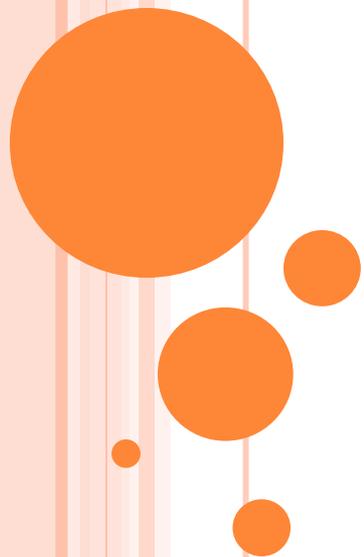




СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА



- Конрад Лоренц, Николаас Тинберген и Карл фон Фриш - лауреаты Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1973 году «за открытия, связанные с созданием и установлением моделей индивидуального и группового поведения животных».
- Фактически своими работами эти ученые заложили основы современной этологии.





Конрад Лоренц (Konrad Lorenz)
1903—1989



Николаас Тинберген (Tinbergen, Nikolaas)
1907—1988



Карл фон Фриш (Karl von Frisch)
1886–1982



- Под **инстинктом** понимают ту часть поведения животных, которая характерна для организмов данного вида и закреплена за ними наследственно.
- Инстинкт — временная морфоструктура животного который закономерно появляется в потоке действий животного в специфической социальной ситуации.
- **Забывают!** Инстинкт всегда социален

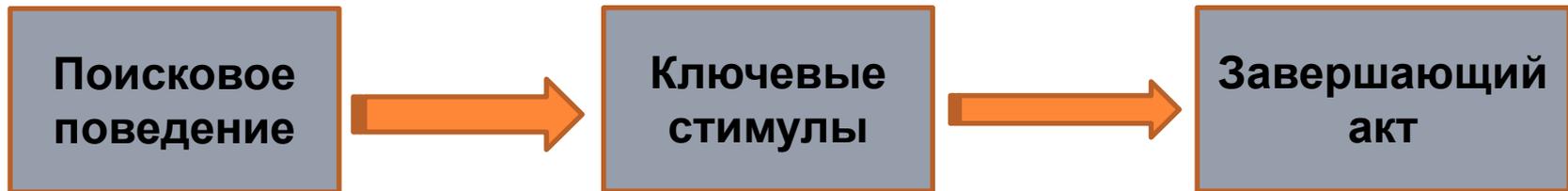


КРИТЕРИИ И ПРИЗНАКИ ИНСТИНКТОВ:

- 1) **Побуждение (мотивация) и способность к действию** принадлежит к числу наследственных свойств вида;
- 2) такие действия не требуют предварительного обучения (хотя обучение может развивать и совершенствовать его выполнение!);
- 3) выполняются по существу одинаково у всех нормальных представителей вида;
- 4) связаны с нормальным функционированием его органов (например, инстинкт рытья нор сочетается с соответствующим строением лап, приспособленных для рытья);
- 5) приспособлены к экологическим условиям обитания вида (т.е. обеспечивают выживание в конкретных экологических условиях).



СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА



Поисквое поведение запускается спонтанно при наличии соответствующей **мотивации**.

Поисквое поведение более пластично и формируется в значительной степени за счет обучения.

Завершающий акт формируется в результате созревания соответствующих структур мозга, и лишь в незначительной степени – в результате обучения.

Безусловный рефлекс можно считать простейшим частным случаем поведенческого акта, в котором поисквое поведение отсутствует, а безусловный стимул вызывает стереотипную безусловную реакцию.



КЛЮЧЕВЫЕ СТИМУЛЫ (РЕЛИЗЕРЫ)



- **Ключевые стимулы** (релизеры) запускают «**врожденный разрешающий механизм**» и приводят к совершению соответствующего завершающего акта.
- При этом они действуют подобно ключу, открывающему подходящий замок. Узнавание ключевых стимулов задано генетически. Ключевые стимулы не обязательно должны быть очень точными — как правило, реакция возникает даже на какой-либо простой стимул, имеющий некоторую характерную особенность, на распознавание которой ориентирован данный поведенческий акт.

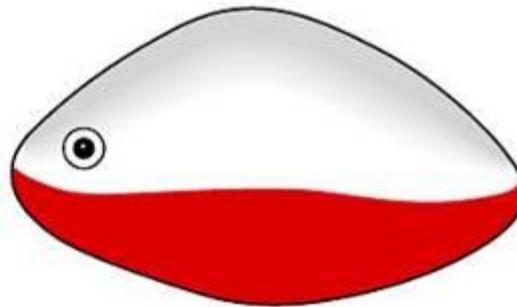
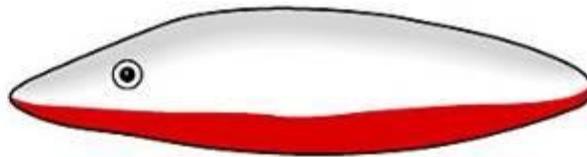
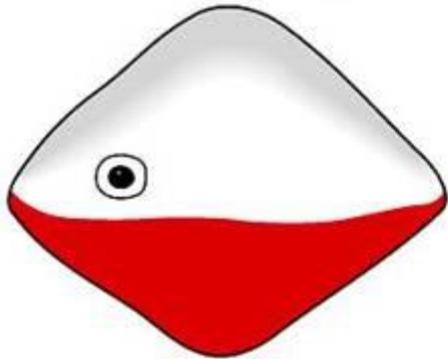
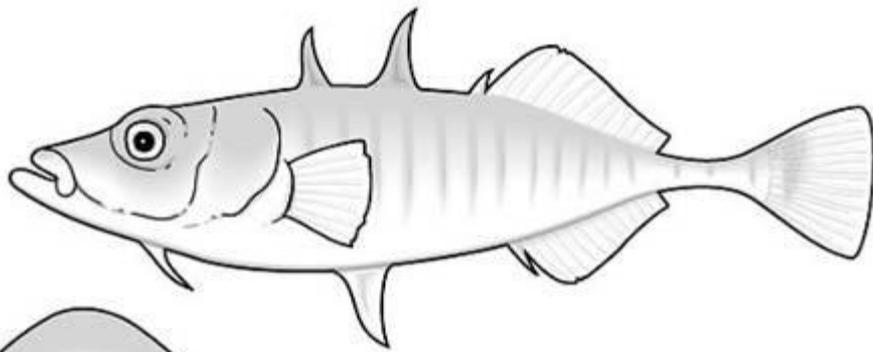


КОРМЛЕНИЕ ПТЕНЦА ЧАЙКИ



ПТЕНЕЦ ЧАЙКИ КЛЮЕТ КРАСНОЕ ПЯТНО НА КЛЮВЕ РОДИТЕЛЯ

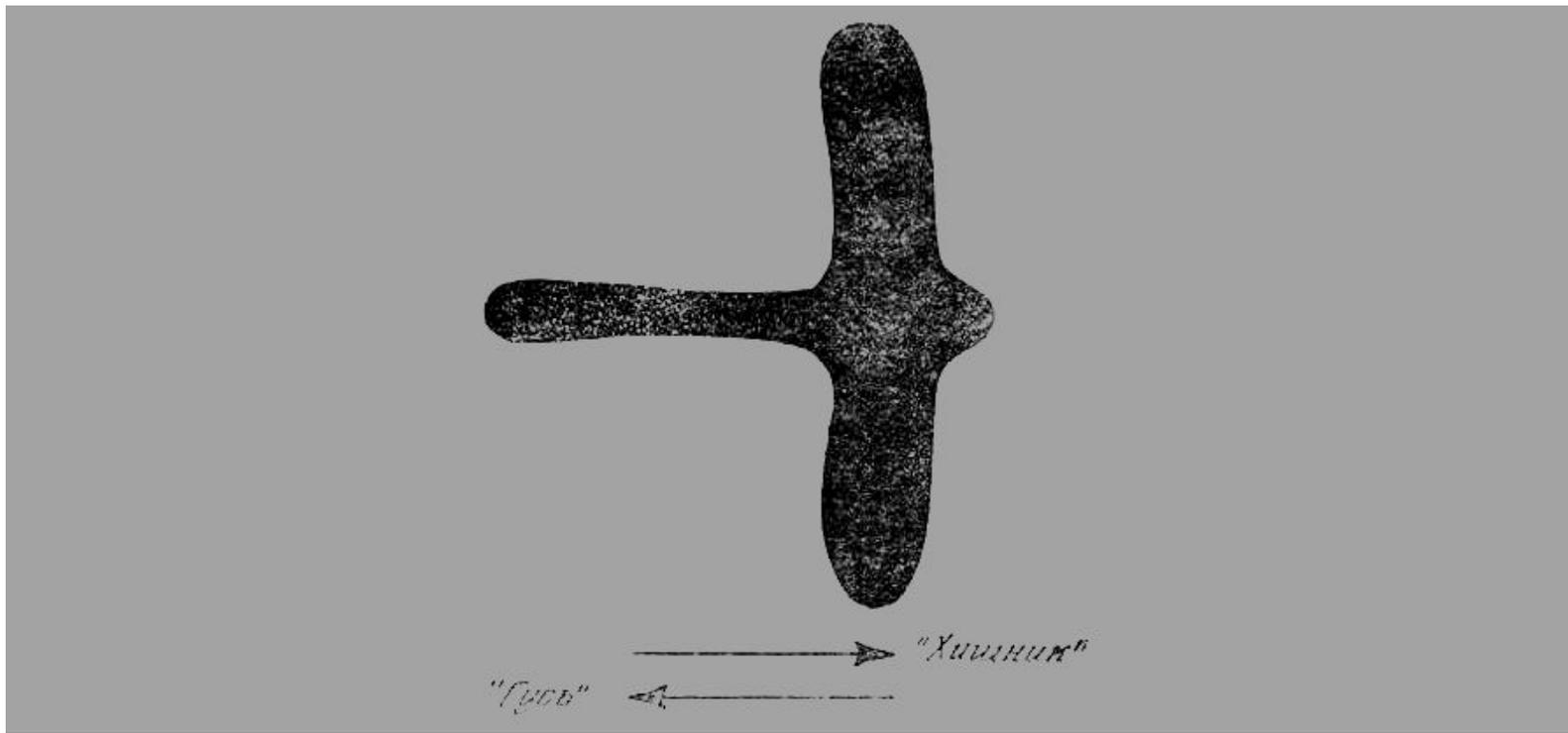




Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Модели самца трехиглой колюшки, которые вызывают нападения со стороны самца, охраняющего свою территорию.

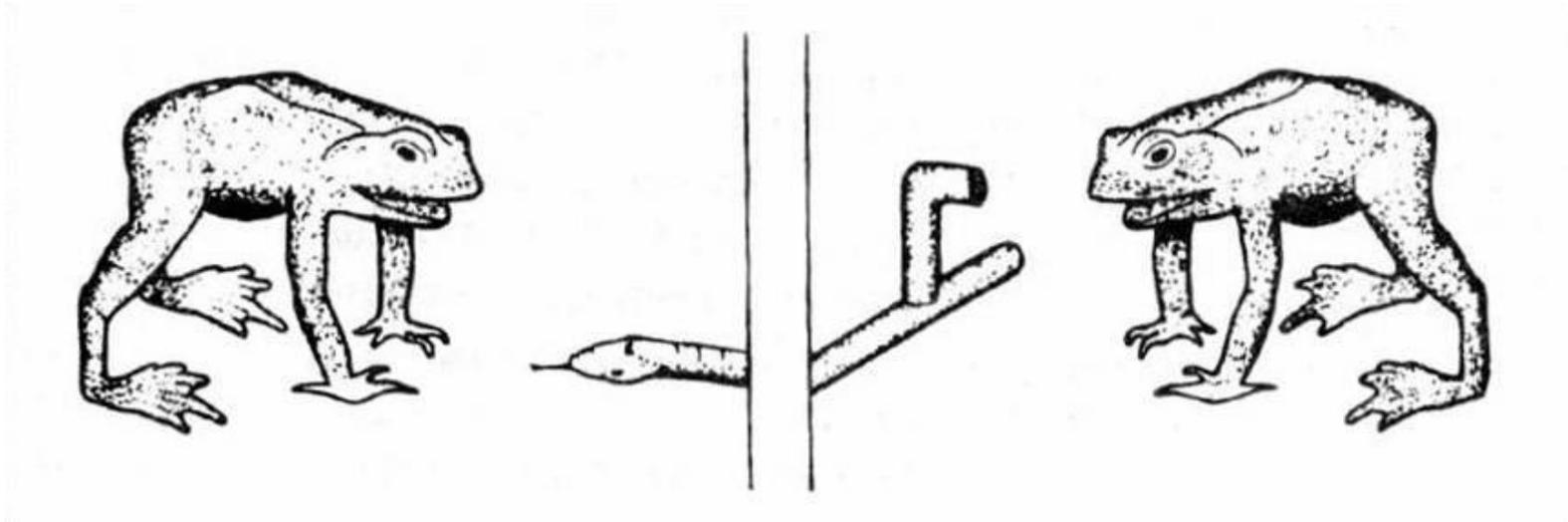
Изображенные внизу четыре модели очень примитивны, но их красная нижняя часть оказывается достаточно эффективным раздражителем, чтобы вызвать нападение.



Силуэт «гусь-хищник», использованный при изучении реакции тревоги у гусей и других птиц.

Реакция птицы зависит от того, в каком направлении исследователи перемещают эту модель.



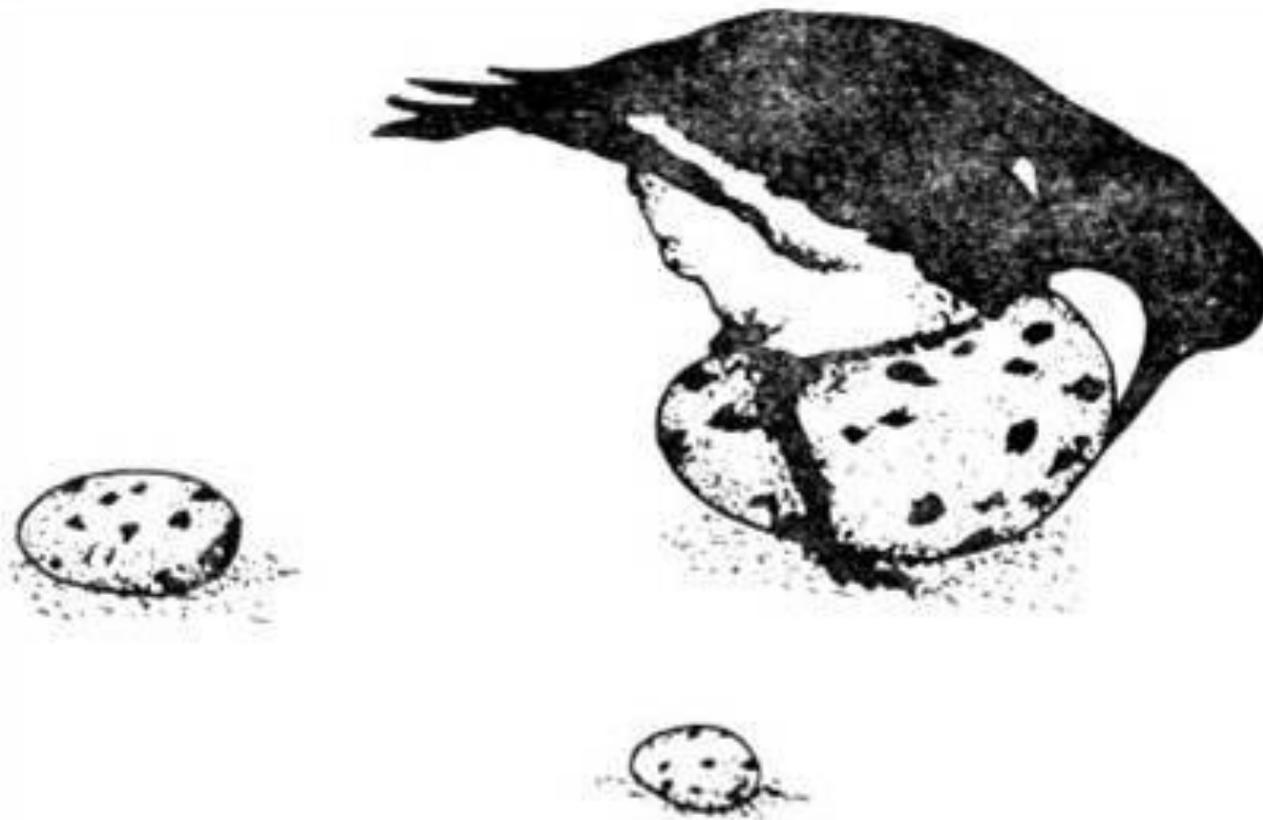


Видоспецифическая оборонительная реакция лягушки на угрожающие стимулы: слева — на ключевой стимул (змея), справа — на имитацию ключевого стимула (изогнутая трубка)



- Утрированные ключевые стимулы часто называют «сверхстимулами» или «сверхнормальными стимулами». Такие стимулы могут вызывать более сильную реакцию, чем естественные, и животные могут проявлять большее предпочтение к таким искусственным стимулам, чем к естественным.





Пример **сверхнормального стимула**: кулик-сорока пытается насиживать гигантское яйцо, предпочитая его собственному яйцу (справа) и яйцу серебристой чайки (слева). Исходное место гнезда находилось на равном расстоянии от трех использованных для тестирования яиц



ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Поведение животного — это не всегда пассивная реакция на внешние раздражители. Во многих случаях, достигнув состояния специфической готовности к какому-то виду деятельности (например, готовности к размножению), оно активно ищет **стимулы**, при действии которых эта деятельность могла бы осуществиться.

Вслед за У. Крэгом К. Лоренц называет эту фазу поведенческого акта **поисковой** (или **аппетентной** – *appetitive*).



Так, в начале сезона размножения самцы территориальных видов птиц **выбирают место для гнезда и охраняют занятый участок**, ожидая появления самки. У ряда видов, образующих пары лишь на один сезон, самец в начале весны должен разыскивать самку.



Поисковая фаза оканчивается, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций.

Например, выбор гнездовой территории иногда ограничивается перелетом в определенное, ранее уже использованное место, а в других случаях требует и длительных поисков, борьбы с другими самцами, а при поражении – выбора нового участка.

По представлению Лоренца, именно поисковая фаза поведенческого акта относится к категории целенаправленного поведения, так как совершаемые действия подчинены определенной цели, которая может быть достигнута разными путями.



Поисковая фаза, как и завершающий акт, строится на врожденной основе.

В ходе онтогенеза эта основа дополняется приобретенными реакциями. Именно поисковое поведение является средством индивидуального приспособления животных к окружающей среде, причем это приспособление бесконечно разнообразно по своим формам.

Основу формирования поискового поведения в онтогенезе составляют такие процессы, как привыкание и обучение во всех его многообразных формах. Именно к поисковой фазе поведенческого акта относятся и **проявления элементарной рассудочной деятельности животных**, когда для достижения цели животное в новой для него ситуации пользуется ранее сформировавшимися у него понятиями и уловленными им эмпирическими законами, связывающими предметы и явления внешнего мира



Простая схема "**поисковое поведение – ключевые стимулы – завершающий акт**", которую обычно используют для описания поведения, оказывается включенной в более сложную систему.

Так, например, в некоторых случаях поисковое поведение приводит не к завершающему акту, а к такому сочетанию раздражителей, которое стимулирует следующую **фазу поискового** поведения.



ЗАВЕРШАЮЩИЙ АКТ

В отличие от вариабельного по форме поискового поведения непосредственное осуществление стоящей перед животным цели, удовлетворение руководившего им побуждения происходит в форме **видоспецифических ФКД.**

Они лишены приобретенных элементов и могут совершенствоваться в онтогенезе только за счет созревания ответственных за них структур мозга, но не за счет обучения.

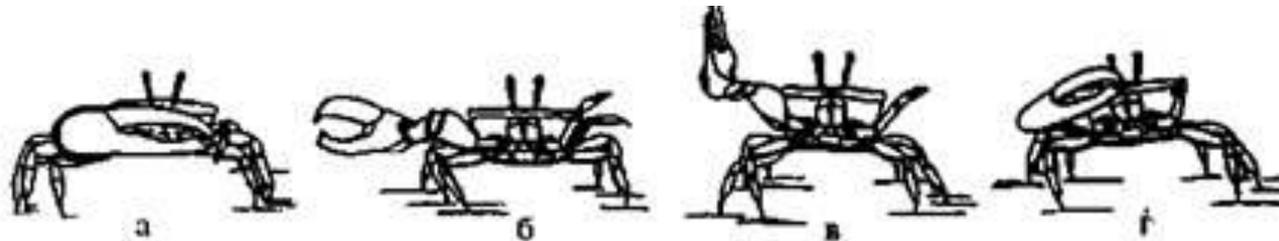


Рис.3.2. Пример типичного фиксированного комплекса действий “манящего” движения у крабов рода *Uca*. Краб сначала подтягивает клешню к телу (а), затем отводит ее вбок (б), поднимает вверх (в) и по дуге возвращает ее в исходное положение (г)

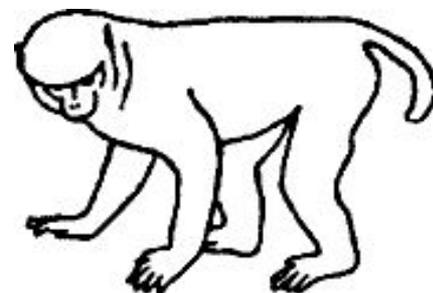
- Комплексы фиксированных действий (=фиксированные комплексы действий, фиксированные схемы действий) представляют собой сложные стереотипные движения, образующие высокоорганизованную последовательность (англ.: fixed-action pattern).
- Комплексы фиксированных действий врожденные, осуществляются *практически* с первого же раза (хотя возможно их совершенствование в определенных пределах), видоспецифичны (одинаковы у всех особей одного вида), отличаются шаблонностью (стереотипны по порядку и форме исполнения).



- Характерные примеры сложных комплексов фиксированных действий — различные ритуалы, имеющие символическое значение и служащие для коммуникации (брачные ритуалы, битвы между самцами), пение у певчих птиц.
- В поведении насекомых также имеется много ярких примеров: плетение паутины пауками, строительство сот пчелами.
- Многие виды поведения млекопитающих и птиц по своей сути заложены как комплексы фиксированных действий, однако способны совершенствоваться с накоплением индивидуального опыта: строительство плотин и хаток бобрами, охота у хищников и др.



Типичные примеры таких ФКД – различные формы угрожающего и полового поведения, специфические позы "выпрашивания пищи", подчинения и др.





Пример комплекса фиксированных действий: серый гусь возвращает яйцо, выкатившееся из гнезда, производя движения головой из стороны в сторону. Ключевой стимул, запускающий данное поведение – вид объекта рядом с гнездом. Если гусь потеряет яйцо во время этого процесса, то он прекратит покачивания головой, но продолжит производить «подталкивающие» движения по направлению к себе. Чтобы заметить потерянное яйцо, он должен сначала усесться на гнездо, и лишь после этого запустится новый комплекс фиксированных действий. Если положить рядом с гнездом какой-либо неадекватный объект (игрушечную собачку, дверную ручку), то гусь подкатит его к гнезду, но, скорее всего, не оставит его там



Пример комплекса фиксированных действий: поведение выпрашивания пищи. Недавно вылупившиеся птенцы запрокидывают голову, открывают рот и издают громкий писк. Ключевой стимул, запускающий данное поведение – родители, севшие на край гнезда (определяется по затенению и/или вибрации гнезда).



Пример комплекса фиксированных действий: роющая оса помещает парализованного сверчка в норку в качестве корма для своих личинок. Она кладет сверчка около заранее подготовленной норки (ключевой стимул – вид норки), затем заходит в норку и проверяет ее (ключевой стимул – присутствие сверчка в 2,5 см от норки), затем затаскивает сверчка в норку (ключевой стимул – присутствие сверчка в 2,5 см от норки). Оса не может перескочить через стадию осмотра норки, и если экспериментатор переместит сверчка, то снова и снова заходит в норку для ее осмотра



Подчеркивая тот факт, что реакции типа завершающих актов у всех представителей вида (или более крупной систематической категории) одинаковы и проявляются у молодых животных без специального обучения, К. Лоренц назвал их ***эндогенными движениями.***



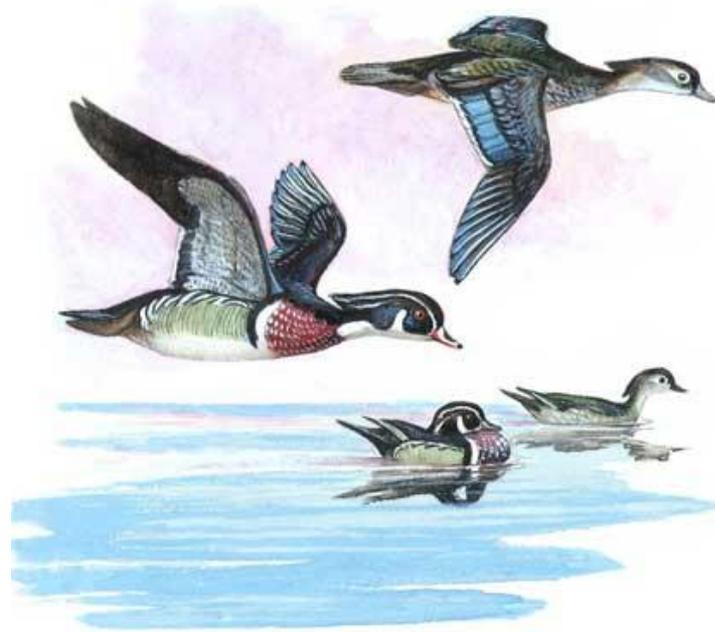
Именно реакции типа завершающих актов и представляют собой, по Лоренцу, *инстинктивные движения в чистом виде*, как это было определено выше. Такие реакции часто оказываются филогенетически более консервативными, чем многие морфологические признаки. Примерами их служит одновременное вытягивание крыла и ноги, а также шеи и крыла, наблюдаемое у всех птиц.



Рассматривая стабильные видоспецифические формы инстинктивного поведения, К. Лоренц вслед за Ч. Уитменом указывал, что зачастую они оказываются более древними и охватывают более широкую группу животных, чем некоторые морфологические признаки, на которых основывается систематика. Например, у ночной цапли рода *Nycticorax* церемония приветствия аналогична таковой у южноамериканской цапли рода *Cochlearius*, что указывает на их общее происхождение.



В одной из своих работ Лоренц показал, насколько расширяются возможности систематики, если в качестве таксономических признаков использовать особенности поведения. Они позволят, в частности, дифференцировать виды, совершенно не различимые морфологически. Вскоре Лоренц подтвердил этот тезис, изучив ритуалы ухаживания у 16 видов уток.



Оказалось, что некоторые признаки, например "односложный писк" у птенца и "реакция питья как сигнал мира", характерны для всех видов отряда утиных.

Некоторые виды и семейства этого отряда отличаются друг от друга и по морфологическим, и по поведенческим признакам.

Например, группа гусеобразных отличается от прочих утиных как по характеру писка подросшего птенца, так и однотонностью окраски.



Между тем, в других случаях поведенческие признаки служат единственным достоверным отличием данного вида от близкородственных. Например, мускусные утки перед спариванием совершают характерные движения головой, как будто бы птица "нацеливается" клюнуть другую. Такая форма поведения не встречается у родственных мускусной утке видов и надежно отличает ее от всех остальных.



Мускусная утка



Вслед за Лоренцем другие исследователи подробно проанализировали многие систематические группы. В качестве примера можно указать исследование поз угрозы и ухаживания у 15 видов пауков.



Важный этап в изучении эволюционных аспектов поведения составили работы Н. Тинбергена и его школы.

- Примеры некоторых сложных **стереотипных действий человека**, сходных с фиксированными комплексами действий: **смех**, **плач** (и другие выражения эмоций), **кашель**, **чихание** (и другие защитные рефлексy) и др.
- Чем более развит мозг и сложнее поведение, тем меньше роль врожденных стереотипных форм поведения, и тем большую роль приобретают обучение и разум.
- Человек способен путем обучения и сознания и волевого усилия в некоторых пределах изменять протекание этих реакций (их можно размягчить).

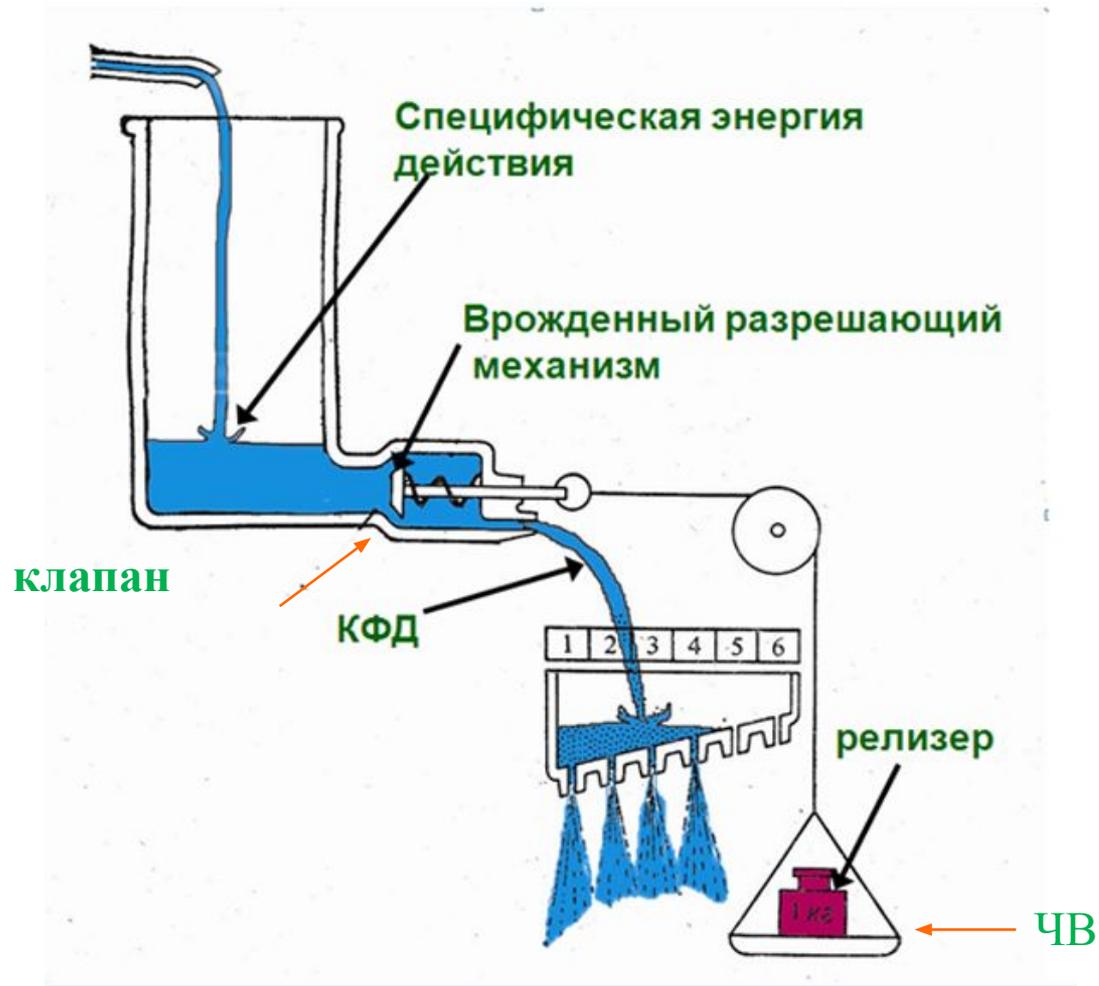


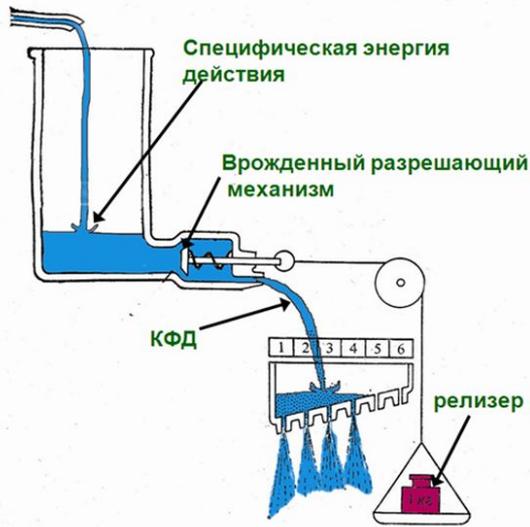
СПОНТАННОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ

- Третьим компонентом концепции Лоренца является представление о спонтанности инстинктивных форм поведения. Наряду со строго рефлекторным проявлением многих инстинктивных действий в ответ на ключевой стимул в ряде случаев они возникают спонтанно, без явных внешних стимулов. Реакция протекает в «холостую» или в «пустоте».

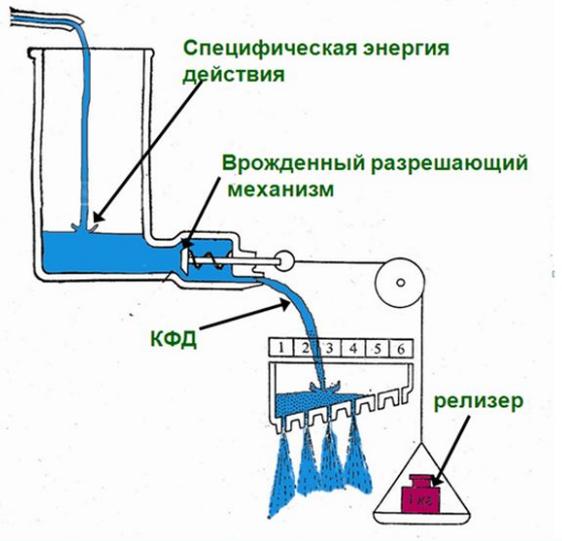


ПСИХОГИДРАВЛИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ К.ЛОРЕНЦА





При повышении мотивации, например при лишении животного пищи, накапливается "специфическая энергия действия", т.е. энергия, которая относится только к чувству голода и не связана ни с какими другими типами поведения. В модели это представлено как постепенное накопление воды в резервуаре (Р), куда она поступает через кран (К). Вытекание воды из резервуара представляет собой активность животного, в частности двигательную активность. В норме выход из резервуара закрыт клапаном (Кл), который снабжен пружиной (П). Клапан открывается двумя способами. Первый — это помещение на чашку весов (ЧВ) грузов разного веса, что соответствует действию различных внешних раздражителей. Постепенно нарастающее давление воды в резервуаре и груз на чашке весов действуют в одном направлении: открывают клапан. Чем выше уровень воды, тем меньший груз необходимо добавить на чашку весов, а иногда открывание клапана обеспечивает только давление воды — это будет соответствовать активности вхолостую.



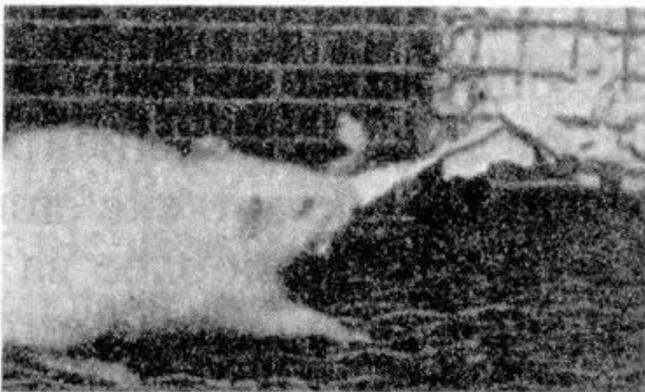
- Разные типы активности животного представлены в модели в виде разных отверстий в градуированном наклонном лотке (Л). При слегка открытом клапане воды выливается мало, она попадает лишь в первое, самое нижнее отверстие лотка. Это соответствует форме активности, имеющей самый низкий порог, т.е. одной из форм поискового поведения. Если клапан открывается сильнее, вода выливается и через другие отверстия лотка, что соответствует активности с более высоким порогом. Если вся вода вылилась, поведенческая реакция не проявляется, как бы ни были сильны действующие на животное стимулы. Понятие **"истощение двигательного акта"**, которое используется в классической этологии, относится именно к этому случаю



Соотношение врожденного и приобретенного в ИНСТИНКТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ



а



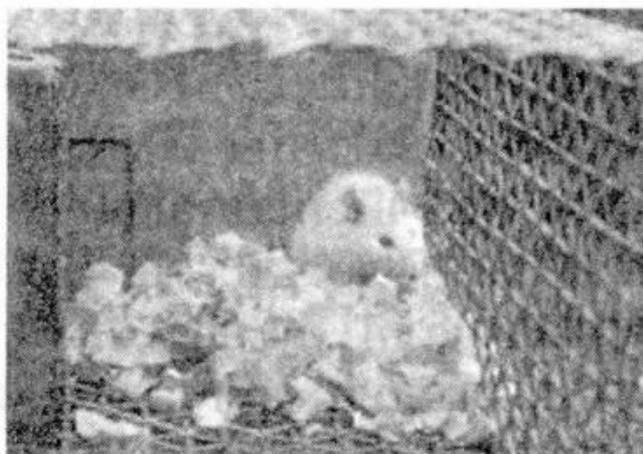
б



в



г



Белая крыса, впервые строящая гнездо в своей домашней клетке. И использование гнездового материала, и собственно конструкция гнезда не отличаются от таковых у животных, имеющих соответствующий опыт



- У млекопитающих и птиц (в отличие от насекомых), инстинкт задает программу поведения лишь в целом, без детализации.
- Для реализации инстинкта в ряде случаев необходимо обладание некоторыми базовыми **видоспецифическими** навыками, которые формируются на основе созревания мозга в соответствующие **сенситивные периоды**. Например, все крысы строят одинаковые гнезда, однако крыса не может правильно построить гнездо, если не имела опыта обращения с твердыми предметами.
- Кроме того, у высших видов млекопитающих (хищных, приматов) и некоторых птиц для правильного выполнения инстинктивного действия требуется длительное накопление индивидуального опыта. Например, инстинкт охоты у хищных задан лишь в общих чертах (в частности, для кошачьих характерен укус жертвы в шею, однако детеныш способен правильно выполнить этот прием лишь после долгой тренировки).



Исследование генетики ИНСТИНКТОВ:

1 и 2: различные действия двух видов неразлучников при переносе гнездового материала

3: некоординированные действия неразлучника-гибрида

4: через год гибрид научается носить материал в клюве, однако все равно выполняет поворот головы к хвосту

В конечном счете, гибрид научается переносить материал более-менее ЭКОНОМНЫМ СПОСОБОМ

1 Nests made with long strips—no tucking behavior

Fischer's lovebird



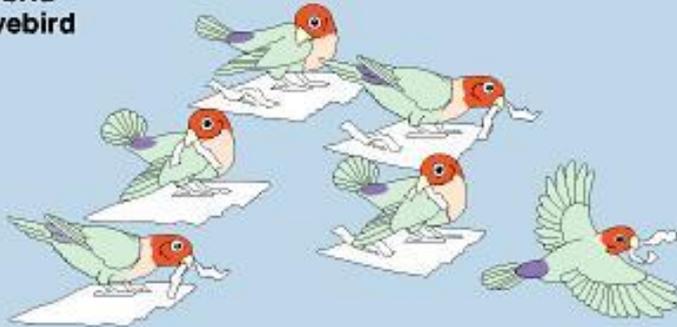
2 Nests made with short strips—tucking behavior

Peach-faced lovebird



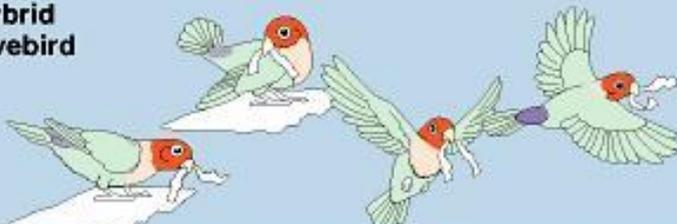
3 Hybrid nests made with intermediate-length strips—in first mating season, unsuccessful tucking behavior

Hybrid lovebird



4 In later seasons, only head-turning behavior

Hybrid lovebird



Конфликт между инстинктивными программами поведения

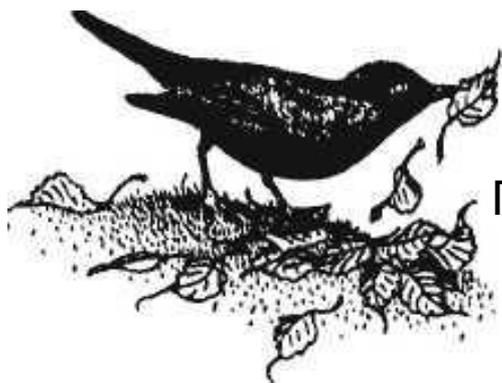




Смещение
активности



Мозаичное
движение



Переадресованная
реакция



Конфликтное поведение:

Скворец, встретив соперника, вместо того чтобы броситься в драку, перебирает свое оперение. Мозаичное движение: животное начинает одновременно несколько действий, но ни одно не завершает. Так, “рассерженная” чайка поднимается на ноги и опускает голову, готовясь клевать, приподымает крылья, чтобы нанести удар, но застывает в этой позе.



- Переадресованная реакция — животное направляет свои действия на другой объект: черный дрозд яростно клюет листья при виде соперника;
- Рассерженный человек, не имея возможности выразить свои чувства прямо, досадливо чешет затылок. Когда, сжав кулаки и сделав угрожающий шаг вперед, он застывает в этой позе, не способный закончить свои действия, то совершает мозаичные движения. Переадресованная реакция: человек изливает свои чувства на замещающем объекте — столе, по которому ударяет кулаком и который подходит для этой цели так же, как древесный лист, на котором дрозд вымещает свою “ярость” в подобной ситуации



ИЕРАРХИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ТИНБЕРГЕНА

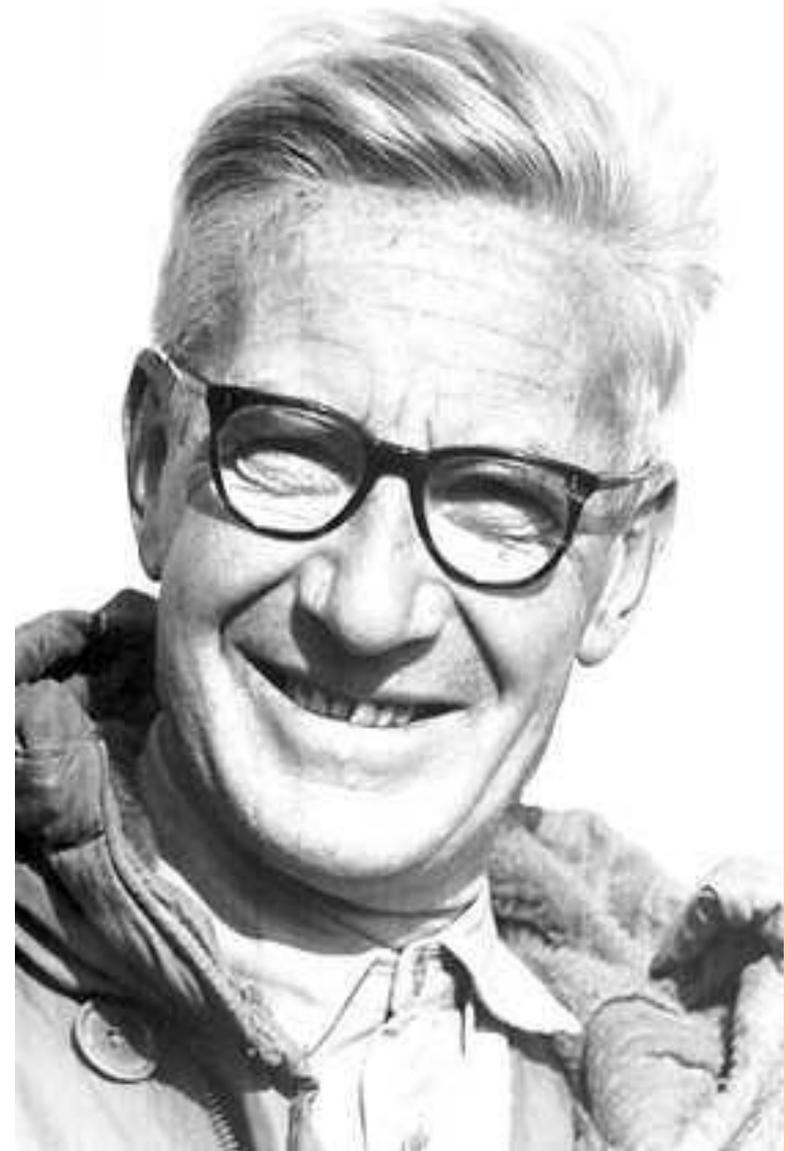
- **Инстинкт — иерархически организованный нервный механизм, который отвечает на определённые предлагаемые и разрешающие импульсы полностью скоординированными, жизненно важными и свойственными виду движениями.**



В основе теории Нико Тинбергена лежит представление о наличии функциональных центров, отвечающий за реализации инстинктивного поведения. Инстинкт, по Тинбергену, **состоит из последовательности отдельных поведенческих актов.**

Последовательное выполнение простых двигательных актов обеспечивается благодаря наличию **иерархии контролирующих их центров.**

Под действием внутренних и внешних факторов усиливается возбуждение центра, отвечающего за appetentное поведение, в результате животное начинает активный поиск раздражителей. После того как стимул будет найден, снимается блок с центра, отвечающего за завершающую фазу поведения.



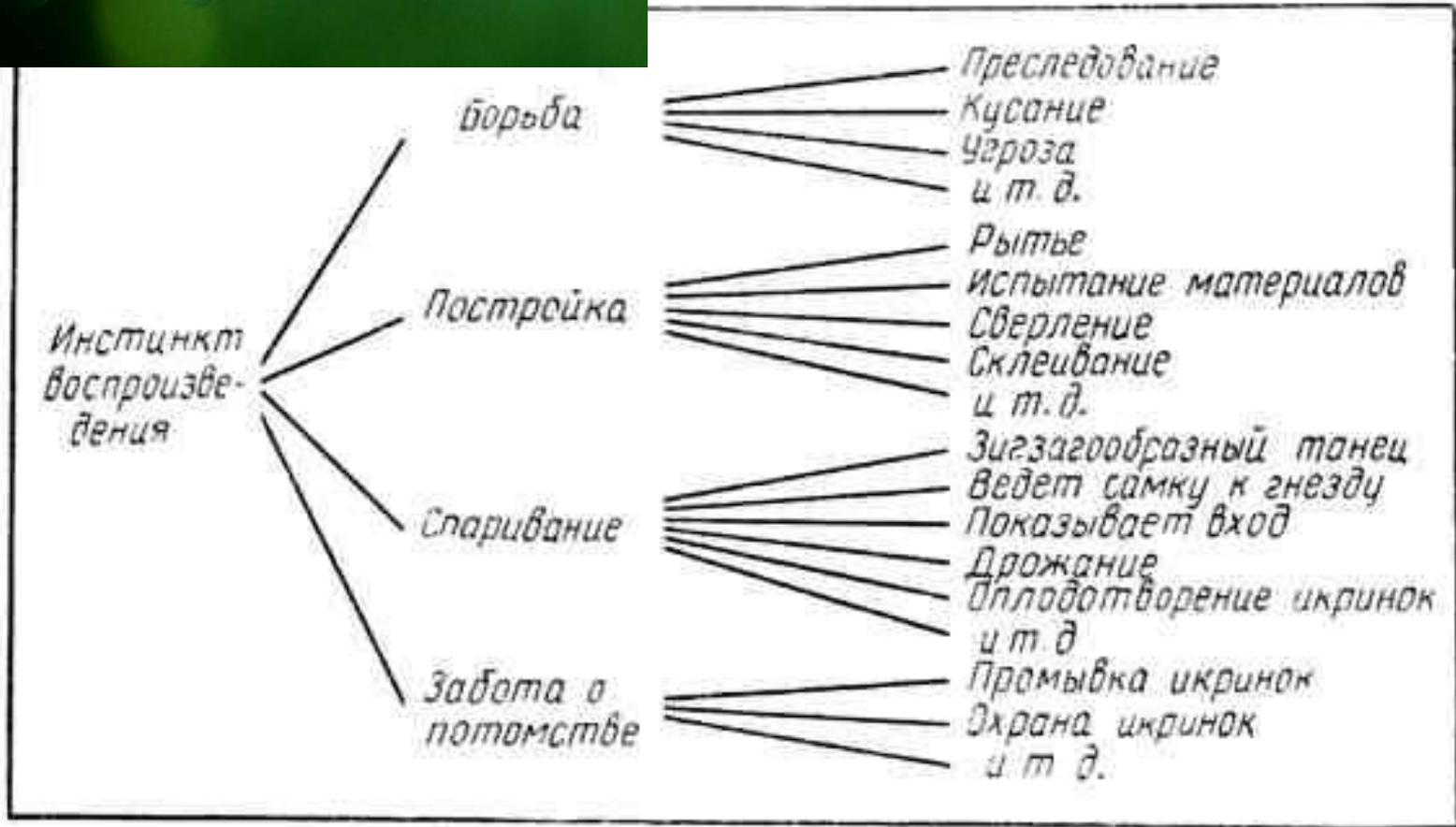
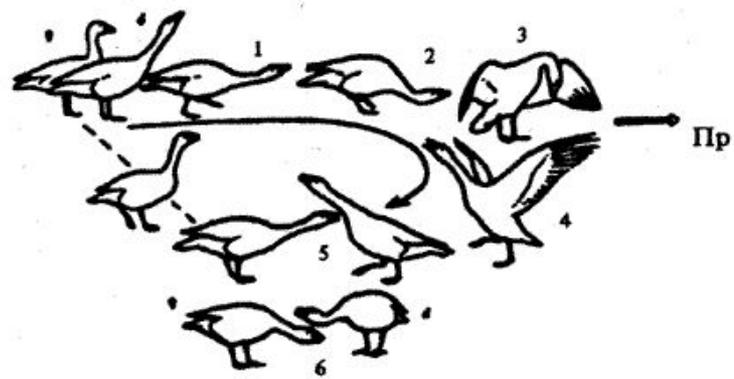


Рис. 6. Схема иерархической организации полового инстинкта трехиглой колюшки (самца) (по Tinbergen, 1952)

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

Под действием внутренних и внешних факторов **усиливается возбуждение центра**, отвечающего за appetentное поведение, в результате животное начинает активный поиск раздражителей. После того как стимул будет найден, **снимается блок с центра**, отвечающего за завершающую фазу поведения. Этот акт благодаря афферентной сигнализации изменяет состояние определенных областей мозга, и инстинктивная деятельность прекращается. Она может возобновиться лишь после накопления новой порции гипотетической специфической энергии в нервных центрах (overflow activities—переливание через край) или при воздействии специфического раздражителя из внешней или внутренней среды.

