

ЭТОЛОГИЯ



ВОПРОСЫ

- 1. Наука этология, основные понятия.
- 2. История развития этологии.
- 3. Формы и системы поведения.
- 4. Врожденные формы поведения.
- 5. Приобретенные формы поведения (научения).

1. Наука этология, основные понятия

- **Этология** (от гр. *этос* — привычка, нрав, поведение и *логос* — учение; термин введен впервые в 1908 г. Долло) – наука об основах, закономерностях и механизмах поведенческих актов животных.
- **Поведенческим актом** называется целенаправленная деятельность организма для удовлетворения тех или иных биологических потребностей.
- **Цель этологии** - глубокое познание поведенческих актов и их физиологических механизмов, которое обеспечило бы изменения их в желаемом направлении, разработку научно обоснованных технологий ведения отрасли, повышение плодовитости и сохранности приплода, экономии трудовых затрат при проведении комплексных зоотехнических и ветеринарных мероприятий, рациональное использование пастбищ, кормов, получение высоких показателей продуктивности, избежание потерь животных в экстремальных условиях.

Связь этологии с другими науками

- **Этология** опирается на общую биологию, зоологию, инволюционное учение, физиологию, психологию, генетику, экологию. Достижения этологии постоянно используются зоотехнией и ветеринарией.

Связь Э. с зоопсихологией и физиологией.

- Изучением поведения животных занимаются ученые различных специальностей: психологи, зоологи, животноводы, ветеринарные специалисты, физиологи. В результате их деятельности определены два главных направления: этология и зоопсихология. Также этология тесно связана с физиологией животных, а именно с физиологией ВНД. И. П. Павлов отождествлял понятия «поведение» и «высшая нервная деятельность».
- **Этология** изучает особенности взаимодействия организма животных с окружающей средой, наблюдая и исследуя, в основном, внешнее проявление реакции.
- **Физиология ВНД** — нервные механизмы деятельности мозга, обеспечивающие поведение животных.
- **Зоопсихология** — наука о поведении, изучающая вопросы научения.

Методы этологии

Этология изучает поведение животных методами **наблюдения и регистрации**, а механизмы поведенческих актов — **физиологическими методами**.

Основные методы:

- *Метод наблюдения за поведением животных*
- *Биорадиотелеметрические методы*
- *Методы изучения типов высшей нервной деятельности (ВНД)*
- *Метод условных рефлексов*
- *Физиологические и биохимические методы*

2. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭТОЛОГИИ

- **Этапы развития науки:**
- - додарвинский, ранняя история,
- - дарвинский, начинается с исследований Ч. Дарвина,
- - последарвинский.

Додарвинский (ранняя история)

Изучение поведения животных в додарвинский период было связано с философским и естественным мировоззрением. Основной вопрос философии — выяснение места и роли человека во Вселенной.

- **Механицисты**

- **Антропоморфисты**

- **Ранние натуралисты** (Гилберт Уайт, Леруа, Фердинанд Перпауэр)

Исследования Ч. Дарвина

Ч. Дарвина (1809—1882) - основоположник научного подхода к изучению поведения животных. Он обосновал теорию естественного отбора и развития видов в процессе эволюции.

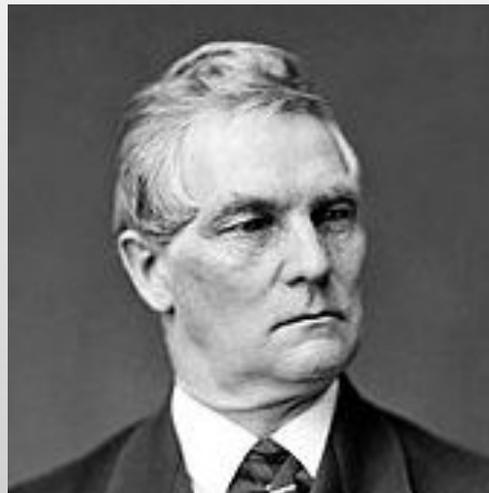
Последарвинский

- Этология окончательно сформировалась в 30-е годы XX века на базе полевой зоологии и эволюционной теории как наука о сравнительном описании поведения особи. Становление этологии связывают главным образом с работами Конрада Лоренца и Николаса Тинбергена, хотя они сами первоначально не называли себя этологами.



Происхождение названия

- Термин «этология» взят из греческого языка, слово этос (др.-греч. ἦθος) — в греческом языке означает *нравы, характер, привычка, обычай*. Термин стал известен почти в современном виде в 1902 году в Англии благодаря работам американского энтомолога Уильяма Мортон Уилера (William Morton Wheeler).



- Затем этот термин стал употребляться для того, чтобы различать специалистов по изучению животных в естественных условиях от сравнительных психологов и бихевиористов в США, работавших преимущественно аналитическими методами в лабораториях.

ТОРНДАЙК
(Thorndike)
Эдуард Ли
(31.8.1874 –
10.08.1949, Нью-
Йорк) —
американский
психолог и педагог.

<http://psi.webzone.ru>



ТОЛМЕН (Tolmen)
Эдвард Чейс
(14.04.1886 –
19.11.1959, Беркли) —
американский
психолог, создатель
„когнитивного“
направления
необихевиоризма.

<http://psi.webzone.ru>



УОТСОН (Watson)
Джон (9.01.1878 –
25.09.1958, Нью-
Йорк) —
американский
психолог,
основатель
бихевиоризма.

<http://psi.webzone.ru>



СКИННЕР Беррес
Фредерик (1904 –
1990) —
американский
психолог, создатель
концепции
„оперантного
бихевиоризма“

<http://psi.webzone.ru>

Бихевиоризм

(от англ. *behaviour* – поведение) – направление, рассматривающее психику как формы поведения.

Поведение - совокупность реакций организма на стимулы внешней среды

Формула: стимул-реакция
 $S \rightarrow R$

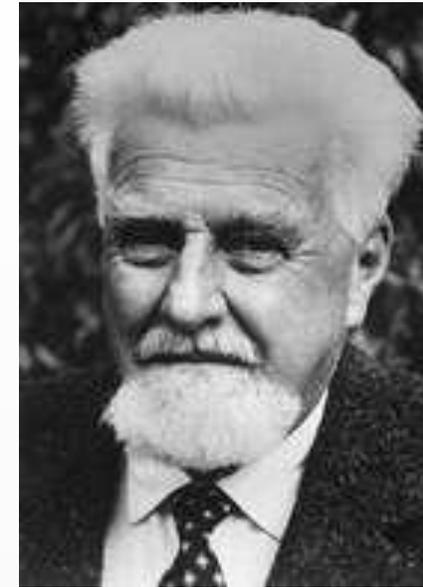
Задача психологии – установить однозначные отношения между стимулами и реакциями.



Д. Уотсон (1878-1958)
американский
психолог,
основоположник
бихевиоризма

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»

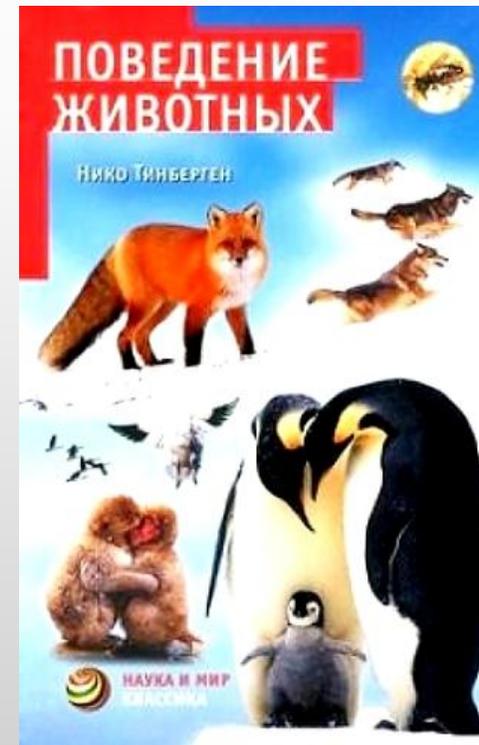


(1903–1989)



Николаас Тиндберген

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



3. ФОРМЫ И СИСТЕМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Классификация по функциям, приспособительному эффекту поведения по Крушинскому:

- 1. половое;
- 2. пищевое;
- 3. исследовательское;
- 4. агонистическое, т. е. приспособительное в ситуации конфликтов с другими животными;
- 5. родительское;
- 6. доминирующая иерархия;
- 7. территориальное;
- 8. комфортное;
- 9. социальное.

Формы поведения

- - врожденные,
- - приобретенные,
- - реактивные,
- - КОГНИТИВНЫЕ.

Любая форма поведения проявляется на трех уровнях:

- 1.поведенческом (двигательном),
- 2.системном,
- 3.тканевом.

4. ВРОЖДЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

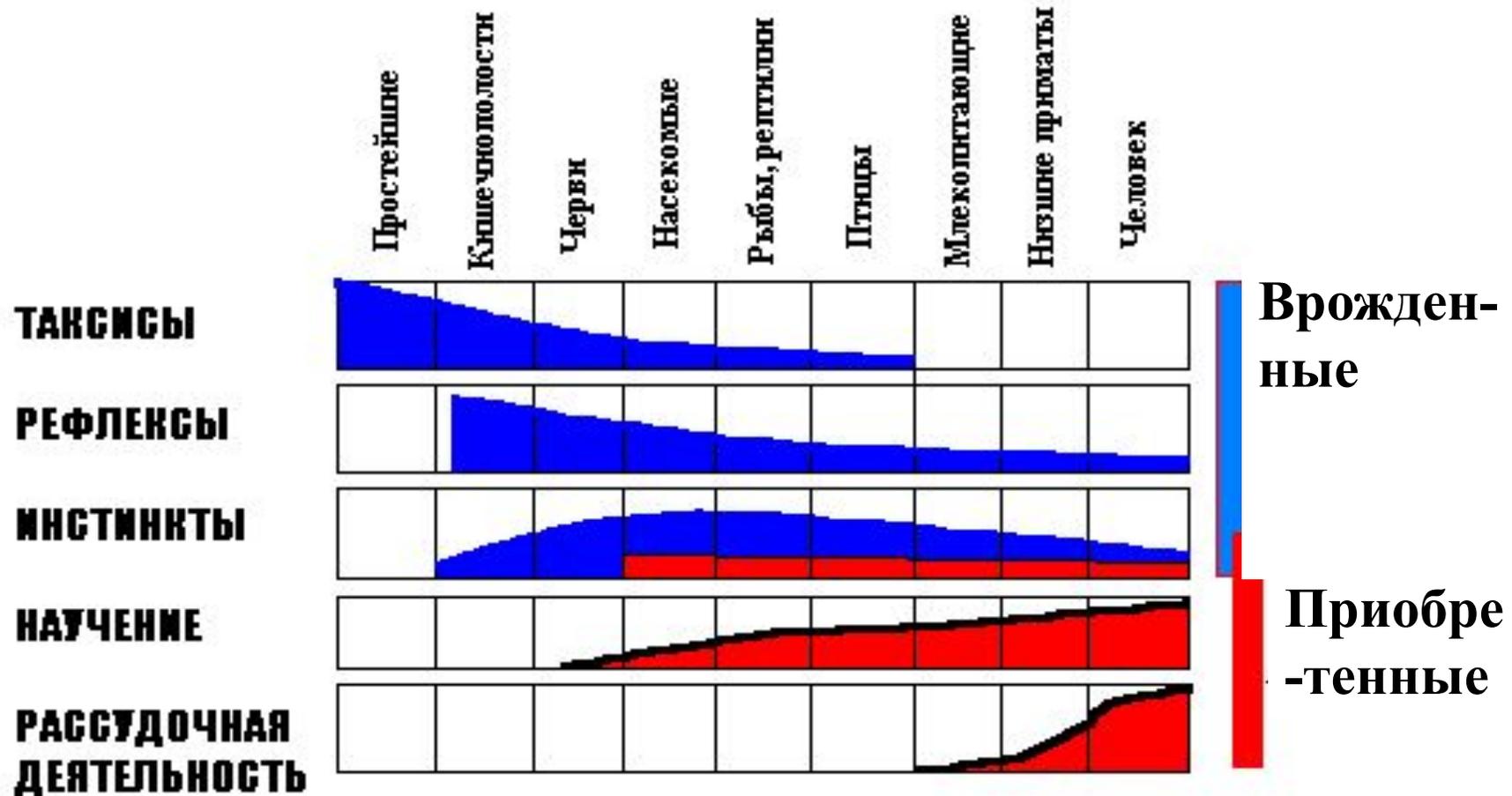
Таксисы - простейшая форма адаптивного поведения, определяющая взаимодействие организма с окружающей средой на ранних этапах эволюции. **Таксисы** — доминирующие способы адаптации у простейших и многоклеточных. У позвоночных животных таксисы отсутствуют и заменены более совершенным механизмом адаптации. Таксис представляет собой ориентацию организма по отношению к некоторым факторам внешней среды.

Рефлексы — это относительно стереотипные и фиксированные ответные реакции организма на действие различных стимулов, как результат врожденных механизмов.

Инстинкты — сложнейшие акты врожденного поведения. Трудно выделить у высших животных в поведении врожденные и приобретенные элементы и быть уверенным, что обучение не повлияло на их поведение.

Безусловнорефлекторная деятельность человека и животных (**врожденные формы поведения**) необходима для сохранения организма **в** **неменяющихся (постоянных) условиях** окружающей среды при действии

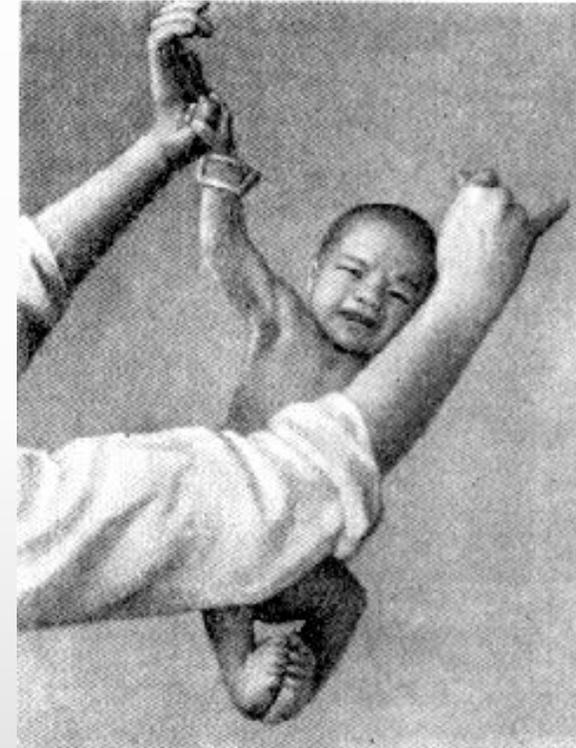
Смена уровней поведения в эволюции



Свойства врожденных форм поведения



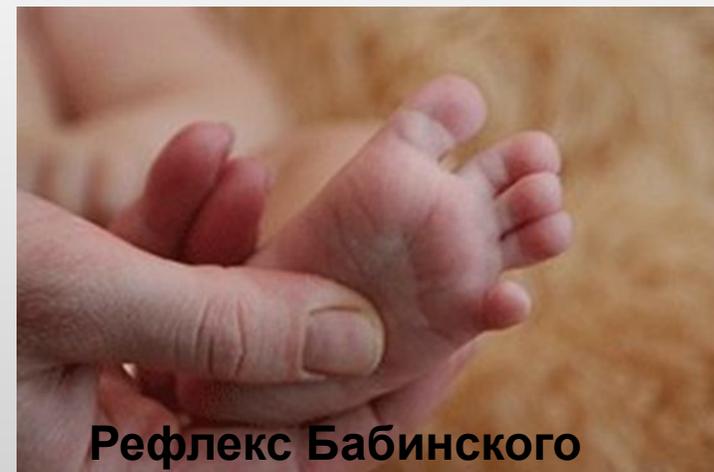
Новорожденный ребенок сразу обладает набором форм поведения, необходимых для его выживания, в том числе сосать грудь, прижиматься к источнику тепла, сообщать плачем о своем дискомфорте.



Удержание новорожденного ребенка в висячем положении.
У наших предков – обезьян – эта реакция позволяла новорожденному детенышу самостоятельно держаться за шерсть матери.

Свойства врождённых форм поведения

- Врождённые формы поведения обусловлены генетически, в их основе лежит жёсткая рефлекторная дуга;
- Безусловные формы поведения являются видовыми;
- Безусловные формы поведения постоянны;
- Безусловные формы поведения замыкаются на уровне низших отделов ЦНС (спинной мозг, ствол мозга и др.).



Виды врожденных рефлексов

По биологической значимости:

- *Сохранительные рефлексы:*

- гомеостатические рефлексы (пищевой, дыхательный рефлексы, регуляция артериального давления, концентрации глюкозы в крови и т.д.);
- восстановительные (сон);
- рефлекс сохранения и продолжения рода (половой рефлекс, рефлекс заботы о потомстве).

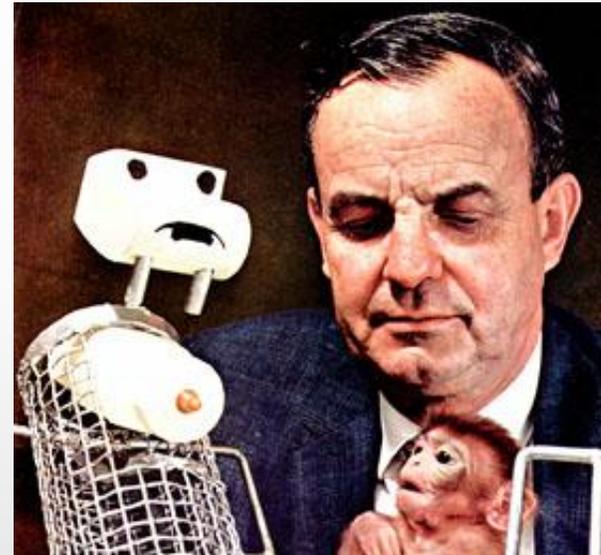
- *Защитные рефлексы:*

- активное уничтожение или нейтрализация вредных раздражителей, объектов (наступательное, активно-оборонительные, агрессивные рефлексы);
- пассивно-оборонительные рефлексы (рефлекс отдергивания, рефлекс отступления, избегания, затаивания).
- устранение вредных агентов, попавших на поверхность или внутрь организма (чесательный рефлекс, чихание, кашель и т.д.);

- *Ориентировочные рефлексы на новизну;*

Реализация врожденных рефлексов зависит от наличного функционального состояния животного, соотносится с доминирующей в данный момент потребностью;

Под влиянием раннего индивидуального опыта врожденные рефлексы претерпевают значительные изменения.



Эксперименты Харлоу с суррогатными матерями: детеныши предпочитали проводить большую часть времени с манекенами, имеющими сходство с обезьяной и покрытыми мехом, хотя для кормления подходили к жесткому манекену из сетки, на котором была закреплена бутылочка с молоком.

Инстинкт

- это сложный цепной комплекс безусловных рефлексов, в котором окончание одного элементарного акта является стимулом для появления последующего (по Павлову И.П.);

С эволюционной точки зрения ***ИНСТИНКТ*** — биологически выгодная и экономичная форма использования филогенетического поведенческого опыта.

Инстинктивная реакция запускается под влиянием какого-либо внешнего раздражителя (релизера) по заложенной в генетическом аппарате программе. Релизер, воздействующий на соответствующий рецептор, активирует жесткую, генетически закодированную рефлекторную дугу (программу), вызывающую стереотипный двигательный акт.



Пример инстинктивного поведения. Недавно вылупившиеся птенцы запрокидывают голову, открывают рот и издают громкий писк. Родители помещают принесенную пищу в клювы птенцов.

ИНСТИНКТЫ

Витальные -

обеспечивающие физическое выживание особи

- Пищевой, питьевой
- Оборонительный (активный и пассивный)
- Регулирования цикла «сон-бодрствование»
- Экономии энергии и сил

Критерии:

1. *неудовлетворение ведет к физической гибели особи;*
2. *реализация данных рефлексов не требует участие другой особи того же вида.*

Ролевые

(зоосоциальные),

- Половые - выбор партнера
- Родительские - разделение ролей отца и матери
- Территориальные - охрана зоны обитания для сохранения ресурсов
- Эмоциональный резонанс
- Групповая иерархия

Реализация этой группы рефлексов происходит только путем взаимодействия с другими особями своего

Саморазвития

- Исследовательский
- Новизны
- Свободы
- Имитационный (подражательный)
- Игровой

Инстинкты формируются в ходе естественного отбора, который происходит очень медленно – во временном масштабе большого числа поколений (обычно занимает время порядка сотен тысяч и миллионов лет).

Нередко при быстрых изменениях условий наследственные инстинкты оказываются неэффективными или неадекватными, и поэтому для своего выживания *живые существа в ходе эволюции приобрели возможность изменять свое поведение и формировать новые формы поведения на основе собственного, индивидуального опыта – т.е. обучаться.*

В отличие от инстинкта, индивидуальный опыт не наследуется (однако может наследоваться способность **к обучению**)

***5. ПРИОБРЕТЕННЫЕ
ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ
(научение)***

Свойства приобретенных форм поведения:

- Формируются в процессе взаимодействия с окружающей средой;
- Индивидуальны;
- Непостоянны;
- Связаны с функцией высших отделов ЦНС, прежде всего корковых нейронов.

Классификация форм научения

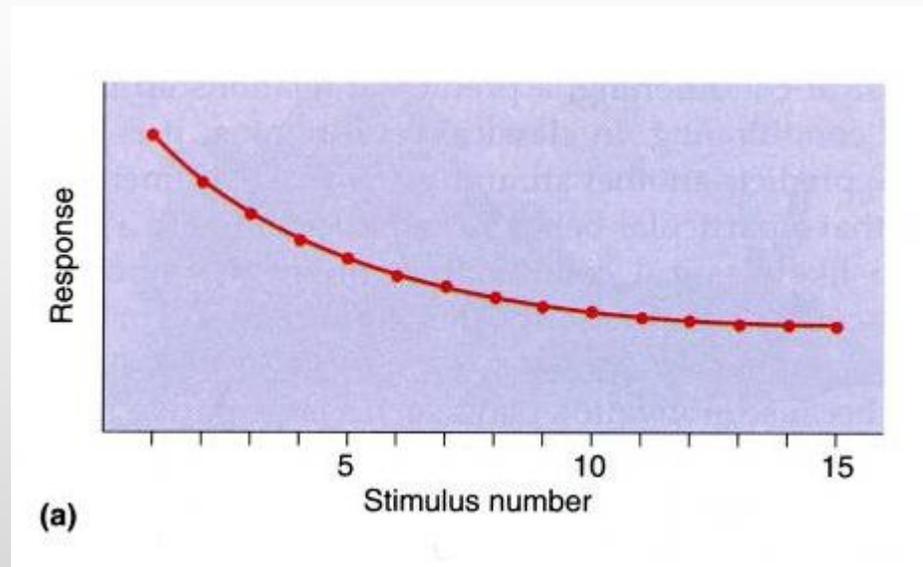
Категория	Основные формы
Неассоциативное обучение (простые формы)	Привыкание
	Сенситизация
Особые формы неассоциативного обучения, тесно связанные с инстинктом и/или разумом	Запечатление (импринтинг)
	Подражание
Ассоциативное обучение	Классический условный рефлекс
	Инструментальный условный рефлекс (обучение по типу проб и ошибок)
	Ассоциации между стимулами, возникающие без подкрепления
Когнитивное обучение	Латентное обучение, когнитивные карты
	Сенсорное (перцептивное) обучение
	Инсайт
	Рассудочная деятельность
	Элементарное мышление

Привыкание

Привыкание проявляется в форме постепенного угасания реакций организма при повторяемости или длительной экспозиции раздражителя.

Этот тип научения называется стимул-зависимым, так как эффект состоит в том, чтобы научиться избирательно не реагировать только на определенный стимул.

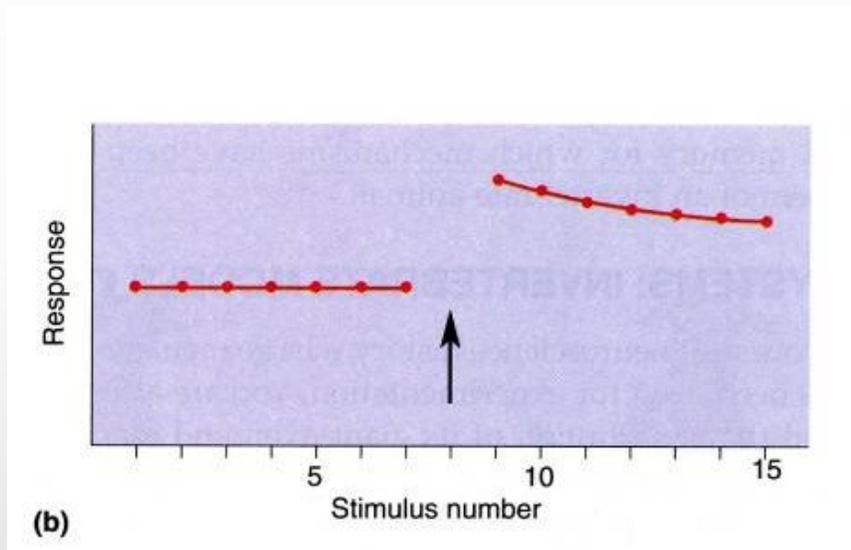
В процессе эволюции привыкание выступает как универсальный механизм подавления «лишних» реакций на несущественные, стабильные, неинформативные раздражители.



Изменение реакции в ходе **привыкания** к многократному воздействию стимула.

Сенситизация

это процесс, противоположный привыканию, связанный с повышением чувствительности к воздействию раздражителю, который приобрел в процессе онтогенеза какое-либо значение для субъекта.



Изменение реакции при **сенситизации**. Момент нанесения сенситизирующего стимула показан стрелкой (в качестве сенситизирующего стимула можно использовать болевую стимуляцию).

Практически у всех животных – **от одноклеточных до человека** – в ответ на многократное действие одного и того же стимула чувствительность организма к нему может повыситься (**сенситизация**) или снизиться (**привыкание**). Направление изменения зависит от многих условий, включая внутреннее состояние организма.

Как правило, **привыкание** происходит в случае отсутствия биологически значимых стимулов. Характерный пример – привыкание к новому индифферентному стимулу (угашение ориентировочной реакции).

Сенситизация, наоборот, скорее будет происходить в ситуациях, характеризующихся повышенной возбудимостью (например, неудовлетворенная мотивация, или какая-либо травмирующая ситуация).

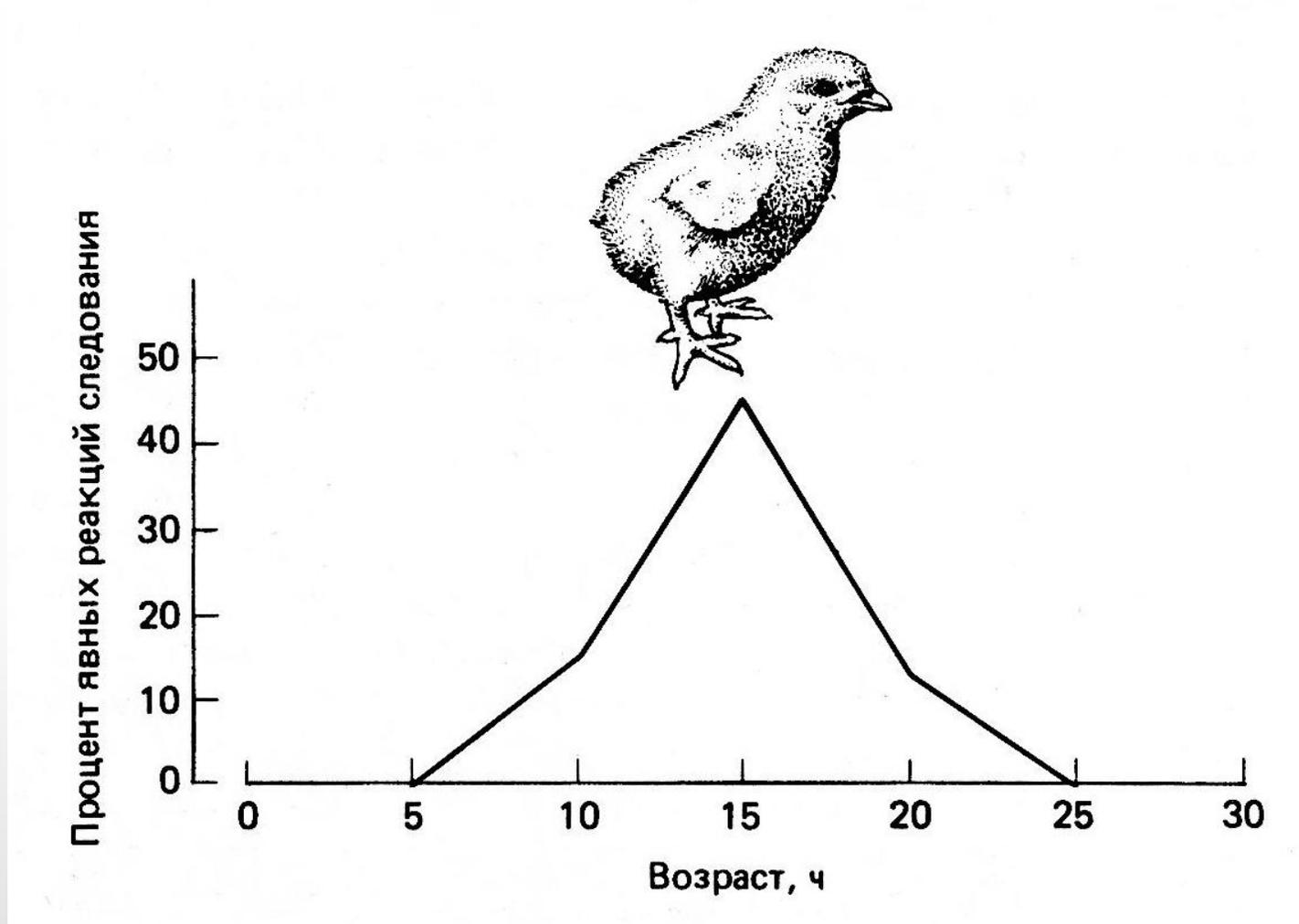
Импринтинг

(от англ. imprinting, оставлять след, запечатлевать, фиксировать) - специфическая форма научения у новорожденных высших позвоночных, при котором в их памяти автоматически фиксируются отличительные признаки поведения первых увиденных ими внешних объектов (чаще всего родительских особей).

Импринтинг возможен в течение определенного, обычно весьма ограниченного периода. Процесс импринтинга совершается чрезвычайно быстро, без внешнего подкрепления, и результат его, как правило, необратим.

Импринтинг: птенцы
запоминают мать и следуют
за ней





Сенситивный (критический) период для формирования импринтинга у цыплят. Относительное число случаев следования, наблюдавшееся у цыплят разного возраста в лабораторных экспериментах с реакцией следования.



Гусята следуют за Конрадом Лоренцом

Подражание (имитационное обучение)

- С одной стороны, некоторые формы подражания жёстко заданы генетически и обеспечивают **формирование видоспецифического поведения**, например, пение некоторых певчих птиц (птица воспроизводит ту песню, которую слышала сама от родителей, ещё будучи птенцом) и др.
- С другой стороны, животные с высоким уровнем развития поведения и мозга способны с помощью подражания быстро и эффективно **перенимать индивидуальный опыт других особей**, полученный ими как в результате ассоциативного, так и когнитивного обучения.
- Развитая способность к подражанию является важнейшей предпосылкой к формированию **культуры** – т.е. **форм поведения, передающихся между особями в популяции негенетическим путем**. Это свойство «обезьянничать» особенно характерно для приматов, но встречается и у других животных.
- Описаны многочисленные примеры формирования элементарной культуры у животных в природе (например, технология раскалывания орехов и добывания муравьев и термитов у шимпанзе, купание у японских макаков) и в эксперименте (отмывание зерна и другого корма, размачивание хлеба и др.)



Шимпанзе обучают своих детенышей раскалывать орехи, те обучаются с помощью подражания. На основе такого подражания формируется «**предкультура**» - прообраз культуры человека.

Классический и инструментальный условный рефлекс

Подкрепление в **классическом** условном рефлексе производится независимо от условного ответа, а в **инструментальном** – лишь при условии правильного выполнения определенного действия.

Как классическое, так инструментальное условно-рефлекторное обучение являются ассоциативными, т.е. эти формы обучения требуют совпадения во времени каких-либо событий, приводящего к их ассоциации.

В отличие от когнитивных форм обучения, при ассоциативном обучении «понимание» и «осознание» ситуации практически не играют никакой роли.

Инструментальный условный рефлекс
(оперантная форма научения) (лат. operatio
- действие)

- вид ассоциативного научения, который основан на активной целенаправленной деятельности животного.



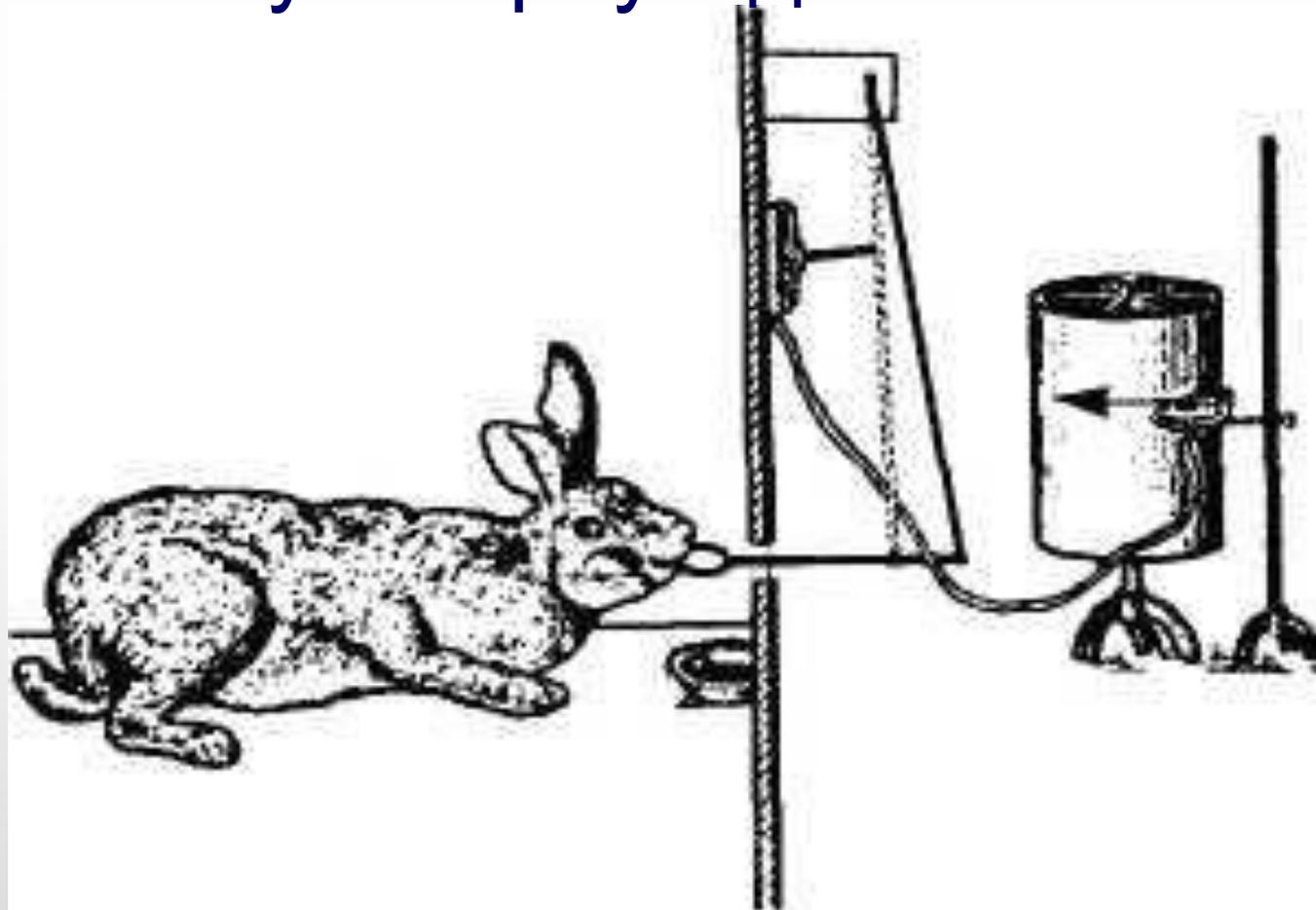


Обучение собак также осуществляется с помощью приемов инструментального обучения



Цирковая дрессировка животных основана на методах инструментального обучения

Методики, оценивающие манипуляторную деятельность



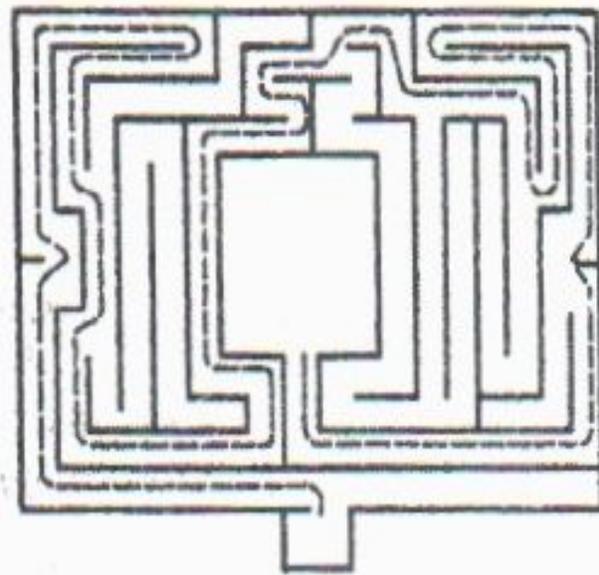
Пример экспериментальной установки для изучения условных пищедобывательных рефлексов у кролика

Методики, оценивающие манипуляторную деятельность

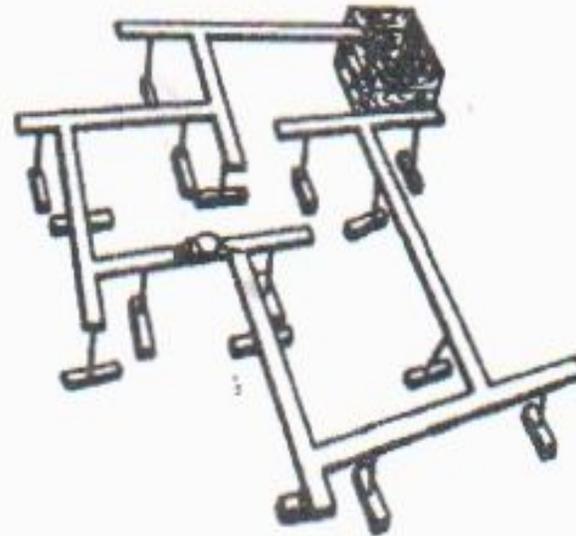


Пример экспериментальной установки для изучения условных пищедобывательных рефлексов у собаки

Методики, оценивающие локомоторную деятельность



а



б

Рис. 38. Лабиринты: а — план лабиринта, применявшегося в зоопсихологических исследованиях (лабиринт Смолла); б — лабиринт из «мостиков» (по К. Э. Фабри, 1976)

Пунктиром показана траектория побежки крысы

Общие особенности классических и инструментальных условных рефлексов:

1. Угасают при неподкреплении (угасательное торможение).
2. Могут самопроизвольно восстанавливаться после угашения.
3. К ним можно выработать дифференцировку.

Основные различия между классическими и инструментальными условными рефлексами:

4. Условная реакция в классическом условном рефлексе всегда является **копией безусловной реакции** (есть исключения!); в инструментальном условном рефлексе она может быть любой;
5. **Разная роль подкрепления**, например пищи, — малые порции пищи способствуют образованию инструментального рефлекса, а большие — классического;
6. **Разные принципы образования** — классический условный рефлекс формируется по принципу «ассоциация по смежности», инструментальный — по принципу «проб и ошибок».
7. **Инструментальный рефлекс труднее угасает** при пропусках подкрепления. Наоборот, они вначале даже усиливают рефлекс;

Некоторые сложные виды условных
рефлексов
*(как классических, так и
инструментальных)*

Цепной условный рефлекс – набор из нескольких условнорефлекторных реакций, выполняемых последовательно в заданном порядке.

Для его выработки можно применить цепной комплексный стимул, давая свое подкрепление к каждому стимулу (всегда в одном и том же порядке). Можно также наращивать цепной условный рефлекс, вклинивая новые элементы в уже существующую цепь реакций. Можно объединять отдельные рефлексy в цепь.

В дальнейшем по мере **автоматизации** вся цепочка реакций будет выполняться автоматически на самый первый элемент цепного раздражителя.

Условный рефлекс на обстановку (обстановочный рефлекс)

– условный рефлекс, в котором в качестве условного стимула выступает **обстановка** (внешний вид помещения, его запах, освещение и т.п.).

Обстановка по сути представляет собой многокомпонентный комплексный условный стимул.



Условный рефлекс на время

– условный рефлекс, в котором в качестве условного стимула выступает **время** (*точнее, внутренний отсчёт времени*).

Можно выработать условные рефлексы на **временные интервалы** (например, если давать подкрепление каждые 30 секунд), а также на **время суток** (если давать подкрепление каждый день в одно и то же время). В обоих случаях условная реакция будет проявляться при наступлении соответствующего времени даже в отсутствии иных условных стимулов.



Экстраполяционный рефлекс

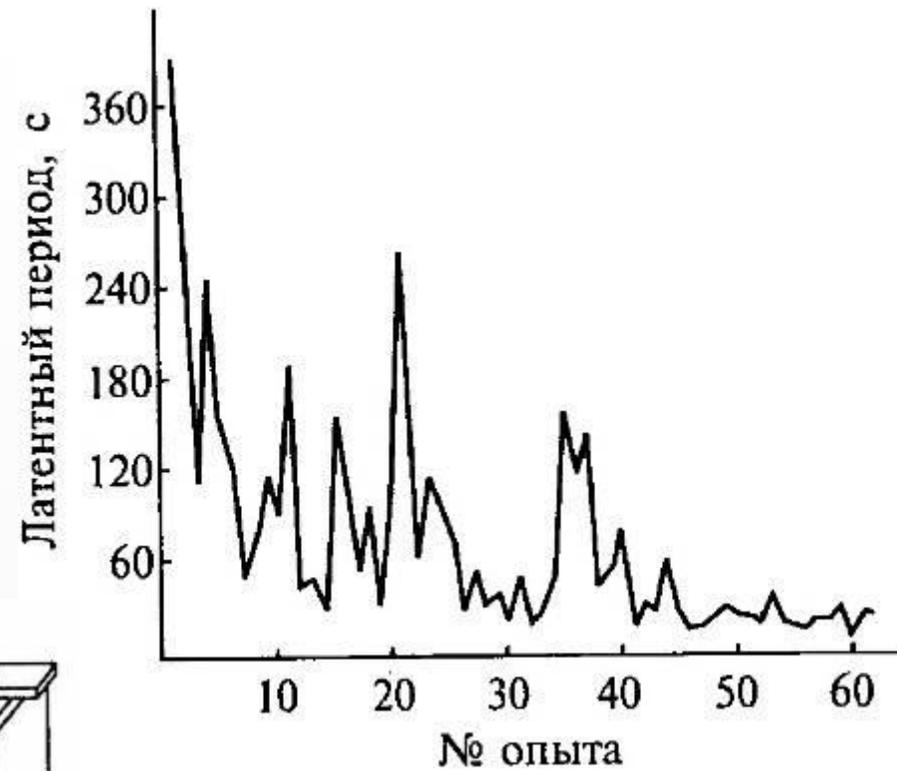
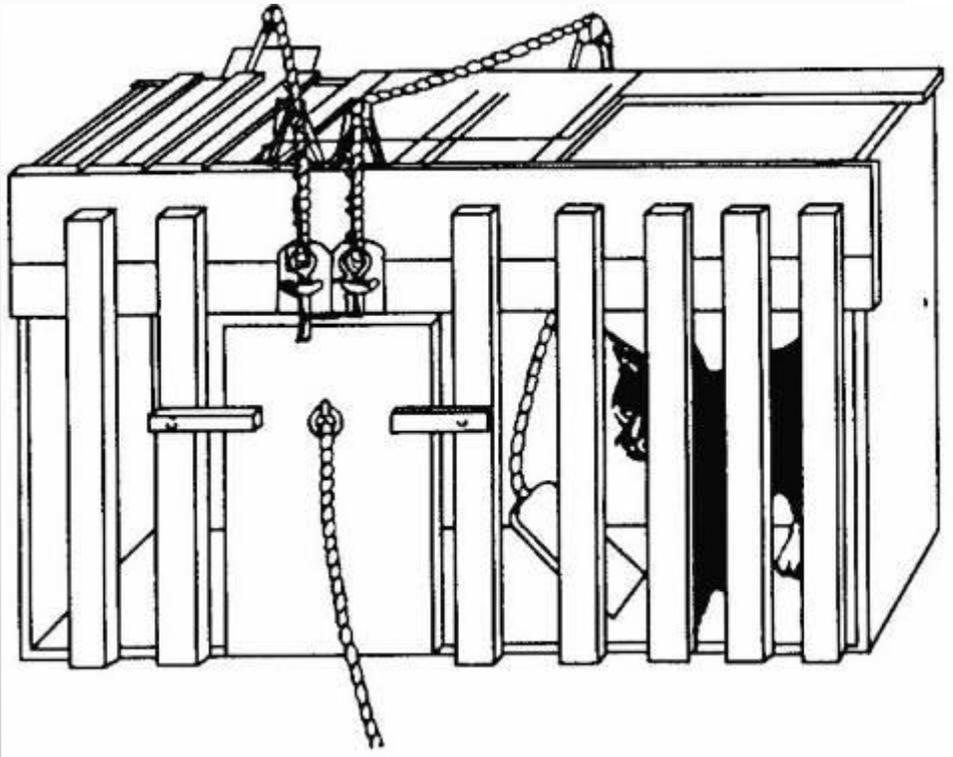
- Близко к «переносу опыта» стоит **экстраполяционный рефлекс** (Крушинский), позволяющий животному **«предвидеть»** ситуацию без специальной выработки у него соответствующих условных рефлексов.
- В основе **экстраполяционного рефлекса** лежит сложная комбинация условных и **безусловных** рефлексов.
- Это делает возможным использование индивидуального опыта для **«прогнозирования»** событий (избежание пропасти, движущегося транспорта; умение заранее найти конечный пункт движения пищи, видя лишь началоее перемещения и т. д.).
- По Анохину, это **«опережающее отражение действительности»**.

Условнорефлекторная настройка

– формирование состояния готовности к условно-рефлекторной деятельности в ответ на общую обстановку и/или на конкретные условные раздражители.



*«Проблемная клетка» Э.
Торндайка: кошка нажимает
на рычаг, который веревкой
связан с запором клетки.
Справа - кривая обучения в
«проблемной клетке».*

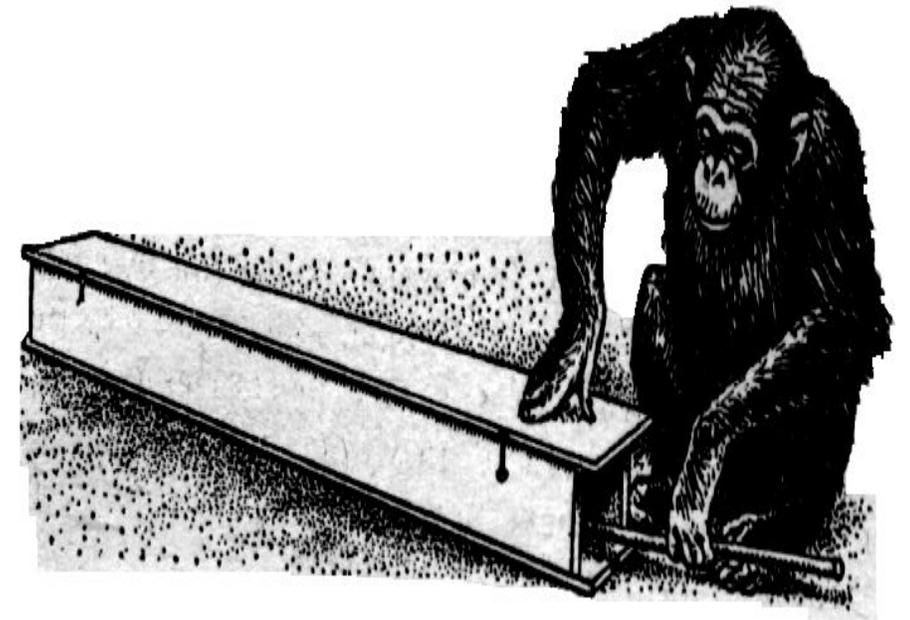
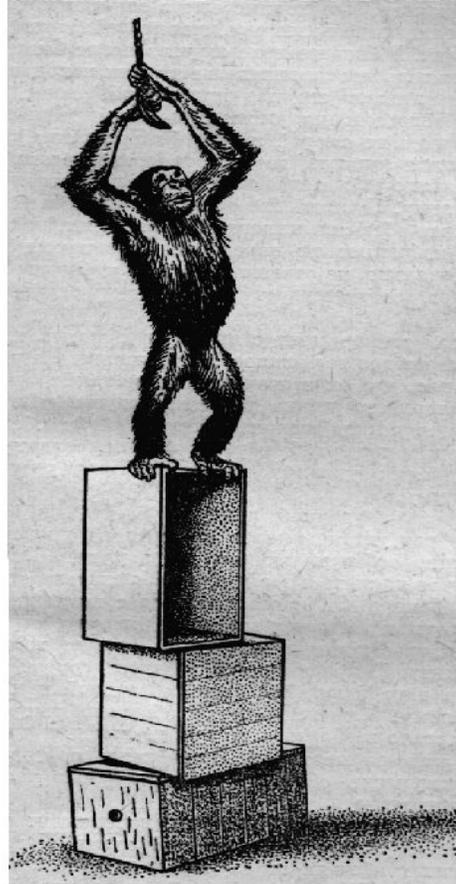
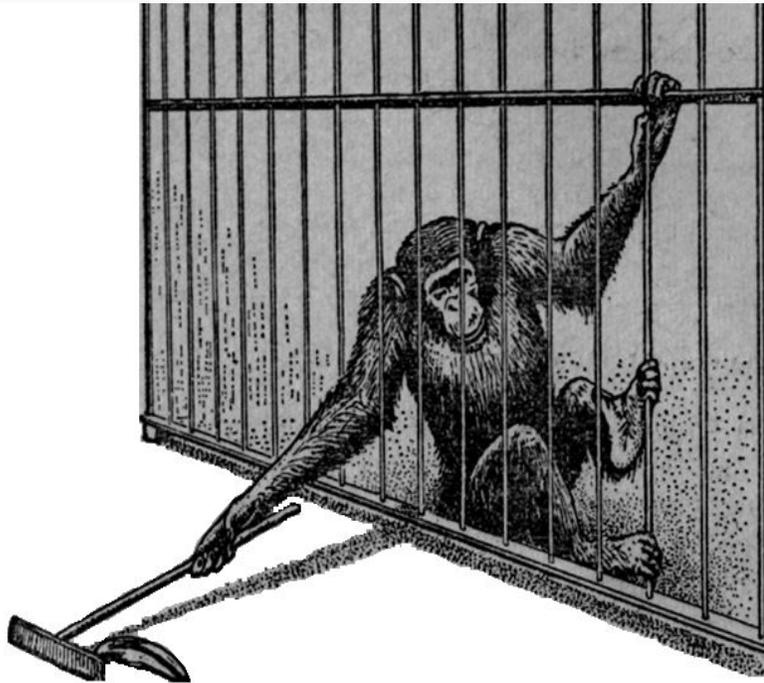


*Данный вид обучения
получил название обучения
по принципу
«проб и ошибок»*

Инсайт

Инсайт (от англ. — озарение) — улавливание целостной структуры ситуации и принятие правильного решения, осуществление разумного поведения; является высшей формой обучения.

Обезьяна внезапно «догадалась» использовать палку, чтобы достать банан



Виды научения:

- *импринтинг* – быстрое, автоматическое, моментальное;
- *условно-рефлекторное* – возникновение новых форм поведения как условных реакций на первоначальный стимул;
- *оперантное* – знания, умения, навыки приобретаются по методу проб и ошибок;
- *викарное* – научение через прямое наблюдение за поведением других и усвоение наблюдаемых форм поведения;
- *вербальное* – приобретение человеком опыта через язык.

Общая характеристика психики животных.

- Вся активность животных определяется биологическими мотивами. Это хорошо выражено в часто цитируемых словах немецкого психолога *А. Гельба*: «Животное не может делать ничего бессмысленного. На это способен только человек»
- Вся деятельность животных ограничена рамками наглядных конкретных ситуаций. Они не способны планировать своих действий, руководствоваться «идеально» представляемой целью. Это проявляется, например, в отсутствии у них изготовления орудий впрок.
- Основу поведения животных во всех сферах жизни, включая язык и общение, составляют наследственные видовые программы. Научение у них ограничивается приобретением индивидуального опыта, благодаря которому видовые программы приспособляются к конкретным условиям существования индивида.
- У животных отсутствуют закрепление, накопление и передача опыта поколений в материальной форме, т. е. в форме предметов материальной культуры.

Рассудочная деятельность

Наиболее характерное свойство элементарной рассудочной деятельности животных заключается в их способности улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность оперировать этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях.

строится из трёх основных компонентов ВНД: инстинктов, условных рефлексов и рассудочной деятельности

Взаимодействие форм поведения

Виды адаптационных реакций, составляющие целостное поведение:

- **Генотипический** (обусловленный генной программой);
- **Фенотипический** (обусловленный взаимодействием генотипа и условий среды).

Соотношение врожденных (стабильных) и приобретённых (лабильных) механизмов определяет репертуар вариативности (пластичности) поведения.

В реальном поведении врождённая деятельность и индивидуально приобретённые реакции не существуют изолированно, их совместная деятельность реализуется в едином поведенческом акте.

Благодарю за внимание!

