:*** ориентировочные реакции (таксисы) и «инстинктивные действия» («наследственные координации» и «комплексы фиксированных действий»)
- ***Приобретенное поведение*** – все виды поведения, формирующиеся в результате обучения (от простых условных рефлексов до инсайта, а также импринтинг)

Модели (формы поведения)

Врожденное

- Связано с наследственностью
- Не требует предварительного обучения
- Выполняется одинаково всеми представителями вида
- Соответствует телесной организации
- Приспособлено к естественным условиям жизни вида
- Независимо от конкретных условий и их изменений

Приобретенное

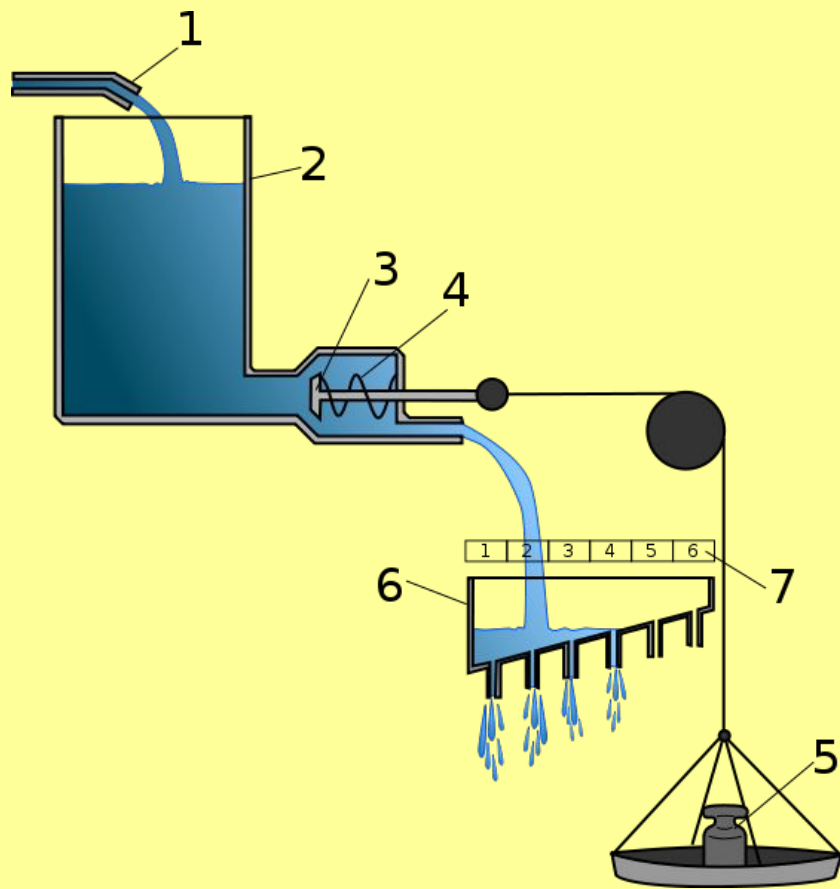
- Приобретено в индивидуальной жизни, основано на опыте
- Требует опыта
- Выполняется различно, на основе опыта
- Хотя и связано со строением органов, но не обусловлено им
- Приспособлено к условиям жизни индивида
- Ситуативно обусловлено

Модель инстинктивного акта К. Лоренца

В основе:

- Представление Я. фон Иксюлля об «умвельте» – специфическом мире восприятия животных
- Представление Я. фон Иксюлля о функциональном цикле
- Представления У. Крейга о спонтанной природе инстинктивного акта и изменчивости инстинктивных реакций на одни и те же стимулы, о фазах инстинкта
- Нейрофизиологические исследования Э. фон Хольста
- Представления У. Мак-Дугалла

Психогидравлическая модель инстинктивного акта К.Лоренца



- 1 – кран – символизирует эндогенную генерацию специфической энергии действия
- 2 – резервуар, накопленное на данный момент количество энергии
- 3 – конический клапан, разрешающий механизм
- 4 – пружина, ингибирующая функция высших центров
- 5 – чашка весов, сенсорный отдел разрешающего механизма, груз на который соответствует интенсивности стимуляции
- 6 – лоток со шкалой интенсивности реакции

Понятие ключевых раздражителей (релизеров)

Снятие блокировки в нервной системе для запуска специфических реакций

К. Лоренц «врожденная схема реагирования»

В настоящее время более распространен предложенный английскими этологами термин "врожденный разрешающий механизм" (innate releasing mechanism).

Аналогия: ключ (пусковой стимул) и замок (врожденный разрешающий механизм, который снимает торможение с центров, обеспечивающих соответствующую реакцию).

В ответ – «наследственные координации» (Лоренц), комплексы фиксированных действий (КФД) (Тинберген)

Виды ключевых раздражителей

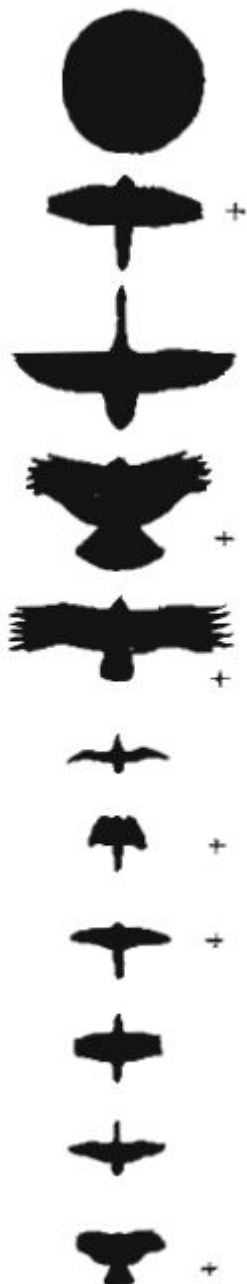
- 1) Химические (разнообразные феромоны, половые аттрактанты).
- 2) Акустические (разнообразные, но строго фиксированные крики, "песни") и вибрационные.
- 3) Тактильные (специфические прикосновения к определённым частям тела).
- 4) Визуальные (специфические видовые элементы окраса и разметки, видовые морфологические признаки - хохолки, гребни, наросты, общие контуры тела и размеры; видоспецифические телодвижения и позы - позы устрашения, подчинения, ритуалы приветствия и ухаживания).
- 5) Комплексы движений (брачные демонстрации, позы угрозы и подчинения, приветственные ритуалы и пр.)
- 6) Определенные факторы среды (особенно для размножения)

Релизеры

Эксперимент Н.Тинбергена и К.Лоренца по выявлению ключевых стимулов визуального порядка - реакция цыплят домашней курицы на макет летящей птицы.

+ - врождённая оборонительная реакция, т.к. макет визуально автоматически воспринимался как силуэт хищной птицы, например, сокола, ястреба и т.д., у которых по обыкновению голова и шея короткие, а хвост длинный.

В обратную сторону – силуэт гуся или лебедя, нет опасности



Релизеры

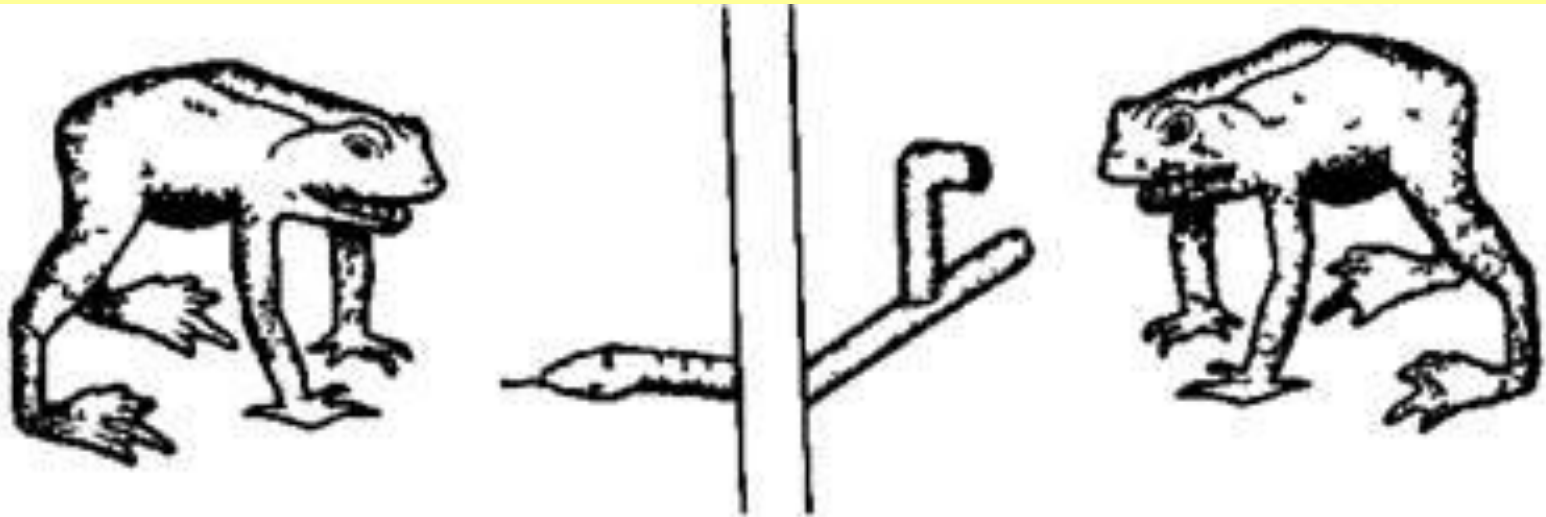


Рис 3 6 Видоспецифическая оборонительная реакция лягушки на угрожающие стимулы слева — на ключевой стимул (змея), справа — на имитацию ключевого стимула (изогнутая трубка)

Релизеры

Рис. 3.9. Кулик-сорока пытается закатить в гнездо гигантское яйцо. Этот "сверхнормальный" стимул птица предпочитает меньшему по размеру собственному яйцу



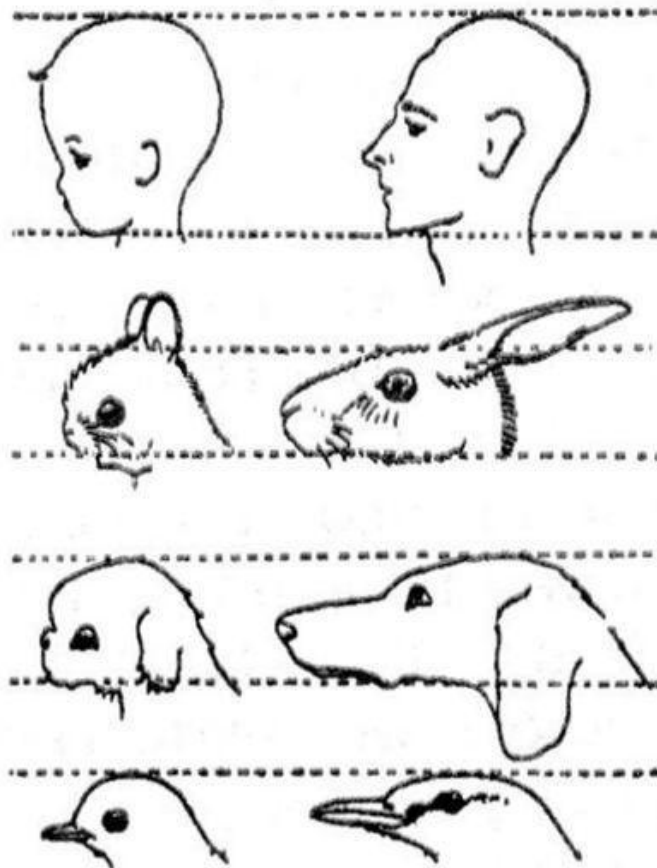
Сверхстимул или суперстимул

Закон суммации: с увеличением параметров релизеров пропорционально усиливается инстинктивная реакция

Супероптимальная реакция (ошибки животных)

Релизеры





"Детский облик" детенышей животных и детей содержит ключевые стимулы, воздействующие на эмоциональную окраску восприятия у человека



MyShared

Иерархическая модель инстинктивного акта Н. Тинбергена

- В основе лежит представление о наличии функциональных центров, отвечающих за реализацию инстинктивного поведения.
- Инстинкт, по Тинбергену, представляет собой завершённую иерархическую организацию поведенческих актов, реагирующую на определённый раздражитель чётко координированным комплексом действий.
- Последовательное выполнение простых двигательных актов обеспечивается благодаря наличию иерархии контролирующих их центров.

Иерархическая модель инстинктивного акта Н. Тинбергена

- Согласно представлениям Тинбергена, изменение возбудимости центров под влиянием внешних и внутренних воздействий происходит в определенной последовательности.
- Под действием внутренних и внешних факторов усиливается возбуждение центра, отвечающего за appetentное поведение (поисковая фаза), в результате животное начинает активный поиск раздражителей (например, пищи). После того как стимул (пища) будет найден, снимается блок с центра, стоящего на более низком уровне иерархии и контролирующего осуществление завершающей фазы (акт поедания пищи), т.е. происходит его «разрядка».

Схема иерархии центров, управляющих поведением самца колюшки в период размножения (Н. Тинберген)

- Высший центр репродуктивного поведения самца активизируется увеличенной длиной дня, гормональными и другими факторами. Импульсы из этого центра снимают блок с центра поискового поведения. Разрядка этого центра выражается в поисках условий для постройки гнезда.
- Когда такие условия (подходящая территория, температура, необходимый грунт, мелководье, растительность) найдены, происходит разрядка центров следующего уровня иерархии и благодаря этому становится возможной постройка гнезда.
- Если на территорию данного самца проникает соперник, то возбудимость центра агрессивного поведения повышается. Результат этого центра агрессивного поведения - преследования и драки с самцом-соперником.
- Наконец, при появлении самки повышается возбудимость центра полового поведения и начинается ухаживание за самкой - комплекс фиксированных действий.

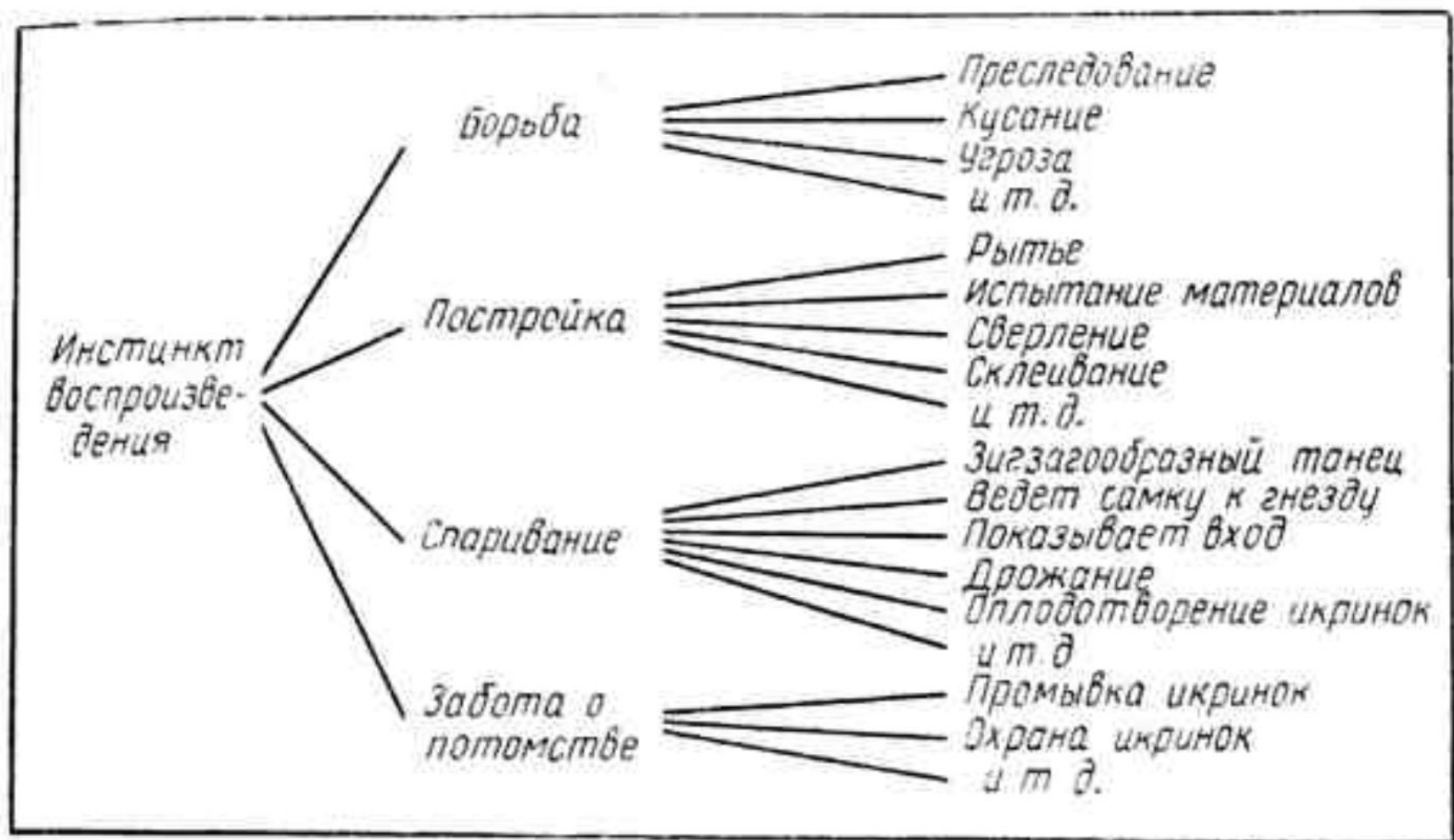


Рис. 6. Схема иерархической организации полового инстинкта трехиглой колюшки (самца) (по Tinbergen, 1952)

Инстинктивное поведение

Инстинкт – это совокупность двигательных актов и сложных форм поведения, свойственных животным данного вида, возникающих на раздражение из внешней и внутренней среды организма и протекающих на фоне высокой возбудимости нервных центров, связанных с осуществлением этих актов (К.Э. Фабри).

Механизмы инстинкта (по К.Э. Фабри)

- Внутренние факторы инстинктивного поведения
- значительные и длительные отклонения от нормального уровня физиологических функций, нарушение внутренних ритмов, обеспечивающих жизнедеятельность организма

Эти сдвиги выражаются в появлении потребностей, на удовлетворение которых и направлено поведение

*Эксперименты немецкого нейрофизиолога Э.Хольста – активация зон стволовой части головного мозга курицы вызывала типичные инстинктивные движения. При этом усиление силы раздражения одного и того же участка мозга запускает смену действий в естественной последовательности (цепь видотипичных движений).

Механизмы инстинкта (по К.Э. Фабри)

- Эндогенная основа инстинктивных движений
- Предиспозиция к возникновению жизненно важных ситуаций («В случае чего - все готово»).

Эта готовность обеспечивается тем, что соответствующие эндогенные системы периодически активируются как собственной ритмикой, так и внешними воздействиями.

Врожденные пусковые механизмы – совокупность нейросенсорных систем, обеспечивающих приуроченность поведенческих актов к биологически адекватным условиям среды (к «пусковой ситуации»), снятие блокировки

Механизмы инстинкта (по К.Э. Фабри)

- Внешние факторы инстинктивного поведения
 - Ключевые раздражители (подходят к своим врожденным пусковым механизмам, как ключ к замку). Это специфические элементарные признаки жизненно важных компонентов среды, на которые животные реагируют независимо от индивидуального опыта определенными инстинктивными движениями.
 - Пусковые
 - Настраивающие
 - Направляющие

Фазы инстинкта

Еще У. Крейг выделил 2 основные фазы:

- Поисковое (аппетентное) поведение - пластичная фаза, строится на врожденной основе, но в ходе онтогенеза дополняется приобретенными реакциями (включая обучение и проявления рассудочной деятельности)
- Завершающее действие (консумматорное поведение) – ригидная фаза.

Схема К.Лоренца: «Поисковое поведение – ключевые стимулы – завершающий акт»

Н. Тинберген – иерархический принцип

Иногда добавляют настраивающую и направляющую фазы (до поисковой), а также фазу стабилизации и стадию свободы действий (после ригидной) (К.Э. Фабри)