

Н.В. ФЕДОТА, В.А. БЕЛЯЕВ,
А.Н. КВОЧКО

ЗООПСИХОЛОГИЯ



Н.В. ФЕДОТА, В.А. БЕЛЯЕВ, А.Н. КВОЧКО

ЗООПСИХОЛОГИЯ

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Часть 1

591.1
Ф 32

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВПО «СТАВРОПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

Н.В. ФЕДОТА, В.А. БЕЛЯЕВ, А.Н. КВОЧКО

**ЗООПСИХОЛОГИЯ:
ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ**

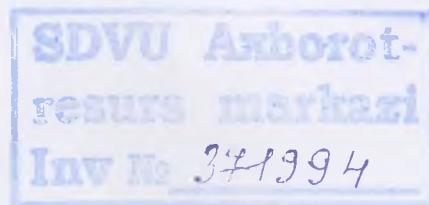
Учебное пособие

Часть 1

Допущено Учебно-методическим объединением высших учебных заведений
Российской Федерации по образованию в области ветеринарии и зоотехнии:
монография в качестве учебного пособия для студентов высших учебных
заведений, обучающихся по специальности 36.05.01 Ветеринария (квалификация
«ветеринарный врач»)

✓
Ставрополь

2015



УДК 591.1

ББК 28.673

Ф32

ISBN

Зоопсихология: психофизиологические аспекты поведения животных :
учебное пособие. Часть 1 / Н. В. Федота, В. А. Беляев, А. Н. Квочко. – Ставрополь :
АГРУС Ставропольского гос. аграрного ун-та, 2015. – 224 с.

Содержит сведения по истории изучения поведения животных, методам исследования их поведения, механизмам регуляции поведения животных, уровням поведения и эволюции животного мира, а также суточным и биологическим ритмам у животных. Приведены вопросы по самопроверки, а также глоссарий по часто используемым терминам.

Предназначено для студентов по специальности «Ветеринария», аспирантов, молодых ученых и практикующих ветеринарных врачей.

Рецензенты:

Тимченко Л.Д., доктор ветеринарных наук, профессор, заведующая ПНИЛ экспериментальной иммуноморфологии, иммунопатологии и иммунобиотехнологии ЦКП ФГАО ВПО «Северо-Кавказский федеральный университет»

Кононов А.Н., доктор ветеринарных наук, доцент, профессор кафедры эпизоотологии и микробиологии ФГБОУ ВПО «Ставропольский государственный аграрный университет»

Ипполитова Т.В., доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой физиологии, фармакологии и токсикологии ФГБОУ ВПО «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. К.И. Скрябина»

ISBN 978-5-9596-1166-8

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
РАЗДЕЛ 1. ИСТОРИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЗООПСИХОЛОГИИ.....	7
РАЗДЕЛ 2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ.....	35
2.1. Назначение и требования к методам исследования.....	35
2.2. Описательные методы.....	36
2.3. Экспериментальные методы.....	37
РАЗДЕЛ 3. МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ.....	42
3.1. Нервная регуляция поведения.....	42
3.2. Сенсорные процессы и восприятия.....	46
3.3. Экологическая обусловленность чувств животных.....	70
3.4. Акустическая коммуникация.....	90
3.5. Коммуникация между животными различных видов.....	99
РАЗДЕЛ 4. УРОВНИ ПОВЕДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНОГО МИРА.....	107
4.1. Эволюция поведения.....	107
4.2. Концепция инстинкта.....	111
4.3. Врожденный пусковой механизм.....	114
4.4. Аспекты долговременного импринтинга.....	121
4.5. Импринтинг как наука.....	124
4.6. Методы изучения инстинктов.....	130
РАЗДЕЛ 5. СУТОЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ.....	135
5.1. Суточные ритмы.....	135
5.2. Циркадные ритмы.....	139
5.3. Сезонность размножения и фотопериод.....	148
5.4. Физиология и регуляция линьки у птиц.....	153
5.5. Миграции.....	164
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ.....	174
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	175
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	218

ВВЕДЕНИЕ

Зоопсихология – сложная и многогранная область, включающая данные многих смежных дисциплин. Она изучает проявления, закономерности и эволюцию психического отражения на уровне животного, происхождение в онто- и филогенезе психических процессов и предысторию развития человеческого сознания.

Предметом изучения зоопсихологии является комплекс проявлений поведения и психики, единый процесс психического отражения, как продукт внешней активности животного.

Поведение – совокупность внешней преимущественно двигательной активности животного, направленной на установление жизненно необходимых связей организма со средой.

Психика – это форма отражения объективной реальности, позволяющая животному адекватно ориентировать свою активность по отношению к компонентам среды.

Зоопсихолог познаёт психику животного через психологический анализ его поведения. При этом, анализируя конкретные формы двигательной активности, структуру действий зоопсихолог формирует представление о тех или иных психических качествах и процессах животного.

Задачи зоопсихологии включают:

1. Изучение животных, стоящих на разных ступенях развития (от амёбы до приматов).

2. Изучение онтогенеза индивидуального развития психической деятельности.

Решение этих задач невозможно без преодоления проблем, стоящих перед наукой. К ним относятся:

1. огромное количество видов животных;

2. различия в экологических средах обитания животных;

3. сложность количественной оценки;

4. проблема изучения разума (нет критерия для оценки разума животных) - т.к. в поведении животных переплетены инстинкты, навыки и разумное поведение.

Поведение животных достаточно сложно, и для того чтобы хорошо его понять, необходим широкий набор теоретических и практических подходов. И именно междисциплинарный подход делает поведение животных такой захватывающей областью исследований.

Место зоопсихологии в системе других наук.

1. Сравнительная психология по Ярошевскому - направление исследований, в которых сопоставляются способности к обучению животных различных эволюционных ступеней развития. Это наука о закономерностях происхождения и развития психики животных и человека. Об общем и различном в их психической деятельности.

2. Этология - наука, объединяющая общие биологические и зоологические подходы к поведению животных. Этологов поведение животных интересует, как экологический фактор и, как фактор приспособления животных к условиям среды. Изучая поведение животных, этологи выделяют генетически фиксированные компоненты поведения, которые являются устойчивыми и на основании этого, определяют существующую классификацию животных. Зоопсихологи изучают психические особенности поведения, этологи - биологические. Этологи изучают поведение животных в естественных, природных условиях обитания.

3. Физиология высшей нервной деятельности (ВНД) – изучают нервные процессы в головном мозге, спинном мозге при поведении животных.

Знание психики животного позволяет применять их в:

- сельском хозяйстве (существование в стаде эмпатии, проблема общения человека с животными, ихтиопсихология, акклиматизация и доместикация полезных животных, урбанизация диких животных).

- медицине (для лечения расстройств у людей с помощью изучения расстройств психической деятельности животных, на животных проводят эксперименты в том случае, когда они не возможны на человеке);
- антропологии (необходимы знания о биологических предпосылках антропогенеза);
- возрастной психологии (зоопсихологические исследования помогают выявить биологические основы развития детской психики. Поведение ребёнка (на ранних этапах развития) формируется под влиянием ключевых раздражителей);
- педагогической психологии (общение людей с животными имеет большое воспитательное значение, способствует умственному развитию детей).

РАЗДЕЛ 1. ИСТОРИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЗООПСИХОЛОГИИ

В средние века одним из главных философских вопросов стал вопрос о душе.

В древние времена считалось, что душа присутствует в природе везде, где есть движение и теплота. Первое философское учение, основанное на вере во всеобщую одухотворенность мира, получило название "анимизм". Анимизм явился исторически первым учением о душе. В его основе лежало убеждение в том, что у всего, что существует на свете, есть элементы души. Душа же понималась как независимая сущность, отделенная от тела и способная управлять всеми живыми и неживыми предметами. Древние философы - идеалисты исходили из представления о некоем изначальном "мире идей" - "мировом разуме", аналогичном понятию Бога в более поздних церковных учениях. Порождением этого универсального разума является душа человека и животных, которая, как утверждал Сократ, соединившись с телом, подвергается влиянию чувствительности и направляется в своих действиях влечениями и страстями. Величайший мыслитель древности Аристотель был первым подлинным естествоиспытателем среди философов. Он достаточно много наблюдал за животными разных видов и даже проводил некоторые эксперименты. У муравьев

он подметил зависимость их активности от внешних факторов (освещения). В отношении ряда видов животных он указал на их способность к научению друг у друга; описал он также ряд случаев звукового общения животных, особенно в период размножения. Впервые именно у Аристотеля мы встречаем ссылки на экспериментальные данные о поведении животных. Так, он указывал на то, что после удаления птенцов от родителей они научаются петь иначе, чем последние, и отсюда выводил заключение, что способность к пению не является «даром природы». Таким образом, Аристотель обосновывает представление об индивидуальном приобретении компонентов поведения. Эту способность к индивидуальному обучению и к запоминанию выученного Аристотель признавал за многими животными и придавал ей большое значение. Аристотель отмечал большие различия в поведении разных животных, а также принципиальную разницу между животными и человеком. На этом основании он утверждал, что человек, и животные имеют души разного типа. Человеку Аристотель приписывал бессмертную "разумную душу" - воплощение божественного духа. Душа, по Аристотелю, оживляет тленную материю, но только тело способно к чувственным впечатлениям и влечениям. Поэтому в отличие от человека, наделенного разумом, способностью к познанию и свободной волей, у животных имеется лишь смертная "чувственная" душа. Принятый в учении Аристотеля анимизм под влиянием общей атмосферы, характерной для средневековья, породил представление о том, что душа является божественным сверхъестественным началом, поэтому исследовать ее научными методами нельзя. Попытки подобного рода стали караться церковью, которая присвоила себе безраздельное и исключительно монопольное право заниматься проблемами, связанными с душой. Вскоре против этой концепции восстала иудейско-христианская религия, по которой сущность человека постигается не через разум и рассудочное мышление, а через Высшее существо, которое представляет собой тайну, недоступную смертным. Путь к спасению лежит, поэтому через незнание и веру в догматы.

В средние века в странах Европы получило широкое распространение направление в естественных науках, названное креационизмом (от лат. *creator* - создатель), которое являлось составной частью теологического мировоззрения. Это мировоззрение базировалось на общей идеалистической идее, что все в природе является результатом сознательного действия "Высшего разума" и совершается по предопределенным планам. Согласно этой идее, все существование и развитие природы зависит от Бога, а поведение контролируется наличием или отсутствием души.

Этой точки зрения придерживался крупнейший мыслитель Европы XVII в. Р. Декарт (1596-1650). Он на основании известных в его время фактов создал теорию, объяснявшую поведение на основе механистической модели. Согласно этой модели, информация, доставляемая органами чувств, направляется по чувствительным нервам к отверстиям в головном мозгу, которые эти нервы расширяют; это позволяет «животным душам», находящимся в мозгу, вытекать по тончайшим трубочкам – двигательным нервам – в мышцы, которые надуваются, что либо приводит к одергиванию конечности, подвергшейся раздражению, либо заставляет совершить то или иное действие. Таким образом, отпадала необходимость прибегать к душе, чтобы объяснить, как возникают простые поведенческие акты, хотя Декарт и считал, что наличие «разумной души», локализованной в головном мозгу и составляющей сущность человека, помогает последнему управлять своими страстями и возвышает его тем самым над животными, лишенными разума. Созданное им психологическое учение получило название Картезианство. Основой его теории явилось христианское учение о бессмертии души. Эта идея доминировала в его время среди просвещенной части Европы. Р. Декарт допускал существование души вне тела, а мышление относил к свойствам души. Для души, с его точки зрения, характерно наличие особых мыслительных способностей, которые Р. Декарт называл "мыслящей субстанцией". Возможность существования души вне тела он допускал только для

людей. Душа животных, по его мнению, радикально отличалась от души человека и не могла жить вечно.

Р. Декарт считал, что животные являются автоматами без чувств, разума и знания. Наличие у животных качеств, превосходящих человеческие, он объяснял "развитием или редукцией определенных органов". В одном из своих сочинений он писал: "Также весьма замечательно, что, хотя многие животные больше нас показывают искусства в некоторых своих действиях, но те же самые животные не показывают его вовсе в других действиях; так что все, что они делают лучше нас, не есть доказательство их ума, потому что в таком случае они должны были бы иметь разума больше нас и делали бы все лучше, но скорее у них его вовсе нет; действует же в них природа по устройству их органов: так часы составлены только из колес и пружин, а между тем могут считать минуты и измерять время вернее, нежели мы со всем своим разумом". В связи с этим Декарт считал, что изучать нужно органы, а не поведение животных, которое полностью подчинено анатомической структуре организма. Вопли, которые издает животное в процессе вивисекции, по его мнению, есть не что иное, как скрип плохо смазанного механизма, но никак не проявление чувств.

Таким образом, человек окончательно и бесповоротно стал "венцом творения", а ритуалы и обряды, связанные с почитанием животных, у большинства народов остались в глубоком прошлом. В эпоху Возрождения наука и искусство освободились от догм и ограничений, наложенных на них религиозными представлениями. Стали активно развиваться естественные, биологические и медицинские науки, возродились и преобразовались многие виды искусств. Систематическое изучение поведения животных как неотъемлемая часть научного познания природы начинается с середины XVIII в.

Интересно отметить, что практически с самого начала ученые выделяли две формы поведения. Одну из них называли "инстинктом" (от лат. *instinctus* - побуждение). Это понятие появилось в трудах философов еще в III в. до н.э. и означало способность человека и животных выполнять определенные

стереотипные действия в силу внутреннего побуждения. Вторую категорию явлений называли "разумом". Однако под этим понятием имели в виду не только разум как таковой, а фактически любые формы индивидуальной пластичности поведения, в том числе и те, которые обеспечиваются обучением.

Характерный для того периода развития науки подход к поведению животных демонстрирует в своих трудах французский натуралист Ж. Бюффон (1707-1788). Бюффон был одним из первых натуралистов, который при создании своей системы развития природы руководствовался не только морфологическими различиями животных разных видов, но и их поведением. В своих трудах он достаточно подробно описывает нравы, привычки, особенности восприятия, эмоции и обучение животных. Бюффон утверждал, что многие животные наделены зачастую более совершенным, чем у человека, восприятием, но, в то же время их действия носят чисто рефлекторный характер.

Бюффон выступил с критикой антропоморфического подхода к трактовке поведения животных. Анализируя поражающее своей высокой адаптивностью поведение насекомых, он подчеркивал, что их действия являются чисто механическими. Так, например, он утверждал, что запасы, создаваемые пчелами и муравьями, не соответствуют их нуждам и собираются без всякого намерения, хотя многие его современники склонны были рассматривать эти и подобные им явления как проявления "разума" и "предусмотрительности". Полемизируя с ними, Бюффон подчеркивал, что такие явления, сколь бы сложными и запутанными они ни казались, можно объяснить и, не приписывая животным подобных способностей. В то же время, при описании "естественной истории" отдельных видов он указывал, что одни животные "умнее" других, констатируя тем самым различия в уровне развития их умственных способностей.

Бюффон считал, что такое понятие, как "разум", нельзя использовать для описания элементарных форм поведения животных. В то же время, хотя Бюффон и не использовал термин "инстинкт", при анализе поведения насекомых он был близок к выделению этого понятия. Таким образом, он способствовал созданию

предпосылок для классификации форм поведения. Пытаясь провести рубеж между психикой человека и животных, Бюффон указывал, что основные различия между ними заключаются в том, что животные не имеют представления ни о своем прошлом, ни о будущем. Кроме того, они не способны сравнивать свои восприятия, которые, по его мнению, лежит в основе формирования понятий. Все концепции Бюффона, построенные на реальных фактах, вошли в созданную им единую систему естествознания и стали первой основой будущей науки о поведении и психике животных. Подлинно научное изучение инстинктов животных привело его к заключению, что сложные действия животных являются результатом сочетания врожденных природных функций, доставляющих животному удовольствие, и привычек. Тем самым Бюффон предвосхитил современное понимание структуры поведения животных, намного опередив своих современников.

Одно из первых определений инстинкта принадлежит немецкому ученому, профессору математики и языковедения Гамбургской академии Реймарусу (1694-1768). Согласно его мнению, все действия животных данного вида, которые проявляются без индивидуального опыта и выполняются по одной схеме, следует рассматривать "как чистое последствие естественного и врожденного инстинкта, независимое от намерения, размышления и изобретательности". Согласно представлениям Реймаруса, инстинктивные действия объединяются в достаточно определенную группу поведенческих актов, отличных от других форм поведения животных. Кроме инстинктов, этот ученый допускал наличие у животных и действий, которые можно сопоставить с разумным поведением человека. В эту категорию он включал, прежде всего, способности к подражанию и обучению.

Уже в конце XVIII в. существовали различные взгляды на происхождение инстинкта. Так, совершенно разные точки зрения на это высказывали Кондильяк (1755) и Леруа (1781). Кондильяк сформулировал гипотезу о "генезисе инстинктов", в которой инстинкт рассматривается как результат редукции разумных способностей. Согласно его мнению, индивидуальный опыт,

возникший в результате удачного решения экстренно возникшей задачи, может трансформироваться в автоматические формы поведения, сохраняемые и передаваемые по наследству.

Леруа, напротив, считал, что инстинкт является элементарной способностью, которая превращается в высшее психическое свойство в результате длительных усложнений. Он писал: "Животные представляют (хотя в низшей степени, чем мы) все признаки ума; они чувствуют, демонстрируют очевидные знаки боли и удовольствия; вспоминают, избегают того, что им повредило бы и ищут то, что им понравилось; сравнивают и судят, колеблются и выбирают; размышляют о своих действиях, потому что опыт обучает их, а повторный опыт изменяет их первоначальное суждение". Таким образом, Леруа являлся одним из первых исследователей развития умственных способностей животных.

С начала XIX в. наука о поведении животных прочно перешла в ранг естественных и стала все больше отдаляться от философии. Для этого ей пришлось создать новые методы, опирающиеся на строгие научные основы. Основная заслуга в этом принадлежала французскому естествоиспытателю Ж.-Б. Ламарку (1744-1829). В 1809 г. он издал свою знаменитую "Философию зоологии", в которой психология животных рассматривалась как самостоятельная научная дисциплина. Он полагал, что внешняя среда действует на животный организм опосредованно, путем изменения поведения животного. Вследствие этого опосредованного влияния возникают новые потребности, которые в свою очередь влекут за собой изменения в строении организма путем большого упражнения одних и неупражнения других органов, т.е. через поведение. Ламарк писал: "Организмы изменяются не вследствие прямого на них воздействия среды, а вследствие того, что среда изменяет психику животного...". Более того, он считал, что в основе изменчивости видов лежит "усиление внутреннего чувства животных", которое может привести к образованию новых частей или органов. При всей ошибочности общих положений этой концепции (примат психики как некого изначального организующего фактора, стремление организмов к

«совершенствованию» и т.д.) великой заслугой Ламарка остается то, что он указал на огромную роль поведения, психической деятельности процессе эволюции. Ламарк делил всех представителей животного мира на три группы. При этом он не выделял человека в какую-то особую категорию. Он считал, что человек является частью животного мира и отличается от других животных только степенью сознательности или разумности. В каждой группе животных Ламарк предполагал наличие инстинктов. По его мнению, «...Инстинкт животных, это наклонность, влекущая, вызываемая ощущениями на основе возникших в силу их потребностей и побуждающая к выполнению действий без всякого участия мысли, без всякого участия воли». При этом Ламарк не считал инстинктивное поведение животных чем-то раз и навсегда изначально данным и неизменным. По его представлениям, инстинкты возникли в процессе эволюции в результате длительных воздействий на организм определенных агентов среды. Эти направленные действия и привели к совершенствованию всей организации животного через формирование полезных привычек, которые закрепились в результате многократного повторения. Ибо такое повторное выполнение одних и тех же движений приводило к повторению соответствующих нервных путей и все более легкому прохождению по ним соответствующих нервных импульсов. По Ламарку, «наклонность животных к сохранению привычек и к повторению связанных с ними действий ... распространяется затем в особях путем воспроизведения, или размножения, сохраняющим организацию и расположение частей в достигнутом состоянии. Так что одна и та же наклонность уже существует в новых особях раньше, чем они начали упражнять ее». Такая передача инстинктов от поколения к поколению «без заметных отклонений будет продолжаться до тех пор, пока не произойдет перемены в условиях, существенных для образа жизни». Ламарк видел в инстинктах животных не проявление какой-то таинственной сверхъестественной силы, таящейся в организме, а естественные реакции последнего на воздействия среды, сформировавшиеся в процессе эволюции. Приспособительный характер

инстинктивных действий при этом также являются результатом эволюционного процесса, так как постепенно закреплялись именно выгодные организму компоненты, индивидуально-изменчивого поведения. С другой стороны, и сами инстинкты рассматривались им как изменчивые свойства животного. Тем самым взгляды Ламарка выгодно отличаются от встречаемых до наших дней воззрений на инстинкт как на воплощение неких сугубо спонтанных внутренних сил, обладающих изначально целесообразной направленностью действия.

С середины XIX в. начинается систематическое экспериментальное изучение поведения животных. Так в России отстаивал исторический подход к изучению живой природы выдающейся ученый того времени, один из первых эволюционистов, профессор Московского университета К.Ф. Рулье. Он решительно и обоснованно выступал против представлений о сверхъестественной природе инстинкта. Подчеркивая, что инстинкты необходимо изучать наравне с анатомией, физиологией и экологией животных. Рулье доказывал, что инстинкты являются естественной составной частью жизнедеятельности животных. Зарождение и развитие их он рассматривал как частный случай общей биологической закономерности, как результат материальных процессов, как продукт воздействия внешнего мира на организм. Инстинкт, По Рулье, - это сформировавшиеся на протяжении истории вида, выработанная условиями жизни наследственная реакция на определенные воздействия среды. Конкретные факторы происхождения инстинктов Рулье усматривал в изменчивости, наследственности и постепенном повышении уровня организации животного в ходе исторического развития. В индивидуальной жизни инстинкты могут изменяться в результате накопления опыта. Рулье писал, что подобно тому, как меняются телесные качества животных, «подобно тому, как скот вырождается, как качества легавой собаки, неупражняемой, глохнут, та и потребность отлета для птиц, почему-либо долгое время не отлетавших, может утратиться: домашние гуси и утки делались оседлыми, между тем как их дикие родичи – постоянно отлетные птицы. Лишь изредка отбившийся от дома домашний селезень во время

сиденья его подруги на яйцах, начинает дичать, взлетывать и прибиваться к диким уткам; лишь изредка такой одичавший селезень отлетает осенью с своими родичами в теплую страну и следующую весной опять покажется на дворе, где вывелся». Как перелетный инстинкт, так и нерестовое поведение рыб Рулье пытался проанализировать, опираясь на достижения естествознания его времени. Стремясь к полноценному естественноисторическому объяснению причины перелета птиц, он полагал, что птицы в свое время начали выбирать себе наиболее благоприятные местности. Молодые птицы «и теперь отлетали бы от нас только в то время, когда голод, холод и нужда принудили бы их к этому, и полетели бы потому направлению, по которому постепенно уменьшаются невыгодные для их жизни условия...». Но старые птицы «помнят, как отлетали они прежде... знают, когда наступит срок для заблаговременного отлета,... хотя неблагоприятные для них условия еще не показывались». Следовательно, в таком сложном явлении, как миграция птиц, Рулье усматривал сочетание и врожденных и благо приобретаемых компонентов, видового и индивидуального опыта. Он считал, что у животных «обыкновение, сделавшееся в отце и матери естественно потребностью, отразится и на детях, как отражаются на них вообще привычки и наклонности родителей». Именно такой комплексный анализ поведения животных, стремление по возможности полнее выявить определяющие его экологические и исторические факторы и выдвинули труды Рулье на ведущее место среди естествоиспытателей середины прошлого века.

Автором одного из первых экспериментальных исследований середины XIX века был директор Парижского зоопарка Ф. Кювье (1773-1837), брат знаменитого палеонтолога Г. Кювье. В своей работе он стремился сопоставлять систематические наблюдения за животными в привычной для них среде обитания, с их поведением в зоопарке. Особую известность получили его опыты с бобрами, искусственно выкормленными и воспитанными в неволе в изоляции от сородичей. Кювье обнаружил, что бобренок-сирота успешно строил хатку, несмотря на содержание в неподходящих для этого условиях и при отсутствии

возможности научиться таким действиям у взрослых бобров. Эти опыты сыграли существенную роль в понимании природы инстинкта. Вместе с тем Ф. Кювье удалось зафиксировать и немало других, не менее важных, но не получивших столь же широкой известности фактов. На основе наблюдений за животными в Парижском зоопарке он провел сравнительное изучение поведения млекопитающих нескольких отрядов (грызунов, жвачных, лошадей, слонов, приматов, хищных), причем многие из них стали объектом научного исследования впервые.

Ф. Кювье собрал многочисленные факты, свидетельствовавшие об "уме" животных. При этом его особенно интересовали различия между "умом" и инстинктом, а также между умом человека и "умом" животных. Кювье отметил наличие разной степени "ума" у животных разных видов. Например, Кювьеставил грызунов ниже жвачных только на основании того, что они не отличают человека, который за ними ухаживает, от остальных. В отличие от грызунов, жвачные животные хорошо узнают своего хозяина, хотя могут и "сбиться", когда тот меняет одежду. По мнению Кювье, хищные и приматы имеют наивысшую степень ума, который возможен у животных. Наиболее выраженный "ум" он отмечал у орангутанга. Серьезной заслугой Кювье явилось первое в истории подробное и достаточно точное описание повадок орангутанга и некоторых других обезьян.

Оценивая удивительные по "целесообразности" и "разумности" действия животных, например постройку хаток бобрами, он указывал, что такие действия совершаются не целенаправленно, а как проявление сложного инстинкта, в "котором все слепо, необходимо и неизменно; тогда как в уме все подлежит выбору, условию и изменяемости".

Таким образом, Ф. Кювье впервые показал возможность проявления инстинкта в условиях изоляции от типичных для вида условий среды; попытался провести границу между "умом" и "инстинктом", дал сравнительную характеристику "ума" представителей разных таксономических групп.

Научный подход к изучению поведения животных ведет свое начало с работ натуралистов XVIII в., таких, как Уайт (1720-1723) и Леруа (1723-1789). Однако именно Чарльз Дарвин (1809-1882) считается основоположником научного поведения животных. Дарвин повлиял на развитие этологии в трех главных направлениях. Во-первых, его теория естественного отбора послужила основой для того, чтобы рассматривать поведение животных с эволюционной точки зрения, - это ключевой аспект современной этологии. Во-вторых, взгляды Дарвина на инстинкт могут считаться непосредственно предшествующим взглядам основателей классической этологии. В-третьих, огромное значение имеют поведенческие наблюдения Дарвина, в особенности те, которые основаны на его убеждении в эволюционном единстве человека и других животных. Например, в своей книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) Дарвин пишет: «Мы наблюдали, что рассудок и интуиция, разнообразные чувства и способности, такие, как любовь, память, внимание, любопытство, подражание сообразительность и др., которыми гордится человек, можно обнаружить в зачаточном состоянии у низших животных». В своей книге «О выражении эмоций у человека и животных» (1872) Дарвин развивает эту мысль: «Некоторые проявления чувств у человека, такие, как вздыбление волос в состоянии сильного страха или оскаливание зубов при неистовой ярости, едва ли, можно понять, если исключить из рассмотрения мнение, что когда-то человек пребывал на более низкой стадии и был подобен животному».

Сходство некоторых способов выражения эмоций у различных, но близких видов, как, например, аналогичные движения одних и тех же мышц во время смеха у человека и различных обезьян, гораздо легче понять, если предположить, что они происходят от одного предка. На этом основании он пришел к выводу об общности происхождения обезьян и человека. Большой заслугой Дарвина является и то, что он впервые применил принцип объективного анализа к такому психическому явлению, как выражение эмоций, которое до того момента считалось одним из наиболее субъективных.

Многочисленные наблюдения за поведением животных, проведенные Дарвином в естественных условиях и в неволе, позволили ему четко выделить три основные категории поведения - инстинкт, способность к обучению и элементарную "способность к рассуждению". В настоящее время такой классификации поведенческих актов придерживается большинство исследователей. Дарвин определял инстинкты как "акты, которые могут быть выполнены после некоторого опыта одинаково многими особями одного вида, без понимания цели, с которой эти действия производятся". Дарвин считал, что признаки поведения, как и морфологические признаки, характеризуются наследственной изменчивостью. На примере нескольких инстинктов он показал возможные пути формирования признаков поведения "путем медленного накопления многочисленных слабых, но полезных уклонений", которые "обязаны своим возникновением тем же причинам, какие вызывают изменения в строении тела".

Эти положения Дарвин высказывает в своей книге "Происхождение видов" (1896) и в ряде статей, рассматривая возможные пути формирования таких форм поведения, как инстинкт размножения у кукушки, строительный инстинкт пчел и "рабовладельческий" инстинкт муравьев.

Теория эволюции Чарльза Дарвина анатомически сблизила человека и животных, показав общность их телесного устройства. В биологическом плане человек перестал быть существом особого рода; в его поведении выявилось много общего с животными.

Разницу между психикой человека и высших животных, как бы она ни была велика, Дарвин определял как разницу "в степени, а не в качестве". Его представление о том, что психическая деятельность человека является лишь одним из результатов единого процесса эволюционного развития, стимулировало применение сравнительного метода в психологии. Этот метод может, в частности, заключаться в сборе данных о чертах сходства психики животных и человека, например, в интеллектуальных или речевых способностях. Он был реализован

исследованиями в области зоопсихологии, которые стали активно проводиться в конце XIX-начале XX в.

Друг и последователь Дарвина Романес энергично продолжил работы Дарвина по поведению животных, и его трактат «Умственные способности животных» (1882) является первым обобщением по сравнительной психологии. Однако Романес был не очень критичен в оценке имеющихся данных. Он наделял животных умственными способностями, такими как разум, и чувствами, такими, как ревность. Это с возмущением отверг Морган. В своем «Введении в сравнительную психологию» (1894) Морган свое знаменитое правило: «Мы ни в коем случае не можем представлять какое-либо действие как результат проявления более высоких психических способностей, если его можно объяснить результатом проявления способностей, которые стоят ниже на психологической шкале». Такая позиция привела к значительному улучшению контроля экспериментов и оценки результатов. Этот более скептический подход к поведению животных лег в основу бихевиористской школы в зоопсихологии, родоначальником которой был Уотсон (1913).

В числе первых ученых, обратившихся к проблеме сходства психики животных и человека, был друг и единомышленник Дарвина Дж. Роменс (1848-1894). Наибольшую известность получила его книга "Ум животных" (1888), где он выступил как натуралист, стремившийся доказать единство и непрерывность развития психики на всех уровнях эволюционного процесса. Материалом для этого послужили многочисленные наблюдения за сложными проявлениями поведения у животных разного филогенетического уровня, в том числе и беспозвоночных. Среди множества проявлений поведения позвоночных Роменс выделял "разумные". По его мнению, отличительной особенностью "разумных" действий было их влияние на приспособление животного к новым условиям существования.

Начиная с 1881 года в США Уильям Джеймс и в особенности его сотрудники и последователи, вдохновленные эволюционной теорией Дарвина и

вытекающими из неё следствиями, стали подходить к изучению разума с совершенно других позиций. С их точки зрения проблема заключается не в том, чтобы узнать, из чего построено сознание, а в том, чтобы понять его функцию и его роль в выживании индивидуума. Они выдвинули гипотезу, согласно которой роль сознания состоит в том, чтобы дать животному возможность приспособливаться к различным ситуациям, возникающим с утра до вечера, со дня появления на свет, либо изменения их в зависимости от обстоятельств, либо, наконец, осваивая новые действия, если того требует ситуация.

Большую роль в выработке критериев, необходимых для надежного разделения разных форм поведения, сыграли работы английского психолога К. Ллойда-Моргана (1852-1936). В частности, его интересовала проблема соотношения инстинктов и обучения в поведении животных. В книге "Привычка и инстинкт" Ллойд-Морган рассматривал возможность изменения инстинктов под влиянием индивидуального опыта. Тщательно разграничивая все унаследованное, инстинктивное и индивидуально приобретенное, Ллойд-Морган в то же время обращал внимание на постоянное переплетение этих компонентов в поведении животного. С его точки зрения, инстинктивные действия могут видоизменяться в результате накопления индивидуального опыта, образуя комплексы поведенческих реакций, названные инстинктивными привычками. Вместе с тем Ллойд-Морган обращал внимание на то, что наследуются не только инстинкты, но и способность к усвоению определенных видов индивидуального опыта. Ллойду-Моргану принадлежит также инициатива исследования процесса обучения у животных, успешно реализованная его учеником Э. Торндайком. Ллойд-Морган решительно выступал против антропоморфизма в трактовке феноменов поведения животных. Он сформулировал исключительно важное для экспериментальной работы "Правило экономии", известное под названием "Канон Ллойда-Моргана". Согласно этому правилу, "то или иное действие ни в коем случае нельзя интерпретировать как результат проявления какой-либо высшей психической функции, если его можно объяснить на основе наличия у животного

способности, занимающей более низкую ступень на психологической шкале". Этим положением необходимо руководствоваться экспериментаторам при анализе и трактовке сложных форм поведения животных, которые можно считать проявлениями разума.

Ученик и последователь Уитмена, У. Крэг в своей работе "Влечения и антипатии как составляющие инстинкта" (1918) пришел к выводу, что поведение зависит не только от действующих на животное раздражителей, но и от его внутренних потребностей. Фактически он первым обратил внимание на три главных компонента инстинктивного завершающее действие (*consummately act*).

Огромное значение для развития науки о поведении сыграли работы английского ученого Э. Торндайка (1874-1949). Наряду с И.П. Павловым, он считается основателем научного метода исследования процесса обучения в контролируемых лабораторных условиях. Широкую известность принесли Торндайку его опыты с так называемыми "проблемными ящиками". В последующих экспериментах количество проб и ошибок раз от раза уменьшается. В своей книге "Интеллект животных", изданной еще в 1898 г., Торндайк утверждал, что решение задачи является интеллектуальным актом, и что "правильное" движение появляется как результат активных действий индивида путем последовательного перебора различных манипуляций. Впоследствии подобный способ решения экспериментальных задач получил название: "метод проб и ошибок". Методика "проблемных ящиков" получила широкое распространение и стала использоваться многими экспериментаторами в качестве одного из лабораторных тестов.

По Торндайку, исходным моментом поведенческого акта является наличие так называемой проблемной ситуации, т.е. таких внешних условий, для выхода из которых у животного нет готового двигательного ответа. Разрешение проблемной ситуации определяется взаимодействием организма и среды как единого целого. Животное осуществляет активный выбор действий, а формирование данных

действий происходит путем упражнений. Торндайк сформулировал свою концепцию в ряде законов:

закон упражнения - сила связи между реакцией на ситуацию с самой ситуацией пропорциональна частоте повторения таких совпадений;

закон готовности - повторение таких совпадений изменяет готовность организма к проведению первых импульсов;

закон ассоциативного сдвига - если при одновременном действии стимулов один из них вызывает реакцию, то и другие приобретают способность вызывать ту же самую реакцию;

закон эффекта - любой акт, приводящий в данной ситуации к положительному эффекту, далее ассоциируется с ней, так что если ситуация повторяется вновь, то выполнение этого акта становится более вероятным, чем прежде; напротив, любой акт, оказывающий в данной ситуации отрицательное воздействие на животное, при ее повторении появляется с меньшей вероятностью.

Важнейший вклад в изучение поведения животных внесли австрийский ученый Конрад Лоренц и нидерландский ученый Нико Тинберген, которых считают основателями современной этологии. Научный подход этих ученых был подготовлен исследованиями Уитмена, Крейга в Америке и Хейнрота в Германии, однако именно их работы обеспечили основу для будущего развития этологии, а их подход оказался альтернативным для господствовавшего тогда в Америке бихевиоризма.

В 1973 г. Конраду Лоренцу и Нико Тинбергену вместе с Карлом фон Фришем была присуждена Нобелевская премия по медицине. И Лоренц, и Тинберген подчеркивали важность непосредственного изучения поведения животных в естественной среде. Научный подход Лоренца отличается большей философской направленностью. Лоренц предложил концепцию инстинктивного поведения:

- инстинктивные поведенческие акты генетически детерминированы в результате естественного отбора. Инстинктивные действия возникли потому, что благодаря отбору такое поведение оказалось закодированным в генах организма;

- инстинктивные формы поведения абсолютно обособлены от форм, приобретаемых индивидуально. Между теми и другими нет никаких переходов, они принадлежат к двум совершенно различным категориям;
- существует «взаимная интеркаляция» между инстинктами и условными реакциями.

Лоренц считал, что элементы или единицы поведения бывают либо врожденными, либо приобретенными. Для него центральная проблема теории инстинкта состояла в объяснении адаптивности специфических форм поведения, проявляющихся в определенных ситуациях. В своей книге “Эволюция и модификация поведения” Лоренц развивал информационный подход к проблеме наследственности и среды. Он утверждал, что единственными источниками «информации», направляющими развитие поведения, являются филогенез и научение. Такое использование понятия «информации» было встречено неодобрительно.

Тинберген был талантливым биологом-натуралистом, который провел множество тонких экспериментов в природных условиях. Главное, что отличает исследования Лоренца и Тинбергена - это попытка соединить эволюционное, или функциональное, понимание сути поведения и причинное, или механизменное.

В докторской диссертации "Биологический метод в зоопсихологии" (1902) Вагнер сделал первую сводку своих работ по психологии животных. Он подчеркивал огромное значение зоопсихологии в поиске путей эволюции психических способностей в животном мире - эволюции, которая ведет, в конечном счете, к пониманию генезиса нашего собственного "Я". "Объективный биологический метод" Вагнера отвергал изучение психики человека как пути к пониманию психики животных. Глубокую разработку проблемы инстинкта и научения он дал в своем фундаментальном труде «Биологические основания сравнительной психологии» (1910-1913). Опираясь на большой фактический материал, полученный им в полевых наблюдениях и экспериментах и охватывающий как беспозвоночных, так и позвоночных, Вагнер пришел к выводу,

что инстинктивные компоненты поведения животных возникли и развились под линтовку среды и под контролем естественного отбора и что их никак нельзя считать неизменными, стереотипными. Инстинктивное поведение, по Вагнеру, - это развивающаяся пластическая деятельность, изменяемая внешними воздействиями (рис. 1).

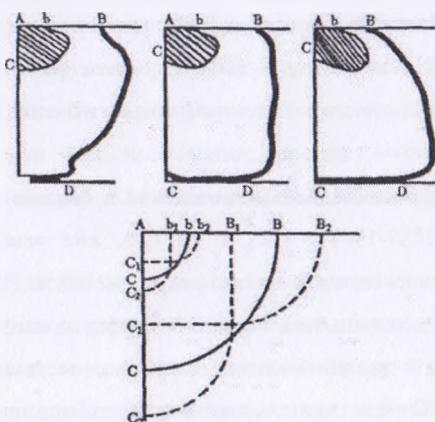


Рис.1. Гнездостроение у городской ласточки (по Вагнеру). Верхний ряд – контуры разных форм ласточкиных гнезд. Постройки различаются, в частности, относительными размерами крыши (AB) и дна (CD), гнезда (вид сбоку). Абс-леток. Внизу – схема Вагнера, изображающая вариабельность гнездостроительного поведения. Внутренняя дуга означает среднюю форму и величину летка. Внешняя – гнезда. Пунктирные линии – отклонения по длине крыши и боковой стенке. Крайние точки (B1,B2,C1,C2,b1,b2,c1,c2) указывают на видиотипические пределы амплитуд изменчивости этих параметров при нормальном гнездостроении.

Вариабельность инстинктивного поведения особенно убедительно была показана Вагнером на примерах конструктивной деятельности пауков и ласточек (рис. 1). Обстоятельный анализ этих фактов привел его к выводу, что лабильность инстинктивного поведения ограничена четкими видиотипическими рамками, что лабильность в пределах вида являются не сами инстинктивные действия, а пределы амплитуд их изменчивости. Тем самым Вагнер предвосхитил одно из основных положений современной этологии.

Практически одновременно с разработкой в США Торндайком основ экспериментальной психологии, в России И.П. Павловым было создано новое направление в физиологии - учение о высшей нервной деятельности, целью которого было объективное изучение психики животных и человека. В основе учения И.П. Павлова лежал рефлекторный принцип, а элементарной единицей всех проявлений высшей нервной деятельности был признан условный рефлекс. Основной задачей данной науки было изучение физиологических механизмов поведения с использованием электрофизиологических, фармакологических и других методов.

Особый вклад в исследование поведения и психики животных внесла Н.Н. Ладыгина-Котс (1889-1963). Так, в 1917 г. она занималась исследованием познавательных способностей макака-резуса методом "проблемных клеток", в 1919 г. были проведены опыты с 10 видами попугаев, направленные на выявление способности птиц к различению цветов. Основные выводы этих работ были опубликованы в "Отчете зоопсихологической лаборатории" при Дарвиновском музее. Она занималась тщательным изучением развития в онтогенезе ряда видов птиц, а также проявлением и вариациями основных инстинктов различных млекопитающих. В 1921-23 гг. Ладыгиной-Котс было проведено более 30 тыс. опытов с волками и собаками на тему "Индивидуальные вариации реакций на зрительные стимулы (цвет, форму, величину, рисунок)". В процессе работы с обезьянами, Н.Н Ладыгиной-Котс была разработана экспериментальная методика "Выбор по образцу", пользуясь которой, она детально изучила зрительные восприятия шимпанзе и установила, что они различают все цвета спектра и тонкие оттенки цветов. Было показано, что шимпанзе различают также геометрические плоскостные и объемные фигуры: треугольники, многоугольники, шары, пирамиды, конусы и т.п. Она выяснила, что шимпанзе быстрее различают и лучше запоминают яркие цветные краски, шарообразную и конусообразную форму, очевидно, соответствующие окраске и форме фруктов и корнеплодов, которыми обезьяны питаются в природных условиях. Эта методика

получила большую популярность у исследователей поведения и рассудочной деятельности животных.

Центральное место в трудах Н.Н. Ладыгиной-Котс занимала проблема элементарного мышления животных как предпосылки человеческого мышления, позволяющего выявить и восстановить предысторию его возникновения в процессе эволюции. Особое внимание уделялось особенностям восприятия, манипуляционной, орудийной и конструктивной деятельности приматов.

Большой вклад в развитие науки о поведении животных в России внесли ученые-физиологи. Среди них необходимо, прежде всего, отметить таких корифеев, как И.М. Сеченов, В.М. Бехтерев, И.П. Павлов и целый ряд его учеников.

И.М. Сеченов (1829-1905) занимался изучением физиологии нервных процессов. Среди главных заслуг этого ученого было открытие процесса торможения, существующего в нервной системе наряду с возбуждением, без которого невозможно представить осуществление центральной нервной системой интегративных функций. Через четыре года после выхода в свет книги "Происхождение видов" была издана книга И.М. Сеченова "Рефлексы головного мозга" в которой он показал, что в основе мышления лежит рефлекторная деятельность мозга, и что психическая деятельность подлежит экспериментальному изучению

В центре научных интересов знаменитого русского ученого В.М. Бехтерева (1857-1928) стояла проблема человека. Крупнейший вклад в науку составили его труды по анатомии мозга и невропатологии. Он ввел понятие сочетательного, т.е. фактически условного рефлекса как приобретенного свойства нервной системы, а также представление о сложных органических рефлексах, т.е. инстинктах, механизм которых он также считал чисто рефлекторным.

Огромный вклад в развитие науки о поведении внес профессор Московского Государственного университета Л.В. Крушинский (1911-1984). Наибольшую известность получили его исследования мышления животных. Л. В. Крушинский

сформулировал рабочее определение рассудочной деятельности, а также предложил оригинальные методики ее лабораторного изучения. Основная ценность этих методик заключалась в том, что они были пригодны для тестирования представителей самых разных видов. Это позволило дать сравнительную характеристику развития рассудочной деятельности в ряду позвоночных, от рыб до высших млекопитающих, проанализировать некоторые аспекты ее морфофизиологических механизмов и роль в обеспечении адаптивности поведения. Кроме того, Л.В. Крушинский проанализировал некоторые аспекты морфофизиологических механизмов рассудочной деятельности животных и ее роль в обеспечении адаптивности поведения, генетическую детерминацию и онтогенез этой формы поведения. Глобальным обобщением всего многообразия полученных в лаборатории фактов стала концепция физиолого-генетических основ рассудочной деятельности животных.

После окончания "эпохи господства учения об условных рефлексах", представления Орбели об эволюции мозга и поведения послужили толчком для развития множества работ, развивающих его научные положения. Академик Л.А. Орбели проанализировал зависимость пластичности поведения животных от степени их зрелорождения.

Советский орнитолог А.Н. Промптов указывал на то, что инстинктивные действия животных всегда включают в себя неотъемлемые, очень трудно отчленяемые, но чрезвычайно существенные условно-рефлекторные компоненты, формирующиеся в процессе онтогенеза. Именно эти компоненты обуславливают пластичность инстинктивного поведения.

А.Н. Промптов подчеркивал значение слияния врожденных и приобретаемых компонентов во всех формах поведения.

Принципиальное значение различий в изменчивости инстинктивного и благоприобретаемого поведения глубоко проанализировал академик А.Н. Северцов, основоположник эволюционной морфологии. В работах «Эволюция и психика» (1922) и «Главные направления эволюционного процесса» (1925) он

показал, что у высших животных существуют два типа приспособления к изменениям окружающей среды:

1 – изменение организации, совершающееся весьма медленно и позволяющее приспособиться лишь к очень медленно протекающим постепенным изменениям среды;

2 - изменение поведения животных без изменения их организации на основе высокой пластичности ненаследственных, индивидуально приобретаемых форм поведения.

В последнем случае возможно эффективное приспособление к быстрым изменениям среды именно благодаря изменению поведения. В этом случае наибольший успех будут иметь особи с более развитыми психическими способностями. Изменения же врожденного поведения могут служить приспособлением к медленным, постепенным изменениям среды, поскольку они требуют много времени для своего осуществления.

А.Н. Северцов подчеркивал, что значение такого приспособления не менее важно, чем приспособление с помощью изменения индивидуально приобретаемого поведения. Он обращал внимание на то, что способность к обучению, к установлению новых ассоциаций зависит от определенной наследственной высоты психической организации. Сами действия не являются при этом наследственными. В инстинктивном же поведении наследственно закреплено и то и другое.

Из многочисленных учеников И.П. Павлова необходимо упомянуть профессора Л.Г. Воронина (1908-1983). На основе результатов собственных исследований и данных мировой литературы Л.Г. Воронин обобщил представления об особенностях формирования условных рефлексов разной сложности у животных, стоящих на разных ступенях развития нервной системы. Поскольку эта классификация базировалась на огромном фактическом материале, она оказалась очень полезной и успешно используется последующими поколениями физиологов высшей нервной деятельности.

Л.Г. Воронин (1977) считал, что в процессе эволюции животных возникло, по крайней мере, шесть уровней нервных механизмов приобретенного поведения. Согласно его терминологии, это: суммационная реакция; угасательная реакция; условный рефлекс, несамовосстанавливающийся после угашения; истинный условный рефлекс; комбинационные условные рефлексы; абстрактно-логические условные связи.

Вскоре в экспериментальной психологии сформировалось несколько направлений, претендующих на самостоятельность. Такими направлениями были: зоопсихология, целью которой является экспериментальное изучение психики животных; сравнительная психология, занимающаяся сравнительным изучением психики разных таксономических групп животных и развитием психики в эволюции. Кроме этого, поведение животных стали изучать и приверженцы таких направлений психологии, как бихевиоризм и гештальтпсихология.

Развитие социальной и экономической сферы в 20 веке и появление целого ряда новых областей человеческой деятельности породили новые задачи, как в научной, так и в технической области. Кроме того, под влиянием новых точек зрения и открытий в физиологии нервной системы зарождающаяся наука психология стала искать новые направления исследований.

За первыми робкими шагами, предпринятыми структуралистами и функционалистами, последовало выдвижение ряда новых подходов; появившиеся концепции, нередко противоречившие друг другу, большей частью опирались на те представления о животных, которых придерживался основатель того или иного направления.

Бихевиористский подход – направление, преобладающее в американской психологии вплоть до настоящего времени. Его основатель Дж. Б. Уотсон провозгласил в 1913 году, что психология получит право считаться наукой лишь после того, как она выработает объективный подход к исследуемым явлениям. Подобно химику, который изучает плавление какого-то металла и которого интересует только изменение его состояния при данной температуре,

исследователь должен ограничиваться описанием и количественной оценкой форм поведения, возникающих в данной ситуации.

Предложенная Дж. Б. Уотсоном схема означает, что каждой ситуации (или стимулу) соответствует определенное поведение или реакция.

За несколько лет до этого русский физиолог И.П.И.П. Павлов и его сотрудники показали, как, например, звук колокольчика сам по себе может вызвать у голодной собаки реакцию слюноотделения. Эти работы позволили Дж. Б. Уотсону дать объективное объяснение развитию навыков или появлению новых форм поведения в результате образования условных рефлексов (обуславливания), что подтверждало, по его мнению, бесполезность концепции сознания.

Кроме того, Трондайк (1911) показал, что обучение во многих случаях может быть результатом проб и ошибок при попытках животного решить стоящую перед ним проблему. Это выяснение взаимодействия между организмом и средой позволило одному из последователей Дж. Б. Уотсона – Скинеру развить дальнейшую концепцию бихевиористов, опирающиеся на учение об условных рефлексах, и прийти к выводу, что любое поведение определяется своими последствиями. В зависимости от того, будут ли эти последствия приятными, безразличными или неприятными, животное проявит тенденцию повторять данный поведенческий акт, не придавать ему никакого значения или же избегать его повторения в дальнейшем. Таким образом, получается, что животное полностью зависит от своей среды, и всякая свобода действия, которой, как ему кажется, он может пользоваться чистая иллюзия.

Бихевиоризм прошел путь от сугубо механических концепций Уотсона до теорий, выдвигаемых современными необихевиористами. Хотя некоторые аспекты этого направления могут показаться упрощенными и неспособными объяснить поведение животного во всей его полноте, главная заслуга состоит в том, что оно внесло научную строгость и показало, каким образом им можно управлять.

Одной из причин, на которую с полным правом ссылались бихевиористы, был недостаток сведений о соответствующих нервных механизмах; и в самом деле, в то время состояние науки не позволяло объективно подойти к изучению роли головного мозга. Между тем в последние три десятилетия физиология достигла значительных успехов в понимании работы нервных цепей и механизмов передачи информации из одной цепи в другую. Однако интерпретация данных, полученных при исследовании поведения животных в лаборатории, очень скоро натолкнулась на ряд трудностей, связанных с искусственными условиями в которых проводятся эксперименты. Так, утверждение бихевиористов о том, что любое поведение всецело обусловлено научением, подверглось сомнению со стороны этологов, проводящих полевые исследования в природе. Этологи выяснили врожденную основу большинства форм поведения, наблюдавшихся у различных животных.

Познание функций миллиардов клеток, составляющих нашу нервную систему, еще только начинается. Тем не менее, благодаря созданию все более сложных приборов уже есть возможность выявлять многочисленные связи между нервными структурами и поведением животных. Изучая эффекты, возникающие при раздражении с помощью вживленных электродов или при повреждении различных участков мозга, удалось выяснить, например, важнейшую роль «примитивных» мозговых структур, которые имеются у всех животных и служат центрами таких процессов, как проявление инстинктов или сон. Эти методы позволили также пролить свет на механизмы зрения, слуха и даже некоторых форм памяти. Все более глубокое изучение механизмов действия гормонов, химических передатчиков (медиаторов) и многих лекарственных препаратов дало возможность лучше понять, чем обусловлен эффект некоторых стимуляторов и как можно облегчить или, наоборот, блокировать информацию в системе.

Этология и зоопсихология пытаются понять, каким образом врожденные механизмы, направляющие возникновение и развитие поведения, дополняются влиянием среды, с которой они вступают во взаимодействие. Согласно взглядам

этой школы, лишь все больше углубляя наши знания о низших организмах, мы сможем лучше понять основы поведения и его эволюции в царстве животных. Например, работы Лоренца по механизму импринтинга или изучение развития пения у зяблика помогут нам многое узнать о происхождении социального поведения или об обмене информацией у высших животных.

Социобиология - новое направление ставшее популярным в США после публикации в 1975 году книги Уилсона. Социобиологию определяют как «науку, систематически изучающую биологические основы всех форм социального поведения». Она пытается синтезировать данные, собранные экологией, этологией и эволюционной теорией, Обогащенной движениями генетики. Иными словами, все формы социального поведения, свойственные различным видам существуют лишь постольку, поскольку они обеспечивают передачу последующим поколениям возможно большего числа генов, исходя из чисто «эгоистических» принципов.

Когнитивный подход

Слово «когнитивный» происходит от латинского глагола - знать. Хотя когнитивная психология как отдельное направление возникла лишь в 60-е годы. Прежде всего, следует сказать о немецкой школе гештальт-психологии корни которой восходят к фон Эренфельсу. Это течение популяризовал в США Келер в порядке протеста против захвата основных позиций Уотсоном и его последователями. В недрах самого бихевиоризма Толмен (1948) уже подверг сомнению схему как слишком упрощенную и ввел между этими двумя членами важную, по его мнению, переменную – психические процессы данного индивидуума, зависящие от его наследственности, физиологического состояния, прошлого опыта и природы стимула.

Гештальтпсихология

Немецкое слово «гештальт» означает форму, организацию или конфигурацию. Для Кёлера и гештальтистов окружающий нас мир состоит из организованных форм и само наше восприятие этого мира также организовано.

Возможно, что механизм такой организации восприятия существует ещё до рождения. Некоторые наблюдения, по-видимому, подтверждают эту гипотезу. Если, например, предъявить только что вылупившимся цыплятам мелкие предметы разной формы, то они будут клевать гораздо чаще округлые предметы, чем какие либо иные. Это узнавание формы существенно для выживания, так как цыплятам не нужно «научаться» отличать зернышко от других предметов, более опасных или менее удобоваримых; эта «форма» как бы навязывается им с первых попыток выбора пищи. Хотя гештальтизм как таковой уступил место другим направлениям его вкладом в науку никак не следует пренебрегать.

Корни современного учения о поведении животных уходят в три различных отрасли знания – психологию, физиологию и зоологию. На основе этих традиционных отраслей науки возникли сравнительная психология, эволюционный анализ поведения и этология, представляющая собой комбинацию трех перечисленных дисциплин.

В процессе изучения зоопсихологии нас интересуют механизмы, которые контролируют поведение. Этологи считают, что различие между механизмами и программой поведения имеет фундаментальное значение при изучении поведения животных. Большинство специалистов считают целесообразным объединить эти направления с ветеринарией, с целью регулирования и дальнейшего развития. Необходимо овладеть знаниями зоопсихологии и этологии и более эффективно их использовать.

РАЗДЕЛ 2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

2.1. Назначение и требования к методам исследования.

В первом разделе мы показали, по каким направлениям развивалась зоопсихология в 20 веке, и обрисовали трудности, с которыми приходилось сталкиваться при попытках понять происхождение различных форм поведения.

Каждый день выявляются новые факторы, применяются новые методы, создаются и испытываются новые способы оценки результатов. Из них лишь немногие сразу находят себе применение, тогда как другие остаются в тени или же вообще забываются. Назначение науки – накапливать факты независимо от того, как их можно будет использовать.

Наиболее многочисленные исследования касаются главным образом таких явлений, как обучение и его законы, действие мотивационных факторов, развитие таких когнитивных процессов, как восприятие, память, мышление, речь или решение задач. Некоторая доля (5-10%) исследований проводится исключительно с целью углубить наши знания о поведении.

Для некоторых исследований необходимо применение особых методов или высокая квалификация, и поэтому ими занимаются более узкие специалисты. Так, психофизиология изучает физиологические и биохимические изменения, происходящие в нервной системе. Психофармакология призвана испытывать лекарственные вещества и активные факторы, синтезируемые в фармакологических лабораториях, с тем, чтобы описать их воздействие на поведение подопытных животных.

Зоопсихология использует методы, принятые в психологии, чтобы дополнить данные этологов о поведении различных видов животных. Она старается понять то, что составляет специфику человеческой природы, устанавливая родственные связи человека с животным миром.

Анализ поведения животного осуществляется путем детального изучения движений подопытного животного в ходе решения определенных задач. Важную роль играют наблюдения за поведением животного в естественных условиях.

Наблюдатель следит за изменениями, наступающими в поведении животного при тех или иных изменениях в окружающей среде. В исследованиях применяют и точные количественные оценки, такие как, характеристика поведения животного и внешних условий (параметры среды).

Важным моментом является учет биологической адекватности условий проведения опыта и применяемой методики. Если опыт проводится без учета специфических особенностей биологии изучаемого вида и естественного поведения данного животного в экспериментально имитируемой жизненной ситуации, то результат исследования будет искаженным и легко может оказаться артефактом.

Требования к методам:

1. Задачи для животного должны ставиться таким образом, чтобы по движениям животного можно было сказать с наибольшей точностью об изучаемом психическом качестве (опыты с явлениями экстраполяции);
2. При проведении методик должно учитываться физиологическое состояние животного и внешние условия;
3. Необходимы точные количественные оценки поведения;
4. Высокая наблюдательность экспериментатора;
5. Биологическая адекватность условий проведения опыта и применяемой методики.

Пример: опыт двух учёных спор о чувствительности к цвету у пчёл.

К. Гесс считал, что пчёлы не различают цвета, а летят только на более яркие тона (в тёмном помещении у пчёл срабатывала защитная реакция - полёт на свет). Его теория неверна.

К. Фриш: пчёлы из большого числа бумажек выбирают жёлтую. Этот учёный при опыте выполнил адекватность условий.

2.2. Описательные методы

Описательные методы отводят исследователю роль наблюдателя. Он никогда не вмешивается в наблюдавшееся явление, а ограничивается тем, что описывает его как можно более объективно.

Наблюдения в естественных условиях

Наблюдения в естественных условиях – самый простой и самый скучный метод. Наблюдатель должен держаться в стороне, чтобы оставаться незамеченным. При этом он должен замечать и оценивать все события, имеющие отношения к явлению, подлежащему описанию. Самая большая трудность в том, что можно легко смешать существенное со второстепенным или же интерпретировать некоторые события, исходя из того, что ожидает увидеть наблюдатель, а не из того, что происходит на самом деле. Один из способов состоит в том, чтобы вооружиться магнитофоном, фотоаппаратом или видеокамерой, что позволит регистрировать поведение и в случае необходимости многократно демонстрировать записи разным наблюдателям.

Систематическое наблюдение.

При систематическом наблюдении внимание должно быть сосредоточено на одном определенном аспекте поведения, с тем, чтобы как можно точнее описать именно те его характеристики, изучению которых посвящено данное исследование. Для этого используют карты наблюдения, в которые включены различные элементы, требующие внимания: частота данной формы поведения (сколько раз она возникает в данный промежуток времени), его интенсивность (с учетом условий, в которых она проявляется), как она возникает и как исчезает и т.п. Такого рода наблюдения позволяют сконцентрировать внимание исследователя на существенных моментах, не отвлекая его на второстепенные детали.

2.3. Экспериментальные методы

Наиболее эффективный способ выявления зависимости, каких - либо явлений – экспериментальный метод. Использование в лабораториях крыс, голубей, собак, обезьян и т.п. очень часто вызывает возмущение общества защиты животных и

вообще друзей животных. Безусловно, напрасные мучения живых существ недопустимы и заслуживают осуждения. Однако целый ряд явлений не удалось бы исследовать без опытов на таких живых объектах. Эти разнообразные вмешательства чрезвычайно важны для анализа поведения и для профилактики и лечения некоторых серьезных аномалий. Поэтому если мы хотим добиться успехов в познании механизмов, лежащих в основе поведения, нам необходимо изучать результаты различных воздействий на лабораторных животных. К таким методам относятся: метод «лабиринта», метод «обходного пути», метод «дифференцированная дрессировка», метод «проблемной клетки (ящика)».

Метод «лабиринта»

Подопытному животному ставится задача нахождения пути к определенной, непосредственно не воспринимаемой им «цели», которой является чаще всего пищевая приманка, может быть и убежище, дом (рис.2). Метод «лабиринта» позволяет изучать как вопросы, связанные непосредственно со способностью животных к обучению (к выработке двигательных навыков), так и вопросы пространственной ориентации, в частности роль кожно-мышечной и других форм чувствительности, памяти, способности к переносу двигательных навыков в новые условия.

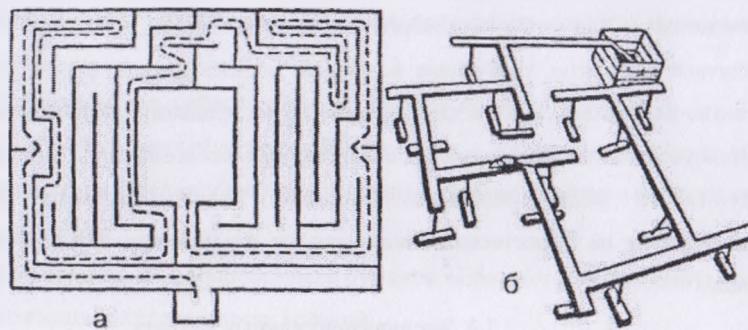


Рис.2. Лабиринты: а – план первого лабиринта (Смолла) ; б – лабиринт из «мостиков».

Метод «обходного пути»

В этом случае животному приходится для достижения цели обойти одну или несколько преград. В отличие от метода «лабиринта» животное в данном случае непосредственно воспринимает объект (приманку), на который направлены его действия уже в начале опыта. Учитываются и оцениваются скорость и траектория передвижения при поиске обходного пути вокруг преграды (рис.3).

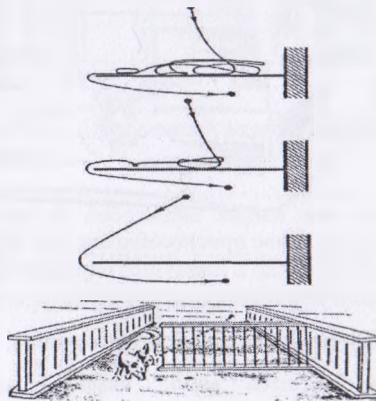


Рис. 3. Метод «обходного пути» (по Фишелью).

Метод «дифференцированная дрессировка»

Он направлен на выявление способности подопытного животного к различению одновременно или последовательно предъявляемых объектов или признаков. Выбор животным одного из попарно предъявляемых объектов вознаграждается. Таким образом, можно получить сведения, характеризующие, например, особенности зрения изучаемого вида животных (его остроту, цветоощущение, восприятие величин и форм).

Этим методом изучаются процессы формирования навыков (в частности, на различные сочетания раздражителей), память животных (путем проверки сохранения результатов дрессировки спустя определенный промежуток времени), способность к общению. В последнем случае, как правило, постепенно увеличивают несходство последовательно предъявляемых объектов, выявляя

способность животного ориентироваться по отдельным общим признакам этих объектов (рис.4).

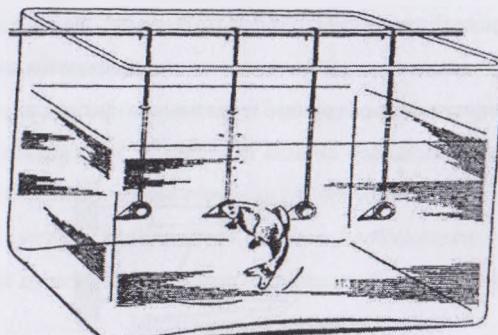


Рис.4. Экспериментальное приспособление для изучения цветоразличения у рыб; прикорм находится только в кормушке определенного цвета (опыт Фишеля).

Вариантом дифференцированной дрессировки, применяемым лишь к высшим животным, является метод «выбора на образец». Животному предлагается произвести выбор среди ряда объектов, руководствуясь образцом, который показывается ему непосредственно экспериментатором или в специальном аппарате. Правильный выбор подкрепляется. Этот метод применяется преимущественно также для изучения сенсорной сферы животных.

Метод «проблемной клетки (ящика)»

Перед животным ставится задача или открыть для себя выход из клетки, приведя в действие различные приспособления (рычаги, педали, затворы и т.п.), или же, наоборот, проникнуть в клетку, где находится подкорм, отмыкая запирающие устройства (рис.5.).

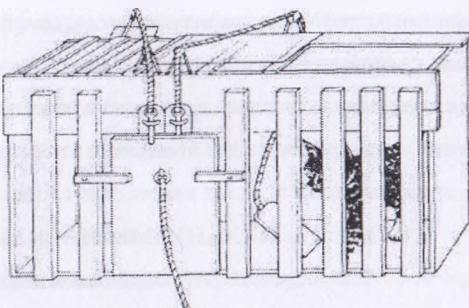


Рис.5. «Проблемный ящик» (Торндейк).

Иногда применяются и небольшие ящики или шкатулки с затворами, отмыкание которых дает подопытному животному доступ к корму. При более сложной постановке эксперимента все механизмы и устройства действуют лишь в строго определенной последовательности, которая должна усваиваться и запоминаться животным.

Этим методом исследуются сложные формы обучения и моторные элементы интеллектуального поведения животных. Особенно удобно применять этот метод, естественно, для изучения животных с развитыми хватательными конечностями – крыс, енотов, обезьян и др.

Это относится и к постановке экспериментов, в которых животным приходится пользоваться орудиями для достижения прикорма. Эти эксперименты также служат преимущественно для выявления высших психических способностей животных.

Чаще всего в качестве орудия в экспериментах применяются палки, с помощью которых животные могут придвигнуть к себе или сбить кормовой объект.

Наряду с такими более или менее сложными экспериментами большую роль в исследованиях играет анализ обычного, неподкрепляемого манипулирования различными предметами. Такие исследования позволяют судить об эффекторных

способностях животных, их ориентировочно-исследовательской деятельности, игровом поведении, способностях к анализу и синтезу.

Во всех исследованиях широко применяется фото- и киносъемка, звукозапись и другие средства фиксации поведения животных.

РАЗДЕЛ 3. МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ

3.1. Нервная регуляция поведения

Нервная система-центр деятельности всего организма. Это обусловлено тем влиянием, которое она одновременно оказывает и на взаимодействие организма с внешней средой, и на такие его внутренние процессы, как, например, кровообращение или пищеварение (рис.6.). Таким образом, нервная система выполняет две важнейшие функции. Первая из этих функций коммуникационная. С одной стороны, это передача различным нервным центрам информации, получаемой рецепторами, находящимися в коже, глазах, ушах, носу, рту и других органах; с другой стороны, это проведение сигналов от нервных центров к эффекторам (железам и мышцам), что дает возможность адекватным и специфическим образом реагировать на те события во внешней среде, с которыми сталкивается организм.

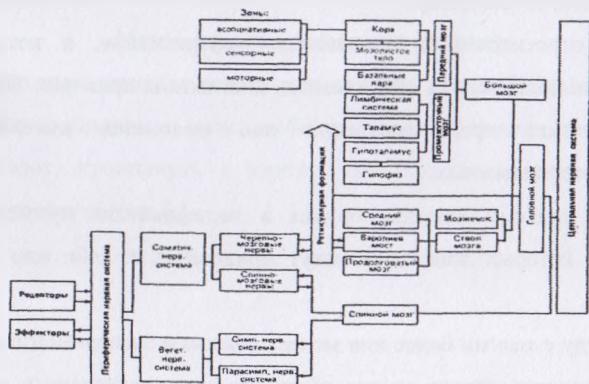


Рис.6. Нервная система - центр деятельности всего организма.

Эту двоякую функцию обеспечивает периферическая нервная система, состоящая, во-первых, из соматической системы, ответственной за взаимодействия организма с внешним миром, и, во-вторых, из вегетативной системы, регулирующей деятельность таких внутренних органов, как сердце, легкие, пищеварительный тракт, почки и т.д., и таким образом, координирующей «вегетативную жизнь» организма.

Второй важной функцией нервной системы, без которой теряется смысл и ее первая функция, являются интеграция и переработка полученной информации и программирование наиболее адекватной реакции. Это функция принадлежит центральной нервной системе и включает в себя широкий диапазон процессов - от простейших рефлексов на уровне высших мозга до самых сложных мыслительных операций на уровне отделов головного мозга. Нервная система состоит из нервных клеток, называемых нейронами, которые специализированы для передачи информации от одной клетки другой. У каждого нейрона имеется тело с ядром и множество ветвящихся отростков (рис.7.).

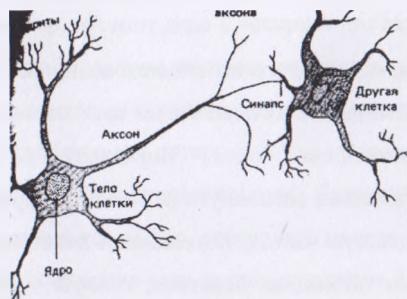


Рис.7. Синаптический контакт между нервыми клетками.

Обычно у клетки много коротких отростков, называемых дендритами, и один длинный - аксон. Дендриты образуют связи с близлежащими нейронами, а аксоны проводят сигналы на сравнительно большие расстояния. Мембрана нейрона обычно поляризована. Иными словами, между ее наружной и внутренней

поверхностью имеется электрический потенциал, который в неактивном нейроне называется потенциалом покоя и создает устойчивое состояние готовности, сходное с состоянием электрической батареи, накопившей энергию, которая высвобождается в случае надобности. Потенциал покоя обусловлен неодинаковыми концентрациями ионов K^+ внутри и снаружи клетки. Когда клетка находится в состоянии покоя, внутренний заряд отрицателен по отношению к наружному. При деполяризации клетки ее мембранный потенциал снижается по направлению к нулю. Когда же мембранный потенциал становится более отрицательным, говорят, что клетка гиперполяризована.

Если потенциал покоя падает ниже определенного порогового значения, вдоль мембраны распространяется потенциал действия. Он длится недолго и вызывается закономерными изменениями относительных концентраций ионов по обе стороны мембраны. Потенциал действия проходит к концу аксона в виде электрической волны. Он всегда имеет одну и ту же амплитуду (высоту), обычно зависящую от диаметра аксона. По более крупным аксонам распространяются более высокие потенциалы действия (и с большей скоростью), чем по более тонким аксонам.

После прохождения каждого потенциала возникает рефрактерный период, в течение которого мембра на восстанавливает свое нормальное ионное равновесие и нормальный потенциал покоя. Поскольку во время рефрактерного периода потенциал действия возникнуть не может, рефрактерные свойства аксона определяют максимальную частоту потенциалов действия.

Когда возникает потенциал действия, говорят, что нейрон «разряжается». Этот потенциал часто проявляется на экране осциллографа, приспособленного для измерения мембранных потенциалов с помощью электродов, введенных в нервную ткань. Нейрон разряжается по закону «все или ничего» (или возникает полный спайк, или же совсем нет), причем частота разряда ограничена рефрактерными свойствами нейрона и зависит от силы его стимуляции. Таким образом, сообщение, которое посыпает нейрон, кодируется частотой.

Мембранны аксонов и дендритов не образуют физических связей с другими нейронами, а очень близко подходят к ним в соединениях, называемых синапсами. Обычно в синапсе выделяются очень малые количества химических нейромедиаторов, которые влияют на потенциал покоя воспринимающей мембранны и, следовательно, на готовность воспринимающего нейрона генерировать потенциалы действия.

Нейроны могут быть стимулированы другими нейронами, повреждением или сенсорными рецепторами. Во всех случаях принцип один и тот же. Стимуляция вызывает изменение мембранного потенциала, и когда он достигает порогового уровня, генерируется потенциал действия.

Со времен Аристотеля традиционно выделяют пять видов ощущений, информирующих человека об изменениях в окружающей среде. Это осязание, вкус, обоняние, слух и зрение. В настоящее время установлено, что существует также много других ощущений и что организм для восприятия непрерывно атакующих его бесконечно разнообразных стимулов снабжен очень сложными механизмами, обеспечивающими постоянное взаимодействие его органов чувств между собой. Так, например, обстоит дело с восприятием вкуса, которое, как мы увидим, основано на тесном взаимодействии рецепторов ротовой и носовой полостей. Сказанное относится и к взаимодействию между органами зрения и равновесия и к тем расстройствам, к которым может приводить нарушение этого взаимодействия («морская» и «автомобильная» болезни). Следует, однако, заметить, что любая отдельно взятая сенсорная модельность сама по себе настолько сложна, что до раскрытия всех ее тайн еще очень далеко.

В функциональном отношении можно выделить кожное чувство или соместезию,- ощущения, возникающие при прямом контакте с предметами внешнего мира; кинестезию, которую обеспечивают внутренние рецепторы, расположенные в мышцах и суставах и ответственные за информацию о степени напряжения или растяжения мышц, а также о положении конечностей; чувство равновесия, осведомляющее нас о положении тела в пространстве благодаря

рецепторам, находящимся во внутреннем ухе; химическое чувство, включающее вкус и обоняние информирующее нас о структурных особенностях молекул, растворенных в слюне или взвешенных в воздухе; слух, т.е. способность к восприятию звуковых волн, связанных с колебанием молекул воздуха и наконец, зрение, обусловленное восприятием световых волн путем поглощения «квантов энергии», называемых фотонами.

3.2. Сенсорные процессы и восприятия.

Сенсорные рецепторы – это специализированные (часто нервные) клетки, ответственные за преобразование и передачу информации. Как и обычные нервные клетки, они имеют дендриты и один или более аксонов. Рецепторы специализированы в соответствии с этой энергией среды, на которую они реагируют. Например, фоторецепторы содержат пигменты, которые химически изменяются под действием света, и при такой стимуляции возникает электрический потенциал. В механорецепторах происходят электрохимические изменения вследствие деформации мембранны клетки. Преобразование энергии обычно совершается в теле клетки, и для всех рецепторов характерно, что энергия окружающей среды превращается в градуальный электрический потенциал, называемый генераторным потенциалом, который обычно пропорционален интенсивности стимуляции рецептора. Когда генераторный потенциал достигает определенного порогового уровня, он запускает потенциал действия, который бежит по аксону рецепторной клетки. В этом заключается передаточная часть сенсорного процесса, причем информация обычно кодируется так, что, чем сильнее стимул, тем выше частота потенциалов действия. В отсутствие стимуляции генераторный потенциал постепенно снижается до уровня покоя. Когда он падает ниже порогового значения, потенциалы действия перестают генерироваться. При возобновлении стимуляции может возникнуть короткая задержка (латентный период), пока генераторный потенциал возрастает от уровня покоя до порогового. При прерывистой стимуляции он ритмически повышается и

понижается, генерируя залпы потенциалов действия. Однако, если частота прерывистой стимуляции достаточно высока, генераторный потенциал может не успевать снизиться в перерывах между стимулами, и тогда генерация потенциалов действия станет непрерывной. Этим объясняется то, что при очень высокой частоте прерывистой стимуляции мы не способны отличать ее от непрерывной. Этот феномен слияния мельканий присущ всем органам чувств, что наиболее очевидно в случае зрения. Тот факт, что быстро мелькающий свет вызывает такое же зрительное ощущение, что и постоянный, делает возможным телевидение и кино.

Потенциалы действия, передающие сенсорную информацию, ничем не отличаются от любых других нервных импульсов. Их величина определяется размерами аксона, а частота - силой стимуляции. Каждый тип рецепторов посыпает импульсы прямо или опосредованно в определенный отдел мозга. Испытываемые ощущения зависят не от типа рецептора или сообщений, которые он посыпает, а от той части мозга, которая принимает эти сообщения.

Для изучения анализаторов применяют классический метод условных рефлексов, а также электрофизиологический, психофизиологический и морфологический методы.

Все рецепторы принято подразделять на две группы (рис.8.):

- рецепторы, воспринимающие раздражения, возникающие внутри организма - интерорецепторы;
- рецепторы, воспринимающие раздражения из внешней среды - экстерорецепторы.

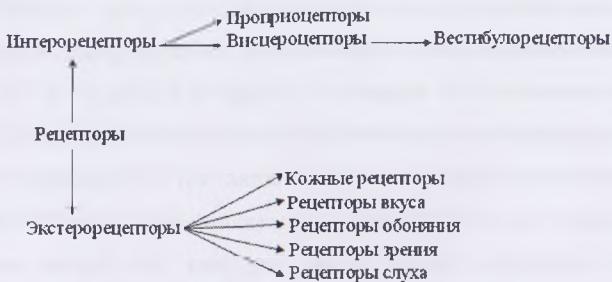


Рис.8. Схема классификации рецепторов.

Интерорецепторы - обнаружены во всех внутренних органах: сердце, желудке, кишечнике, селезенке, кровеносных сосудах, костях, мышцах и т.д. Они воспринимают раздражения, сигнализирующие о процессах, происходящих во внутренних органах. Например, в стенке кровеносных сосудов находятся рецепторы, которые приходят в состояние возбуждения при изменениях кровяного давления или химического состава крови. И.П. Павлов указывал на большое значение чувствительности внутренних органов в регуляции их деятельности. В частности, саморегуляция деятельности сердечнососудистой системы связана с наличием чувствительных нервов и их окончаний в сердце и кровеносных сосудах.

Чувствительные нервные окончания в мышцах, сухожилиях, связках и суставных сумках названы проприорецепторами. При изменении напряжения мышц, натяжения связок, суставных сумок и сухожилий и при других раздражениях в проприорецепторах возникает возбуждение, которое передается в спинной и головной мозг. Благодаря этому возникает ощущение положения всего тела и отдельных его частей и осуществляется координация движений. При нарушении мышечно-суставной чувствительности нарушается характер походки и других движений. Рецепторы внутренних органов - висцероцепторы - воспринимают раздражения во внутренних органах. Вестибулорецепторы сигнализируют о положении тела в пространстве.

Экстерорецепторы - воспринимают раздражения из внешней среды. К числу их относятся кожные рецепторы, органы вкуса, обоняния, зрения и слуха.

Чем выше положение животного в эволюционной иерархии, тем сложнее его органы чувств и тем совершеннее аппарат биокоммуникации. Когда органы чувств регистрируют изменения в среде, например, при появлении нового зрительного образа, звука или запаха, информация передается в мозг. И этот "биологический компьютер" сортирует и интегрирует все входящие данные так, чтобы его обладатель мог соответствующим образом на них отреагировать.

Например, у насекомых глаза не могут фокусироваться, и они видят лишь расплывчатые силуэты предметов; напротив, у позвоночных глаза фокусируются, поэтому они воспринимают предметы вполне отчетливо. Человек и многие животные издают звуки с помощью голосовых связок, расположенных в гортани. Насекомые издают звуки, потирая одну часть тела о другую, а некоторые рыбы "барабанят", щелкая жаберными крышками, змеи отпугивают противников громко шурша чешуей и т.д. У человека и других млекопитающих органы обоняния находятся в носовой полости, а органы вкуса - в ротовой. У некоторых же животных, например у членистоногих, органы обоняния располагаются на усиках, а вкусовые органы - на конечностях. Усики-антенны и чувствительные волоски-сенсиллы служат насекомым органами тактильного чувства, или осязания.

Чувство положения тела и движения конечностей в пространстве обеспечивают сигналы, приходящие в мозг от рецепторов двух типов. Рецепторы первого типа представлены мышечными веретенами, находящимися внутри мышц, и рецепторами Гольджи, расположенными в сухожилиях; они посыпают в нервные центры сигналы о степени растяжения или сокращения мышцы. Рецепторы второго типа находятся в суставах и посыпают в мозг непрерывные сигналы о взаимном расположении различных частей тела чувство равновесия и положения головы.

Тело сохраняет равновесие благодаря тому, что мозг получает информацию о положении головы в пространстве. Этую информацию обеспечивает лабиринт - небольшой орган, расположенный во внутреннем ухе. Лабиринт состоит из трех отделов: улитки, речь о которой идет позже, полукружных каналов, чувствительных к вращению головы, и двух полостей - круглого и овального мешочеков ответственных за восприятие прямолинейного движения. Три полукружных канала лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях и содержат студенистое вещество, в которое погружены чувствительные волоски. Такого же рода волоски имеются в мешочках. При вращении или прямолинейном смещении головы движение передается студенистому веществу, а вместе с ним и чувствительным волоскам. Эта информация воспринимается нервыми клетками, от которых отходят волоски, а затем поступает в головной мозг.

Головному мозгу животного важно получать информацию о состоянии организма. За положением конечностей, давлением на внутренние органы, температурой разных частей тел и многими другими свойствами следит центральная нервная система (ЦНС) посредством внутренних рецепторов (иннероцепторов), расположенных в «стратегически важных» пунктах. Эта система, ответственная за телесные ощущения, называется соместетической.

В коже, скелетных мышцах и внутренних органах позвоночных находится множество типов рецепторов. Некоторые из них показаны на рисунке 9.

Беспозвоночные также имеют широкий диапазон рецепторов. Животное обладает пятью типами кожных рецепторов, вызывающих ощущения прикосновения, давления, тепла, холода и боли. Болевых рецепторов много, в 27 раз больше, чем холодовых, и в 270 раз больше, чем тепловых. Некоторые кожные рецепторы отличаются быстрой сенсорной адаптацией. В ответ на ступенчатое изменение стимуляции частота нервных импульсов быстро повышается, а затем снижается до уровня покоя. Это значит, что рецептор служит хорошим индикатором изменений в силе стимуляции, но плохим индикатором ее абсолютного уровня. Это дает преимущество в случаях, когда от кожных

рецепторов требуется быстрая информация об изменениях среды, которые могут подействовать на организм, например об изменениях температуры.



Концевая колба Краузе (холод). Тельце Мейснера (прикосновение)



Нервное окончание (боль). Окончание Руффини (тепло)

Рис.9. Некоторые рецепторы, лежащие в коже, и виды чувствительности, с которой они связаны.

Рецепторы, расположенные глубоко в теле, выполняют множество разнообразных функций, в том числе отмечают изменение кровяного давления, напряжение мышц, количество соли в крови и др.

Ориентация животных по отношению к силе тяжести или внешним стимулам, подобным свету, отчасти зависит от информации о пространственном соотношении разных частей тела. У млекопитающих такая информация поступает от вестибулярной системы и рецепторов в суставах, мышцах и сухожилиях. Суставные рецепторы дают информацию об угловом положении каждого сустава. В сухожилиях млекопитающих заложены сухожильные рецепторные органы Гольджи, чувствительные к напряжению. Они посыпают сигналы в спинной мозг и участвуют в простом рефлексе, который противодействует повышению мышечного напряжения.

У членистоногих имеется множество видов рецепторов растяжения; они делятся на два главных типа: 1) лежащие между элементами наружного скелета и

реагирующие на вибрации в кутикуле; 2) прикрепленные к сухожилиям и сигнализирующие об изменениях растяжения и давления. Так, крабы обладают рецепторами, которые сигнализируют о положении и движении сустава, а у падальных мух сигналы рецепторов растяжения очень немногими прямыми данными о нервной системе в прошлом, так как мягкая нервная редко сохраняется в окаменелом состоянии. Большая часть выводов об эволюции нервной системы получена при изучении современных представителей типов животных, о которых известно, что они мало изменились за миллионы лет.

У позвоночных имеется параллельная система обратных связей и управления поведением - эндокринная (гормональная) система. Гормоны представляют собой химические вещества (обычно пептиды или стероиды), которые производятся эндокринными железами и выделяются в кровь. Каждый из них обладает своими особыми функциями и часто действует на специфические органы-мишени. Секреция гормонов эндокринными железами происходит только в определенные моменты; она управляет прямым нервным воздействием или другими гормонами. Обычно уровень гормона в крови регулируется по принципу отрицательной обратной связи. Гормонырабатываются в очень малых количествах, хотя продолжительность жизни большинства их молекул в крови составляет меньше часа. Для того чтобы их присутствие вызывало необходимый эффект, они должны выделяться непрерывно. Важнейшие гормоны, влияющие на поведение, перечислены в таблице 1.

Некоторые из них, например фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий (ЛГ) гормоны, действуют опосредованно, активируя другие эндокринные железы. Другие гормоны оказывают более прямое воздействие. Гормоны влияют на поведение тремя главными способами: 1) действуя на эффекторы, т.е. особые структуры, участвующие в поведении; 2) влияя на периферические рецепторы и видоизменяя таким образом поступление сигналов к головному мозгу; 3) действуя непосредственно на мозг.

Источник	Гормон	Главное действие
Почка	Антистенин	Стимулирует сужение артерий и повышает давление кровяного давления. Стимулирует жажду.
Семенники	Тестостерон	Стимулирует развитие и сохранение вторичных половых признаков и полового поведения самцов
Яичники	Эстроген	Стимулирует развитие и сохранение вторичных половых признаков и полового поведения самок.
Мозговое вещество и аппочечники	Адреналин	Стимулирует реакции «борьба» или «бегство»
Передняя доля гипофиза	Фолликулостимулирующий гормон Лютенизирующий гормон Пролактин	Стимулирует рост фолликулов в яичниках и семявыносящих канальцах в семенниках Стимулирует секрецию полового гормона яичниками и семенниками Стимулирует секрецию молока молочными железами
Задняя доля гипофиза	Окситоцин	Стимулирует выделение молока молочными железами и сокращение матки.

Таблица 1. Гормоны, играющие роль в поведении млекопитающих.

Примером первого типа воздействия может служить брачное поведение африканской шпорцевой лягушки. Во время брачного сезона на передних конечностях образуются особые подушечки. Они состоят из плотной массы находящихся в коже мелких шипиков, которые позволяют самцу при спаривании удерживать гладкую и скользкую кожу тазовой области самки. Подушечки появляются благодаря гормону тестостерону, который в нужное время выделяется из семенников. В конце брачного сезона образование тестостерона прекращается и подушечки исчезают.

Примером влияния гормонов на периферические рецепторы служит родительское поведение голубей. Голуби и голубки кормят своих птенцов «голубиным молоком», образующимся в выстилке зоба. Это вещество отрыгивается в ответ на выпрашивание пищи птенцами. Его образование управляет гормоном пролактином. Таким образом, пролактин вызывает у родителей реакцию - кормления, действуя на зоб.

Прямое действие гормонов на головной мозг – важнейший способ их влияния на поведение. Впервые оно было продемонстрировано путем введения

мельчайших количеств синтетического эстрогена в определенные участки головного мозга кошек-самок. Это стимулировало половое поведение, даже если уровень эстрогенов в крови был гораздо ниже того, какой требуется для такого поведения в норме.

Гормональное влияние на поведение бывает двух типов: медленное и длительное или быстродействующее и кратковременное. В качестве примера рассмотрим кормление молоком у коз. Лютенизирующий гормон (ЛГ) стимулирует выработку яичниками эстрогенов и прогестерона, которые отвечают за развитие молочных желез при половом созревании и поддерживают их в состоянии готовности к секреции молока. Этую секрецию стимулирует во время беременности повышение уровня пролактина. Когда детеныш сосет, механическая стимуляция побуждает гипоталамус в головном мозгу запускать выделение окситоцина из задней доли гипофиза. Повышение уровня окситоцина в крови запускает выделение молока. Такой ответ происходит очень быстро, и детеныш обычно получает молоко впервые 40 секунд сосания.

Способность животных реагировать на изменения среды зависит от сенсорных процессов, предназначенных для обнаружения этих изменений, начиная от простого обнаружения разницы температуры или силы света и кончая распознаванием сложных паттернов.

Хеморецепцией называется способность распознавать химические вещества и определять их концентрацию. Ею обладают даже очень примитивные формы живого.

Хеморецепторы делятся на экстероцепторы и интерорецепторы. Первые реагируют на присутствие химических веществ во внешней среде, а вторые - на соединения, циркулирующих в жидкостях тела, в частности на окись углерода, питательные вещества и гормоны. И вкус, и обоняние зависят от хеморецепторов. В традиционном понимании обоняние различает низкие концентрации веществ, содержащихся в воздухе, а вкус возникает от прямого соприкосновения с относительно высокими концентрациями химических веществ. Однако в обоих

случаях на рецептор действуют растворенные вещества; у некоторых животных, например у водных обитателей, разделить эти чувства трудно. Тем не менее, у многих животных имеется неврологическое различие, которое состоит в том, что одни нервы связаны с обонянием, т. е. обнаружением низких концентраций, а другие проводят вкусовые сигналы от разных рецепторов, специфически реагирующих на относительно концентрированные химические вещества. Так, у падальной мухи хеморецепторы антенн распознают малые количества веществ в воздухе, а хеморецепторы на лапках способны обнаруживать соль, сахар и чистую воду. У позвоночных вкусовые сигналы передаются по лицевому и языкоглоточному черепно-мозговым нервам, а обонятельные - по обонятельному нерву.

Одна из наиболее исследованных обонятельных систем у беспозвоночных связана с восприятием феромона ухаживания у тутового шелкопряда. Феромон - это соединение или смесь соединений, выделяемая организмом в окружающую среду и вызывающая специфическую поведенческую или физиологическую реакцию у воспринимающего организма того же вида. Таким образом, феромоны - это химические посредники, участвующие, вероятно, в самой примитивной форме общения животных. Первым химически идентифицированным половым феромоном был феромон тутового шелкопряда; это вещество (многоатомный спирт) получил название «бомбикола». Его секretирует абдоминальная железа самок, которые таким способом могут привлекать самцов на расстоянии нескольких километров. Химическое строение бомбикола известно, он был синтезирован, испытывался на самцах этого вида или применялся для стимуляции изолированных антенн, к рецепторам которых были подведены электроды. Полную физиологическую реакцию вызывает только бомбикол, а более слабый ответ возникает и на некоторые очень близкие к нему вещества. Это говорит о большой специфичности. Еще примечательнее то, что полную реакцию может вызвать всего одна молекула бомбикола. Поведенческий ответ самца шелкопряда состоит в том, что он летит против ветра, ориентируясь по молекулам бомбикола.

и, найдя самку, спаривается с ней. Такой тип ориентации на химический стимул очень распространен у насекомых.

Насекомые обладают разными типами обонятельных сенсилл (рис.10.). На их поверхности обычно находятся многочисленные мелкие поры, которые заканчиваются трубочками, наполненными жидкостью.

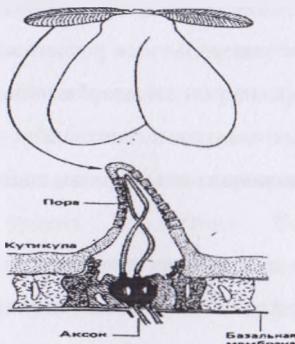


Рис.10. Схематическое изображение обонятельной сенсиллы бабочки.

Дендриты рецепторных клеток заходят в сенсиллы, а их аксоны идут прямо в мозг. Взвешенные в воздухе молекулы феромона попадают в поры сенсиллы и через них проникают в заполненную жидкостью внутреннюю часть, где приходят в соприкосновение с рецепторной мембраной.

У позвоночных обонятельные рецепторы представляют собой сенсорные нейроны первого порядка, дендриты которых в виде ресничек погружены в слизистый слой (рис.11.). Аксоны этих нейронов идут к обонятельной луковице, где образуют синапсы с нейронами второго порядка, аксоны которых образуют обонятельный тракт, входящий в передний мозг. Вкусовые рецепторы состоят из чувствительных клеток, которые обычно расположены группами, называемыми сосочками. Чувствительные клетки плотно прилегают к сенсорным нервным волокнам, которые остаются неизменными, тогда как вкусовые клетки каждые несколько дней замещаются новыми.

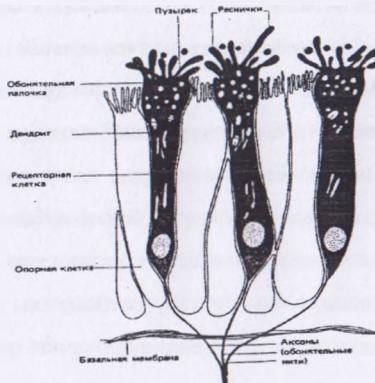


Рис.11. Схематическое изображение обонятельной слизистой кролика.

У млекопитающих четыре основных вкусовых ощущения - кислого, горького, соленого и сладкого.

К хеморецепции несколько близка терморецепция, которая, вероятно, имеется у большинства животных, но изучена у относительно немногих. Чувствительные к температуре нервные окончания обнаружены у разных насекомых. Например, у таракана терморецепторы на лапках воспринимают температуру почвы, а на антеннах - температуру воздуха. У рыб терморецепторы находятся в коже, боковой линии и головном мозгу, что делает их очень чувствительными к изменениям температуры. Показано, что сомы реагируют на перепады температуры менее $0,1^{\circ}\text{C}$. Многие пресмыкающиеся обладают хорошо развитой температурной чувствительностью и терморецепторами в головном мозгу и коже. У ямкоголовых змей на голове имеются так называемые лицевые ямки, чувствительные к инфракрасному излучению и устроенные так, что животное способно к дирекциональной температурной чувствительности тела.

Покровы птиц, как полагают, бедны терморецепторами, за исключением языка и клюва некоторых видов. У голубей терморецепторы головного мозга влияют на поведение и расположение оперения, а другие в спинном мозгу

управляют дрожью и одышкой. У млекопитающих специальные тепловые и холодовые рецепторы распределены по коже, причем тепловые обычно залегают глубже холодовых. Имеются также рецепторы в глубине тела (например, в венах), которые могут вызывать дрожь, даже если температура кожных и мозговых рецепторов не изменяется. Терморецепторы спинного мозга влияют на дрожь, одышку и кровоток, причем эти же функции дублируются терморецепторами гипоталамуса. У млекопитающих в целом наблюдаются самые развитые формы терморегуляции. Их головной мозг получает сигналы от многих частей тела: их интеграция ведет к соответствующему включению различных согревающих и охлаждающих механизмов.

Зрение играет огромную роль в жизни животных. Это один из важных сенсорных каналов, связывающих с внешним миром. В то время как звуковые сигналы могут восприниматься животными на достаточно большом расстоянии, а обонятельные оказываются вполне информативными и в отсутствие в поле зрения или слуха других особей, зрительные сигналы могут действовать лишь на относительно коротком расстоянии. Ключевую роль в зрительной коммуникации играют позы и телодвижения, при помощи которых животные сообщают о своих намерениях. Во многих случаях такие позы дополняются звуковыми сигналами. На относительно большом расстоянии могут действовать сигналы тревоги в виде мелькающих пятен белого цвета: хвост или пятно на заду у оленей, хвосты кроликов, увидев которые, представители того же вида кидаются в бегство, даже не видя самого источника опасности. Связь при помощи зрительных сигналов особенно характерна для позвоночных, головоногих моллюсков и насекомых, т.е. для животных с хорошо развитыми глазами. Интересно отметить, что цветовое зрение практически универсально для всех групп, за исключением большинства млекопитающих. Яркая разноцветная раскраска некоторых рыб, рептилий и птиц поразительно контрастирует с универсальной серой, черной и коричневой окраской большинства млекопитающих. Многие членистоногие имеют хорошо развитое цветовое зрение, но, тем не менее, зрительная сигнализация у них не

очень распространена, хотя цветовые сигналы используются в демонстрациях ухаживания, например у бабочек или манящих крабов.

У позвоночных особенно важную роль зрительная коммуникация получила для процесса общения между особями. Практически во всех их таксономических группах существует множество ритуализированных движений, поз и целых комплексов фиксированных действий, играющих роль ключевых раздражителей для реализации многих форм инстинктивного поведения.

Зрение основано на обнаружении электромагнитного излучения. Электромагнитный спектр имеет широкий диапазон и видимая часть составляет лишь малую долю.

Фоторецепторные клетки содержат пигмент, который под действием света обесвечиваются. При этом изменяется форма молекул пигмента, причем в отличие от выцветания, с каким мы встречаемся в повседневной жизни, такой процесс обратим. Он ведет к еще не совсем понятным электрическим изменениям в рецепторной мембране. Фоторецепторные клетки могут быть рассеяны по поверхности тела, как у дождевого червя, однако обычно они образуют скопления. Глаз самого примитивного типа состоит из группы рецепторов, лежащих на дне углубления или ямке в коже. Такой глаз в общих чертах различает направление падающего света. Из-за теней, отбрасываемых стенками ямки, свет, падающий сбоку, освещает лишь одну ее часть, а остальная остается сравнительно темной. Такие различия в освещенности могут регистрироваться набором фоторецепторов в основании ямки, образующих зачаточную сетчатку. Глаз моллюска с точечным отверстием развился из глаза-ямки, внешние края которого сошлились к центру, а слой фоторецепторов образовал сетчатку. Такой глаз работает точно так же, как «фотокамера» с точечным отверстием: свет от каждой точки попадает только на малую область сетчатки, в результате возникает перевернутое изображение.

Глаза позвоночных, хорошим примером которых служит глаз человека, построены по единому плану, хотя и у них отмечается некоторая экологическая адаптация. На рисунке 12 показан горизонтальный разрез человеческого глаза.

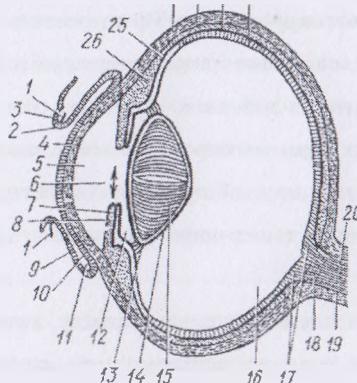


Рис. 12. Схема строения глазного яблока (на разрезе): 1 -мейбомиевы железы; 2- край века; 3-ресничный край века; 4-роговица; 5-передняя камера глаза; 6-зрачок; 7-радужная оболочка; 8-радужная часть сетчатки; 9-конъюнктива века; 10-конъюнктива глазного яблока; 11-конъюнктивальный мешок; 12-задняя камера глаза; 13-циновы связки; 14-каспула хрусталика; 15-паренхима хрусталика; 16-местоположение стекловидного тела; 17-зрительный диск (сосок); 18-решетчатая пластинка склеры; 19-влагалище зрительного нерва; 20-зрительный нерв; 21-сетчатка; 22-пигментный спой сетчатки; 23-собственно сосудистая оболочка; 24-белочная оболочка; 25-ресничная часть сетчатки; 26-ресничное тело.

Он окружен плотной оболочкой - склерой, прозрачной в передней части глаза, где она называется роговицей. Непосредственно изнутри роговица покрыта черной выстилкой - сосудистой оболочкой, которая снижает пропускающую и отражающую способность боковых частей глаза. Сосудистая оболочка выстлана изнутри светочувствительной сетчаткой. Спереди сосудистая оболочка и сетчатка отсутствуют. Здесь находится крупный хрусталик, делящий глаз на переднюю и заднюю камеры, заполненные соответственно водянистой влагой и стекловидным телом. Перед хрусталиком расположена радужка - мышечная диафрагма с отверстием, называемым зрачком. Радужка регулирует размеры зрачка и тем

самым количество света, попадающее в глаз. Хрусталик окружен ресничной мышцей, которая изменяет его форму. При сокращении мышцы хрусталик становится более выпуклым, фокусируя на сетчатке изображение предметов, рассматриваемых вблизи. При расслаблении мышцы хрусталик уплощается и в фокус попадают более отдаленные предметы.

У позвоночных в отличие от таких головоногих моллюсков, как каракатица, сетчатка имеет инвертированное, т.е. перевернутое строение. Фоторецепторы лежат у сосудистой оболочки, и свет попадает на них, пройдя через слой нейронов главным образом ганглиозных и биполярных клеток. Ганглиозные клетки примыкают к стекловидному телу, и их аксоны проходят по внутренней поверхности сетчатки к слепому пятну, где они образуют зрительный нерв и выходят из глаза. Биполярные клетки - это нейроны, соединяющие ганглиозные клетки с фоторецепторами.

Фоторецепторы делятся на два типа-палочки и колбочки. Палочки, более вытянутые по сравнению с колбочками, очень чувствительны к слабому освещению и обладают только одним типом фотопигмента - родопсином. Поэтому палочковое зрение бесцветное. Оно также малой разрешающей способности (остротой), поскольку много палочек соединено только с одной ганглиозной клеткой. То, что одно волокно зрительного нерва получает информацию от многих палочек, повышает чувствительность в ущерб остроте. Палочки преобладают у ночных видов, для которых важнее первое свойство. Колбочки наиболее чувствительны к сильному освещению и обеспечивают острое зрение, так как с каждой ганглиозной клеткой связано лишь небольшое их число. Они могут быть разных типов, обладая специализированными фотопигментами, поглощающими свет в различных частях спектра. Таким образом, колбочки служат основой цветового зрения. Они наиболее чувствительны к тем длинам волн которые сильнее всего поглощаются фотопигментами. Зрение называют мохроматическим, если активен лишь один фотопигмент, например в сумерках у человека, когда работают только палочки.

Дихроматическим зрение бывает при наличии двух активных фотопигментов, как у серой белки. Каждая длина волны стимулирует оба типа колбочек, но в разной степени в соответствии с их относительной чувствительностью в этой части спектра. Если мозг может распознавать такую разницу, животное различает длину волны света по его интенсивности. Однако эти определенные отношения возбудимости характерны более чем для одной части спектра, поэтому некоторые длины волн воспринимаются одинаково. Это происходит также при особых формах цветовой слепоты у человека. Длина волны, одинаково возбуждающая оба типа колбочек, воспринимается как белый цвет и называется «нейтральной точкой» спектра.

Диапазон интенсивности света, воспринимаемого глазами позвоночных, огромен — они чувствительны к значениям освещенности, различающимся в миллиард раз, это достигается разными механизмами особыми для каждого вида. У многих рыб, амфибий, рептилий и птиц пигмент сосудистой оболочки концентрируется радужными сегментами рецепторов при сильном освещении и оттягивается назад при его ослаблении. У этих животных наружные сегменты колбочек также подвижны. У некоторых рыб и амфибий в противоположном направлении движутся и наружные сегменты палочек. Количество света, достигающего сетчатки, регулируется сокращением зрачка. Этот рефлекс хорошо развит у угрей и камбал,очных рептилий, птиц и млекопитающих. Для того чтобы на сетчатке возникало резкое изображение, проходящий в глаз свет должен преломляться так, чтобы фокусироваться на ней. Это происходит в роговице и хрусталике. В глазу человека преломление в роговице примерно вдвое больше, чем создаваемое хрусталиком. Трудность в том, что роговица отстоит от сетчатки на фиксированное расстояние, и поэтому для того, чтобы предметы, находящиеся на разных расстояниях, попадали в фокус, требуется некоторая аккомодация. Для этого предназначен хрусталик. У рыб он почти сферический, с высоким показателем преломления и малым фокусным расстоянием. Это необходимо потому, что показатель преломления воды почти такой же, как у роговицы, и на

поверхности глаза преломления не возникает. Форма хрусталика не постоянна, и аккомодация достигается изменением расстояния между ним и сетчаткой. У наземных позвоночных аккомодацией управляют ресничные мышцы, которые изменяют форму хрусталика. При фокусировке близко лежащих предметов хрусталик становится более сферическим, а при фокусировке отдаленных объектов он уплощается (рис.13.). Животные, живущие как в воде, так и вне ее, не способны видеть хорошо в обеих средах. Глаза лягушки, крокодила и гиппопотама расположены в верхней части головы, и животное может видеть объекты над поверхностью воды, когда тело его погружено. У так называемых четырехглазовых рыб каждый глаз разделен надвое полоской кожи. Верхняя его часть выступает над водой, когда нижняя остается погруженной. Единственный хрусталик в каждом глазу овальный и имеет такую форму, что нижняя часть фокусировать подводные объекты, а верхняя - предметы над поверхностью воды.

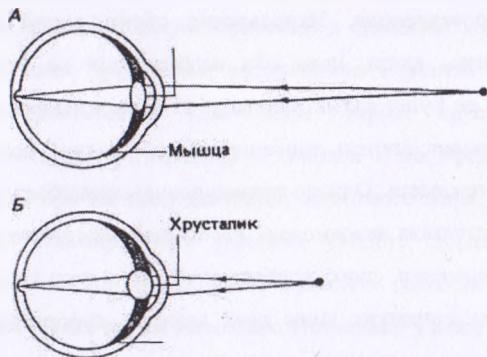


Рис.13. Фокусировка глаза. Хрусталик уплощается при рассматривании дальних предметов и становится более выпуклым при рассматривании предметов вблизи.

Поле зрения глаз во многом зависит от их положения на голове. У позвоночных поле зрения каждого глаза составляет около 170° . У разных видов поля зрения обоих глаз перекрываются в разной степени. В общем, у хищников это перекрывание спереди значительное, а сзади лежит слепая область, тогда как

у животных, являющихся их добычей перекрывание небольшое, а слепая область меньше.

При двух перекрывающихся полях зрения возможно бинокулярное зрение. Пресимущество состоит в том, что оно обеспечивает более точное восприятие глубины и оценку расстояния, чем монокулярное зрение. Это важно для животных, которые пользуются такой информацией при захватывании добычи. Достоинство широкого поля зрения заключается в том, что при нем легко различают движения, даже если они происходят позади животного. Совершенно очевидно что это важно для видов, которые должны осторегаться приближения хищника. При рассматривании предмета, когда важна острота зрения, изображение приводится в фокус на центральной ямке. Для одновременного фокусирования обоими глазами должна существовать некоторая конвергенция обеих линий взора. Чем ближе рассматриваемый предмет, тем большая необходима конвергенция. Направление обеих линий взора устанавливают наружные мышцы глаза, пока оба изображения на сетчатках не совпадут, головной мозг не будет регистрировать на единое изображение. Если в это же время мозг отмечает степень конвергенции обоих глаз, возникает информация о расстоянии до предмета. Однако точное совпадение обоих изображений близких предметов на сетчатках невозможно. Расстояние между глазами будет определять разницу в положении двух изображений. Это расхождение, диспаратность, изображений на сетчатках тоже дает важную информацию о расстоянии до предметов. Оценка расстояния и глубины - сложный процесс, для которого требуется много данных кроме тех, какие доставляют конвергенция и диспаратность.

Хотя основной план устройства глаза одинаков у всех позвоночных, существует множество различий и специализаций. Особенно существенны в этом отношении различия центральных ямок. Человек обладает одной расположенной в центре глаза ямкой с круглыми очертаниями, которая содержит только колбочки и составляет часть сетчатки, дающую наибольшую остроту зрения. У гепарда и

многих птиц центральная ямка вытянута по горизонтали. Такое удлинение присуще, по-видимому, животным, обитающим на открытой местности или лежащим над морем. У древесных млекопитающих, например у кошки и белки, центральная ямка имеет форму диска: то же самое относится к ночным млекопитающим, например к ежу и мыши. Для таких животных вертикальное направление, очевидно, так же важно, как и горизонтальное.

У большинства птиц имеется центральная ямка определенного типа и приблизительно у половины обследованных птиц больше, чем по одной ямке, в каждом глазу. У многих птиц одна центральная ямка служит для бинокулярного зрения, а вторая - для бокового поля зрения. Приспособительное значение разных устройств ямки у птиц не совсем ясно. Их главные функции, вероятно, имеют отношение к сложным зрительным задачам, связанным с полетом, особенно с захватом добычи на лету и с приземлением.

Птицы обладают исключительной зоркостью и способны хорошо различать цвета и оттенки, а также зрительные раздражения с разной длиной волны. Аккомодация глаза достигается изменением формы хрусталика и его перемещением. Острота зрения некоторых хищных птиц представляет собой мировой рекорд среди прочих представителей животного мира. Так, например, сокол способен при благоприятных условиях увидеть сидящего голубя на расстоянии полутора километров. Хорошо известна способность грифов на огромном удалении замечать трупы животных. Поскольку у птиц хорошо развито цветовое зрение, для них имеют большое значение разнообразные цветовые сигналы. Так, птицы хорошо запоминают укусы ос и в дальнейшем избегают иметь дело с насекомыми, окрашенными в желто-черный цвет. Самцы зарянок проявляют агрессию по отношению к любому изображению птицы с красной грудкой. Самцы птицы - беседочки, обитающей в Австралии и Новой Гвинее, для того, чтобы привлечь самок, строят и украшают особые беседки. Обычно, чем тусклее окрашена птица, тем богаче и изысканней украшена ее беседка. Некоторые птицы подбирают раковины улиток, побелевшие от времени кости, а

также все, что окрашено в синий цвет: цветы, перья, ягоды. Птицы, главным образом самцы, используют яркую внешность, чтобы отпугнуть самцов-соперников и привлечь к себе самок. Однако яркое оперение привлекает хищников, поэтому самки и молодые птицы имеют маскировочную окраску. Яркую окраску имеет внутренняя часть ротовой полости у птенцов, что срабатывает в качестве ключевого раздражителя для процедуры их кормления.

Самцы многих видов птиц в период размножения принимают сложные сигнальные позы, чистят перья, исполняют брачные танцы и совершают различные другие действия, сопровождаемые звуковыми сигналами. Головное и хвостовое оперение, короны и гребни, даже подобное переднику расположение грудных перьев используются самцами для демонстрации готовности к спариванию. Обязательный любовный ритуал у странствующего альбатроса - сложный брачный танец, исполняемый совместно самцом и самкой.

Брачное поведение самцов птиц иногда напоминает акробатические трюки. Так, самец одного из видов райских птиц проделывает самый настоящий кульбит: сидя на ветке на виду у самки, плотно прижимает крылья к телу, падает с ветки, совершает полный кувырок в воздухе и приземляется в исходном положении. Широко распространены в мире птиц и разнообразные ритуализированные движения, связанные с оборонительным поведением.

Особое значение приобретает зрение при дальней ориентации мигрирующих птиц. Так, хорошо изучена ориентация птиц по топографическим признакам, например по береговой линии, поляризованному освещению небосвода и астрономическим ориентирам - солнцу, звездам.

Млекопитающие отличаются поразительным многообразием приспособлений к среде обитания. Здесь и наземные виды, и звери, обитающие под землей, ведущие древесный или земноводный образ жизни, настоящие водные и летающие. Такое многообразие обусловлено общей гибкостью представителей этого класса, универсальностью плана их строения. Несмотря на то, что зрение млекопитающих не достигает такой остроты, как у птиц, можно

предполагать, что у млекопитающих с бинокулярным зрением при рассматривании окружающих предметов глаза движутся координировано. Такие движения глаз называются содружественными. Как правило, различают два типа движения глаз. В одном случае оба глаза движутся в одном направлении по отношению к координатам головы, в другом случае, когда попеременно смотрят на близкие и далекие предметы, каждое из глазных яблок совершает приблизительно симметричные движения относительно координат головы. При этом угол между зрительными осями обоих глаз меняется: при фиксации далекой точки зрительные оси почти параллельны, при фиксации близкой точки - сходятся. При рассматривании объектов внешнего мира глаза совершают быстрые и медленные следящие движения. Млекопитающие имеют разное расположение глаз. Так, боковое зрение кролика и лошади увеличивает поле зрения. У обезьян и человека оно ограничено, но за счет одновременного видения предмета двумя глазами расстояние и величина предметов оценивается лучше. У форм, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, глаза либо достигают очень крупных размеров, например, у лемуров-долгопятов, сов или козодоев, либо невелики, как, например, у летучих мышей. Тогда недостаток зрения компенсируется высокоразвитым слухом, обонянием, осязанием. У роющих подземных видов - кротов, слепцов, гоферов глаза в большей или меньшей степени редуцированы.

Визуальная коммуникация млекопитающих главным образом заключается в передаче информации посредством мимики, поз и движений. Они способствуют развитию ритуализированных форм поведения, важных для поддержания иерархического порядка в группе. Подобные позы и мимические движения характерны для всех видов млекопитающих, но наибольшее значение они приобретают у видов с высоким уровнем социализации. Так, у собак и волков выделено около 90 стереотипных видоспецифических последовательностей движений. Это, прежде всего, лицевая мимика. Изменение выражения "лица" достигается за счет движений ушей, носа, губ, языка, глаз. Другое важное средство выражения состояния у собаки - ее хвост. В спокойном состоянии он

находится в обычном положении, характерном для породы. Угрожая, животное держит взъерошенный хвост напряженно поднятым вверх. Низкоранговые животные низко опускают хвост, поджимая его между ног. В движении хвоста важна быстрота и амплитуда. Свободное помахивание хвостом наблюдается во взаимодействиях дружелюбного характера. Во время ритуала приветствия помахивание хвостом осуществляется интенсивно. О многом говорят и напряженность всего тела, поднятие шерсти на загривке и т.д. В стабильных группах взаимодействия имеют форму демонстраций, в которых выявляется социальный ранг животного. Особенно отчетливо он проявляется при встречах. Собака высокого статуса ведет себя активно, обнюхивает партнера, высоко подняв хвост. Низкоранговая собака, наоборот, поджимает хвост, застывает, давая себя обнюхать, окончательная поза подчинения - падение на спину с подставлением доминанту самых чувствительных зон своего тела. Между этими крайними позициями существует масса переходных состояний.

Наблюдения за поведением волков в вольере показывают, что сражения между ними, которые могут вызвать гибель одного из них, бывают крайне редко. Как отмечает К. Лоренц, ключевым сигналом у них, как бы отключающим агрессивное поведение, служит поворот одного из волков к сопернику изогнутой шеей. Подставляя свою самую уязвимую часть (место, где проходит яремная вена), он как бы отдает себя на милость победителя, и тот сейчас же принимает "капитуляцию". Волки в сражении действуют как будто по заранее продуманному ритуалу. Поэтому все эти явления и получили название ритуального поведения. Им владеют не только хищники, но в большей или меньшей степени все млекопитающие. Ритуальное поведение часто формируется из самых обычных движений животного, первоначально связанных с совершенно другими потребностями. Так, например, поза спаривания часто становится позой доминирования одного животного над другим. Огромное значение визуальная коммуникация имеет для приматов. Язык мимики и жестов у них достигает большого совершенства. Основными зрительными сигналами высших обезьян

иляются жесты, мимика, а иногда также положение тела и цвет морды. Среди угрожающих сигналов - неожиданное вскакивание на ноги и втягивание головы в плечи, удары руками по земле, яростное сотрясание деревьев и беспорядочное разбрасывание камней. Демонстрируя яркий цвет морды, африканский мандрил укрощает подчиненных. В сходной ситуации обезьяна-носач с острова Борнео демонстрирует свой огромный нос. Пристальный взгляд у павиана или гориллы означает угрозу. У павиана он сопровождается частым морганием, движением головы вверх и вниз, прижиманием ушей и изгибом бровей. Для поддержания порядка в группе доминирующие павианы и гориллы то и дело бросают пристальные ледяные взгляды на самок, детенышах и подчиненных самцов. Когда две незнакомые гориллы неожиданно сталкиваются лицом к лицу, пристальный взгляд может оказаться вызовом. Вначале раздается рев, два могучих животных отступают, а затем резко сближаются, наклонив вперед головы. Остановившись перед самым соприкосновением, они начинают пристально смотреть друг другу в глаза, пока один из них не отступит. Настоящие схватки редки.

Такие сигналы, как гримасничанье, зевота, движение языка, прижимание ушей и чмокание губами, могут быть и дружественными, и недружественными. Так, если павиан прижимает уши, но не сопровождает это действие прямым взглядом или морганием, его жест означает подчинение.

Шимпанзе используют для общения богатую мимику. Например, плотно сжатые челюсти с обнаженными деснами означают угрозу; хмурый взгляд - запугивание; улыбка, особенно с высунутым языком, - дружелюбие; оттягивание нижней губы, пока не покажутся зубы и десны, - умиротворенную усмешку; надувая губы, мать-шимпанзе выражает свою любовь к детенышу; повторяющаяся зевота означает замешательство или затруднение. Шимпанзе часто зевают, когда заметят, что за ними кто-то наблюдает.

Некоторые приматы используют в общении хвост. Например, самец лемура ритмично движет хвостом перед спариванием, а самка лангур опускает хвост до земли, когда к ней подходит самец. У некоторых видов приматов подчиненные

самцы при приближении доминирующего самца поднимают хвосты, обозначая свою принадлежность к низшему социальному рангу.

3.3. Экологическая обусловленность чувств животных

Рассматривая животный мир как целое, можно проследить основные направления эволюции сенсорных механизмов. Но эволюция происходит в результате естественного отбора, а естественный отбор-форма приспособления к данным условиям среды. Поэтому не следует удивляться тому, что многие различия между животными объясняются не столько их эволюционной историей, сколько экологическими условиями.

Сенсорные модальности наилучшим образом приспособлены к определенным местообитаниям, а отдельные модальности могут видоизменяться в соответствии с образом жизни животного. Это относится не только к связи между животным и окружающей его физической средой, но также и к его общению с другими животными. Эффективность такого общения зависит от соотношения между используемой модальностью и средой, через которую передается информация. Зрительная модальность, определяя направленность света, позволяет точнее локализовать стимул и опознать конфигурацию пространства, чем любая другая модальность. Не случайно у хищников, например у осьминога, ястреба и кошки, зрительный аппарат развит сильнее, чем у других моллюсков, птиц и млекопитающих соответственно. Зрение позволяет также пользоваться сравнительно долговременными средствами коммуникации в том смысле, что животные могут особым образом изменять поверхность объектов или конструировать артефакты, надолго сохраняющие информацию. Главный недостаток зрения состоит в том, что оно работает хорошо только в определенных условиях. Зрительные сигналы в отличие от звуковых и обонятельных не могут обходить препятствия. В темноте или в сумерках зрение ограничено, хотя многие животные обладают специальными адаптациями, которые позволяют им до некоторой степени преодолевать этот недостаток.

У звука два особых свойства, делающих его важным орудием коммуникации. Во-первых, в звуковых сигналах можно производить быстрые временные изменения. Эта изменчивость позволяет быстро обмениваться информацией, что может быть важно для высокоподвижных видов животных. Кроме того, звуковые сигналы можно произвольно включать и выключать. Так, например, домовый сверчок зрительно хорошо замаскирован. Самец объявляет о своем присутствии продолжительным стрекотанием. Когда он чувствует опасность, он просто перестает стрекотать и замирает, из-за чего хищнику трудно его обнаружить. Второе важное свойство звука состоит в том, что его интенсивность может быть повышена над фоновым уровнем окружающей среды. А со зрительными сигналами это могут сделать лишь несколько видов, которые сами излучают свет. Громкая вокализация птиц и обезьян в тропическом лесу служит примером той пользы, которую приносит звук в преодолении препятствий и шумового фона.

Обоняние обладает некоторыми преимуществами и зрения, и слуха. Запахи могут служить долговременным сигналом и широко используются в этой функции наземными насекомыми и другими животными. Подобно звуковым сигналам, химические сообщения обходят препятствия, и интенсивность их можно поднять выше фонового уровня. Чувствительность обонятельных рецепторов, делает химические сигналы особенно пригодными для обобщения на очень больших расстояниях. Относительная стойкость таких сигналов иногда может быть недостатком, и беспечное оставление видами-жертвами химических следов используют многие хищники. Все три модальности имеют свои достоинства и свои недостатки, и многие животные используют каждую из них, смотря по обстоятельствам. Существует также много других, более специализированных видов чувствительности, о которых пойдет речь дальше.

Животное, глаза которого приспособлены к яркому свету, будет обладать хорошей остротой зрения, восприятием цвета и движения. Такие типично дневные глаза относительно нечувствительны к низким уровням освещенности.

Животные, адаптированные к сумеречному освещению, обладают более высокой чувствительностью, но в ущерб цветовому и детальному предметному зрению.

Видеть в слабом освещении нужно животным, ведущим ночной образ жизни, обитающим глубоко в воде и в пещерах. Эти условия не совсем сравнимы, потому что спектр, приходящего света смешен в воде. Нет данных о том, что ночные животные обладают повышенной чувствительностью к длинным волнам. Однако некоторые из них владеют приспособлениями, повышающими чувствительность к свету. Глаза с широким зрачком и большим хрусталиком улавливают больше света, чем маленькие глаза. Глазами первого типа обладают, например, опоссум, домовая мышь и рысь. У других ночных животных, например сов и галаго, череп сужен с боков, что привело к цилиндрическому удлинению глаза. Цилиндрические глаза встречаются также у некоторых глубоководных рыб. Глаз неясности несколько чувствительнее человеческого, но этого недостаточно для успешной ночной охоты. Как мы увидим, совы полагаются также на другие органы чувств. Многие глубоководные животные специально адаптированы к господствующим условиям освещения. Максимумы поглощения у зрительных пигментов глубоководных рыб совпадают с длиной волны, максимально пропускаемой водой. У глубоко ныряющего кита северного плавуна зрительные пигменты сильнее всего поглощают более короткие волны, чем у неглубоко ныряющего серого кита. Точно так же глаза глубоководных морских ракообразных содержат зрительные пигменты с максимумами поглощения в более коротковолновой области, чем у мелководных ракообразных.

В дополнение к свойствам зрительных пигментов сумеречное зрение усиливают также другие специальные приспособления. Как правило, у ночных животных палочек больше, чем колбочек, а у некоторых из них, например, у кошачьей акулы и галаго, мало или совсем нет колбочек. С одной bipolarной клеткой может быть соединено много палочек, что повышает чувствительность к свету за счет остроты зрения. У многих ночных позвоночных близ фоторецепторов расположены отражающие свет образования (так называемый

тапетум), благодаря которым глаза «светятся», когда на них падает луч света. Свет, который проходит через фоторецептор, не поглотившись, отражается обратно, что повышает вероятность поглощения. У некоторых рыб тапетум может быть покрыт мигрирующими пигментными зернами. Например, у обыкновенной колючей акулы, адаптированной к темноте, тапетум отражает 88% падающего света, а после световой адаптации, когда отражение от тапетума заэкранировано, отражается только 2,5% падающего света. Как мы видим, животные, обитающие при очень слабом свете, приспособлены к нему по-разному. Некоторые из них попадут в мутной среде, где зрительный контраст ослаблен из-за рассеяния света пыльющими частицами. В таких условиях возможности улучшения зрительного восприятия весьма ограничены.

Существует грань, за которой условия для зрения так тяжелы, что от глаз, как от главного органа чувств, приходится отказаться. У большинства животных, обитающих в пещерах, в глубине моря или же в мутной воде, глазаrudimentарные вследствие их регрессии. Например, пещерные земноводные обладают глазами на личиночной стадии, но лишены их во взрослом состоянии. Если этих животных воспитывать на свету, то у взрослых особей развиваются нормальные глаза. У молоди слепой пещерной рыбы имеются глаза, но у взрослых животных они дегенерируют. Садоглу (1975) производил генетические скрещивания этих рыб с живущим близ поверхности видом с нормальным зрением. В этих исследованиях было обнаружено, что дегенеративное состояние глаз у пещерного вида определяется генами. Ошибневые рыбы обычно живут на больших глубинах, и глаза у них регрессировали. Некоторые виды вторично эволюционировали для жизни в пещерах.

Среди млекопитающих кроты и летучие мыши являются самыми известными примерами дегенерации зрения. Очень маленькие глазки кротов у некоторых видов покрыты кожей. У плотоядных рукокрылых зрение развито хорошо, но у ночных летучих мышей, особенно у тех видов, которые ловят насекомых на лету,

зрение очень слабое. Очевидно, при добывании пищи они должны полагаться на другие органы чувств.

Животные с очень слабым зрением, живущие при сумеречном свете, должны рассчитывать на другие органы чувств. Так, у придонных кошачьих сомов имеются разные сенсорные усики, которыми они ощупывают субстрат. Эти усики снабжены многочисленными осязательными рецепторами и хеморецепторами. Однако такие органы чувств не могут заменить зрение не как источник информации о величине и положении предметов в окружающей среде. Многие низшие животные способны ориентироваться в искусственных электрических полях, но мало что известно о сенсорной основе такого поведения. Некоторые виды рыб используют электрическую чувствительность при обычной ориентации коммуникации, и ученым известно много об их электросенсорных системах. Чувствительность к магнитным полям тоже обнаружена у ряда животных. Так некоторые бактерии ориентируются к северному магнитному полюсу и реагируют на магнит в лабораторных условиях. С помощью электронного микроскопа у таких бактерий были обнаружены цепочечные структуры, содержащие кристаллы магнетита, которые так же найдены в брюшке медоносных пчел и сетчатке голубей. В Северном полушарии бактерии следуют наклонению магнитного поля Земли, и оно направляет их вниз, в анаэробный ил, их естественную среду обитания. В Южном полушарии у бактерий обратная полярность магнитоориентированное поведение изучалась также у пчел и голубей, а некоторые исследователи считают, что к магнитным полям чувствителен и человек.

Рыбы используют электричество тремя разными способами:

1. Так называемые «сильноэлектрические» рыбы, такие, как электрический скат и электрический угорь, производят электрические разряды, способные оглушить жертву, но лишены электрической чувствительности.
2. Электрочувствительные рыбы не производят электричества. Однако кошачьи акулы способны обнаружить даже зарывшуюся в песок добычу по

локальному искажению электрического поля Земли. Для этого служат особые органы чувств - так называемые ампулы Лоренцини, широко распространенные по всей поверхности тела, особенно вблизи головы.

3. Так называемые «слабоэлектрические» рыбы генерируют свои электрические поля и чувствительны к электрическим изменениям среды. Обычно это ночные рыбы, обитающие в мутной воде, где зрение неприменимо. У них два типа электрочувствительных рецепторов: ампульные, которые отвечают на медленно изменяющиеся электрические поля, и клубневые, реагирующие только на быстрые их изменения. У некоторых видов один тип рецепторов, у других - оба типа. Эти рыбы генерируют слабые электрические поля посредством электрических органов, которые представляют собой видоизмененные мышцы или аксоны. Электрические разряды, как правило, испускаются с частотой до 300 импульсов в секунду. Некоторые рыбы способны менять частоту импульса, что используется для коммуникации с другими рыбами или как часть заглушающей реакции избегания, которая снижает действие полей, генерируемых другими особями вида. Иными словами, когда одна рыба испытывает электрическое воздействие другой, она может изменить частоту своих импульсов, чтобы снизить это вмешательство. Электрорецепторы служат также для локализации предметов в окружающей воде по искажениям, которые эти предметы вызывают в электрическом поле. Некоторые рыбы, отличают хорошие проводники от плохих, например металлический стержень от пластикового.

Слух заменяет зрение многим видам, и у некоторых из них образовались весьма интересные и специализированные добавления к нормальному слуху. Все эти адаптации способствуют точной локализации источника звука. Сравнение сигналов, приходящих в оба уха, служит главным способом локализации этого источника у позвоночных. Человек с одним ухом может, поворачивая голову, искать направление максимальной силы сигнала, потому что голова создает определенную звуковую тень. Два уха делают возможным одновременное сравнение, что позволяет локализовать источник гораздо быстрее и точнее. Если

уши достаточно далеко отстоят друг от друга, то создается разница во времени прихода, в фазе звуковых волн, имеющих определенное направление, и их интенсивности. Таким образом, мелкие животные сравнивают только интенсивность звуков, а люди пользуются и монауральными, и бинауральными способами.

Самой совершенной заменой зрения является эхолокация, при которой животное испускает высокочастотные сигналы и обнаруживает предметы по возникающему от них эху. Принцип здесь такой же, как в военно-радиолокаторах. Простые формы эхолокации встречаются у землероек, жирных козодоев и гималайских саланганов, которые nocturne и гнездятся в пещерах. Более совершенными ее формами обладают дельфины и другие морские млекопитающие, но своей вершиной она достигает у летучих мышей.

В процессе эхолокации летучие мыши испускают залпы ультразвуковых, т.е. не слышимых человека, импульсов малой длительности (от 5 до 15 мс) и высокой частоты (от 20 до 120 кГц). Такие короткие импульсы позволяют точно определять время образования эха, а значит, и расстояние до образующего его предмета. Звуки, производимые другими животными и ветром, обычно бывают низкочастотными, поэтому маловероятно, чтобы на ультразвуковые сигналы летучих мышей накладывались помехи. Лабораторные опыты показали, что искусственные звуки частотой выше 20 кГц дезориентируют полет летучих мышей. Другое преимущество высоких частот состоит в возможности точной фокусировки, что делает возможным распознавание мелких объектов. Рукокрылые производят ультразвуковые сигналы особо устроенной гортанью и испускают их губами, как голосипинные листоносы, или из специальной формы ноздрей, как подковоносы.

У летучих мышей много также специальных приспособлений, позволяющих им определять время и локализовать место возникновения эха от их ультразвуковых сигналов. У большинства рукокрылых, хватающих насекомых на лету, большие наружные уши, форма которых повышает дирекциональную

чувствительность. После каждого испускаемого животным сильного сигнала эта чувствительность снижается специальными мышцами во внутреннем ухе. При очень коротких испускаемых импульсах, конец импульса не перекрывается с началом его эха. Поскольку эхо приходит быстрее от близких объектов, импульсы постепенно укорачиваются по мере приближения объекта, и в результате такое перекрывание устраняется. У других летучих мышей издаваемые импульсы и эхо от них перекрываются, поэтому, чтобы улучшить обнаружение эха, им нужны другие средства. Например, большой подковонос приспособливает частоту своих сигналов так, чтобы частота возвращающегося эха поддерживалась в узких пределах. Для мыши, летящей к объекту, воспринимаемая частота эха всегда выше, чем частота испускаемого ультразвука. Это объясняется эффектом Допплера, возникающим вследствие относительного движения животного и объекта: чем быстрее они движутся на встречу друг другу, тем выше воспринимаемая частота излучения. Для компенсации такого эффекта летучие мыши меняют частоту своих сигналов так, чтобы воспринимаемая частота была как можно ближе к постоянной. Таким способом мышь может оценить скорость своего полета. А также направления и относительную скорость полета жертвы. Как замена зрения эхолокационные способности рукокрылых производят большое, непечатление.

Большинство хищников встречается с множеством разных видов, которые служат им добычей и которых необходимо отличать от других организмов. При этом чаще всего используются три признака - величина, движение и форма. Когда хищники должны выбирать между особями - жертвами, отличающимися только размерами тела, они обычно хватают самую крупную. Эта стратегия наиболее эффективна в отношении затрат энергии однако по мере увеличения размера обычно наступает предел, за которым стимул больше не воспринимается как добыча. Например, когда обыкновенной жабе предъявляют как «добычу» объекты разной величины, она реагирует положительно на экземпляры, размеры которых находятся в определенных пределах, но активно избегает более крупные стимулы.

Чтобы выбрать добычу определенной величины, жабе нужно оценить абсолютную величину видимого объекта, учитывая и его размеры на сетчатке, и расстояние до него. Жабы-повитухи в процессе развития постепенно научаются выбирать добычу постоянного размера. Сразу после метаморфоза они предпочитают искусственную приманку некоторого углового размера почти независимо от расстояния. Через шесть месяцев они ориентируются на объекты определенного абсолютного размера независимо от расстояния, т.е. за это время они как-то научаются включать суждения о расстоянии в свои оценки размеров. В некоторых случаях наблюдается склонность к более крупной добыче, но не из-за активного предпочтения, а потому, что она лучше различима. Так, радужные форели чаще ловят крупных ракообразных, чем мелких, потому что крупные видны на большем расстоянии.

Для того чтобы узнать добычу, некоторым видам, например лягушкам и жабам, нужно, чтобы она двигалась. Обыкновенная каракатица в норме нападает только на движущихся креветок. Но если у каракатицы отнять только что пойманную и парализованную юю креветку, то это головоногое немедленно снова нападет на нее даже на неподвижную. Некоторые хищники предпочитают добычу, которая движется беспорядочно. Так, личинки стрекоз предпочитают животных, совершающих зигзагообразные движения, а солнечная рыба скорее нападет на искусственную рыбку, если та извивается, чем на плавно движущийся объект. Иногда имеет значение соотношение формы и движения. Так, когда жабам предъявляют темно движущуюся полосу на белом фоне, они сразу же нападают на нее, когда полоса перемещается вдоль своей оси подобно червяку.

Те же принципы применимы и к узнаванию жертвами хищников. Так, например, силуэт ястреба, движимый над утятами или гусятами вызывает реакцию страха, когда движется только в определенном направлении. Это объясняется тем, что короткая шея и длинный хвост характеры для ястреба, а длинная шея и короткий хвост - признаки летящего гуся. Жабы избегают фигур, похожих на змею с поднятой головой (рис.14.). Пиявка, движущаяся толчками,

носпринимается как добыча, если ее передняя присоска находится на почве, но если эта присоска поднята в воздух, жаба принимает пиявку за врага.

Для изучения сенсорных процессов могут быть применены разные чисто поведенческие методы, физиологическое исследование тоже может давать ценные сведения о деятельности органов чувств и о типе информации, которую они посылают в мозг. Но для того чтобы установить, как мозг использует такую информацию, требуется сочетание поведенческого и физиологического подходов. Такой подход был применен Эвертом и его коллегами в обширных исследованиях по опознанию добычи и врагов жабами.



Рис.14. Реакции жабы на простые модели: А - змея; Б - абстрактный рисунок; В - пиявка с поднятой головой.

Физиологические работы показывают, что некоторое опознание добычи происходит на уровне сетчатки. Леттвин и др. отводили электрическую активность от зрительного нерва лягушки, когда объекты двигались в поле зрения. Они обнаружили четыре типа ответов, которые, по-видимому, соответствуют четырем типам ганглиозных клеток в сетчатке. Было установлено, что эти клетки являются детекторами: 1) неподвижной границы; 2) темною выпуклого движущегося объекта; 3) изменения контраста или движения; 4) затемнения.

Жаба, очевидно, обладает тремя типами ганглиозных клеток (соответствующих типам 2, 3 и 4 у лягушки), аксоны которых в составе зрительного нерва идут в зрительную покрышку головы мозга. Информация, поступающая в мозг, включает угловой размер и скорость движения объекта, степень контраста с фоном и общий уровень освещенности. Однако чтобы

распознать добычу, жабе этой информации недостаточно. Методом дегенерации можно проследить путь волокон зрительного нерва в разные отделы головного мозга, включая зрительную покрышку и претектальную область таламуса. Сетчатка одного глаза проецируется топографически на поверхностные слои противоположной зрительной покрышки. Эта проекция имеет вид карты, на которой каждая область поля зрения соответствует определенной области зрительной покрышки. Электрическая стимуляция покрышки у свободно движущейся жабы приводит к ориентировочной реакции по направлению к соответствующей части поля зрения, т.е. вызывает такое поведение, как будто соответствующая часть зрительной покрышки стимулируется видом добычи. Электрическая стимуляция проекции сетчатки на таламической претектальной области вызывает у жабы реакцию избегания. Хирургическое разрушение участка головного мозга приводит к тому, что животные начинают хватать любой движущийся предмет. Разрушение зрительной покрышки уничтожает всякую реакцию на движущиеся стимулы, в том числе и поведение избегания.

Это исследование представляет большой интерес не только как демонстрация соответствующего участия сетчатки и мозга в фильтрации стимула, но так же как прекрасный пример того, чего можно достичь разумным сочетанием поведенческих и физиологических методов.

Для большинства низших животных обоняние - самое важное из чувств. Кроме того, это единственный вид ощущений, обусловленный прямой передачей информации в кору, минуя промежуточные низшие центры головного мозга. В каждой половине носовой полости, в ее верхней части, насчитывается около 30 млн. рецепторных клеток, ответственных за распознавание присутствующих в воздухе пахучих веществ.

Между тем до сих пор мало что известно о том, как происходит такое распознавание. Теоретически различают семь основных групп запахов. Запах может быть эфирным (ацетон), камфорным (нафталин), мускусным (мускус), цветочным (запах розы), ментоловым (мята), острым (уксус) или гнилостным

(запах тухлого яйца). Чтобы объяснить, каким образом мозг распознает запахи, было выдвинуто предположение, что каждая клетка функционирует как замок, к которому подходит только один ключ, соответствующий специальному типу молекул определенной формы и величины. Позже, однако, было показано, что иногда молекулы со сходной структурой вызывают разные обонятельные ощущения.

Обоняние играет важную роль в оценке потребляемой пищи. Когда нос «забит» (например, при насморке), пища кажется совсем безвкусной. Мы не способны хорошо оценивать качество и вкус пищи только в результате ее пережевывания и проглатывания - мы всегда пропускаем воздух через полость носа, где расположены обонятельные клетки. Обоняние, кроме того, играет важную роль в коммуникации животных (особенно низших): специальные железы и выделяют феромоны, позволяющие животным метить свою территорию. По-видимому, у человека эта функция обоняния в сексуальном плане приобретает еще большее значение.

Чувствительность к запахам порой бывает просто фантастической: например, самцы некоторых бабочек реагируют на несколько молекул полового феромона самки в кубическом метре воздуха. Степень развития обоняния может достаточно сильно различаться даже в пределах одной таксономической группы животных. Так, млекопитающих делят на макросматиков, у которых обоняние развито хорошо (к ним относится большинство видов), микросматиков - с относительно слабым развитием обоняния (тюлени, усатые киты, приматы) и аносматиков, у которых типичные органы обоняния отсутствуют (зубатые киты). Обоняние служит животным для поиска и выбора пищи, выслеживания добычи, спасения от врага, для биориентации и биокоммуникации (мечение территории, отыскание и узнавание полового партнёра и т.д.). Рыбы, земноводные, млекопитающие хорошо различают запахи особей своего и других видов, а общие групповые запахи позволяют животным отличать "своих" от "чужих".

У многих млекопитающих - макросматиков обонятельная область носа увеличена за счёт дополнительных раковин костной стенки носовой полости. У пресмыкающихся и некоторых млекопитающих в перегородке носа, кроме основных органов обоняния, расположен вомероназальный, или якобсонов орган. Он есть у земноводных, большинства рептилий и многих млекопитающих. У последних он представляет собой две тонкие трубы в основании носовой перегородки, открывающиеся в носовую полость. Изнутри эти трубочки выстланы чувствительным эпителием, от рецепторов которого отходит особая ветвь обонятельного нерва. Похоже, что обонятельные рецепторы вомероназального органа избирательно настроены на самые важные для животного запахи, связанные с опасностью, поисками пищи и полового партнера, и обладают невероятной чувствительностью. Современная концепция дуального обоняния предусматривает существование у позвоночных основной и дополнительной обонятельных систем. Первая играет в природе важную роль в восприятии запахов, связанных с питанием, поведением в системе "хищник-жертва", а также при распознавании индивидуальных запахов особей, запахов "группы" и др. Вторая отвечает за восприятие феромонов. Данная система играет ключевую роль в регуляции полового и материнского поведения. Рецепторную роль в ней выполняет уже упомянутый выше вомероназальный орган.

Для определения направления источника запаха имеет значение влажность носа животного. Она необходима для определения направления ветра, а, следовательно, и направления, откуда принесен запах. Без ветра животные обнаруживают запахи лишь на очень близких расстояниях. Боковые вырезы на носу у млекопитающих предназначены для восприятия запахов, приносимых боковым и задним ветрами.

Особую группу пахучих веществ составляют феромоны, которые выделяются животным обычно с помощью специальных желез в окружающую среду и регулируют поведение представителей того же вида. Феромоны - биологические маркеры собственного вида, летучие хемосигналы, управляющие

нейроэндокринными поведенческими реакциями, процессами развития, а также многими процессами, связанными с социальным поведением и размножением. Если у позвоночных обонятельные сигналы действуют, как правило, в сочетании с другими - зрительными, слуховыми, тактильными сигналами, то у насекомых феромон может играть роль единственного "ключевого стимула", полностью определяющего их поведение.

В состав феромона всегда входят несколько химических веществ. Обычно это органические соединения с низким молекулярным весом - от 100 до 300. Видовые различия их смесей достигаются одним из трех способов: 1) одинаковый набор веществ с разным их соотношением у каждого вида; 2) одно или несколько общих веществ, но разные дополнительные вещества у каждого вида; 3) совершенно разные вещества у каждого вида.

Наиболее известны следующие феромоны: эпагоны, "феромоны любви" или половые атTRACTАНты; одмикноны, "путеводные нити", указывающие дорогу к дому или к найденной добыче, они же и метки на границах индивидуальной территории; торибоны, феромоны страха и тревоги; гонофиины, феромоны, меняющие половые свойства; гамофиины, феромоны полового созревания; этофиины, феромоны поведения; лихневмоны, феромоны вкуса.

Запах представляет собой своеобразную "визитную карточку" животного. Он сугубо индивидуален. Но в то же время запах видоспецичен, по нему животные четко отличают представителей своего вида от любого другого. Члены одной группы или стаи при наличии индивидуальных различий имеют и общий специфический групповой запах.

Индивидуальный запах животного формируется из целого ряда составляющих: его половой принадлежности, возраста, функционального состояния, стадии полового цикла и т.д. Эта информация может кодироваться рядом пахучих веществ, входящих в состав мочи, их соотношением и концентрацией. Индивидуальный запах может меняться под воздействием различных причин в течение всей жизни животного. Огромную роль в создании

индивидуального запаха играет микробный пейзаж. Микроорганизмы, обитающие в полостях кожных желез, принимают активное участие в синтезе феромонов. Источниками запаха служат продукты неполного анаэробного окисления секретов, выделяемых животным в различных полостях тела и железах. Перенос бактерий от особи к особе может осуществляться в процессе взаимодействия членов группы: спаривания, кормлении молодняка, родах и т.д. Таким образом, внутри каждой популяции поддерживается определенная общегрупповая микрофлора, обеспечивающая сходный запах обычного запаха тела.

Особенно большое значение ольфакторная коммуникация имеет для процессов, связанных с размножением. У многих как позвоночных, так и беспозвоночных животных обнаружены специфические половые феромоны. Так, некоторые насекомые, рыбы, хвостатые амфибии имеют феромоны, стимулирующие развитие женских половых желез и вторичных половых признаков у самок. Феромоны самцов некоторых рыб ускоряют созревание самок, синхронизируя размножение популяции.

Термиты и близкие к ним муравьи наделены функциональной системой торможения развития самок и самцов. Пока рабочие муравьи слизывают нужные дозы гонофиионов с брюшка яйцекладущей самки, новых самок в гнезде не будет. Ее гонофиионы подавляют развитие яичников у рабочих муравьев. Но как только яйцекладущая самка погибает, сейчас же начинают плодоносить некоторые рабочие муравьи.

В 1954 году Батлер открыл, что челюстные железы матки пчел выделяют особое маточное вещество, которое она размазывает по телу, позволяя затем рабочим пчелам слизывать его. Главная его роль в том, чтобы подавлять развитие яичников у рабочих пчел. Но как только матка исчезает, а с ней и этот феромон, у многих рядовых членов семьи сразу же начинают развиваться яичники. Затем эти пчелы откладывают яйца, хоть они и не оплодотворены. То же происходит, когда маточного феромона не хватает на всех членов пчелиной семьи. Биологическая активность этого феромона столь высока, что рабочей пчеле достаточно лишь

коснуться хоботком тела живой или мертвый матки, как наступает торможение развития яичников.

Огромное значение для полового поведения имеют феромоны, выделяемые самками для привлечения самцов. В период течки у самок млекопитающих усиливается секреция многих кожных желез, особенно окружающих апогенитальную зону, в составе секрета которых в это время появляются половые гормоны и феромоны. В еще большем количестве во время течки эти вещества содержатся и в моче самок. Они способствуют созданию запахов, привлекающих внимание самцов.

Целый ряд феромонов - гонофиионов, описанных у беспозвоночных, способствуют перемене пола животного в течение его жизни. Морской многощетинковый червь офриотрох в начале своей жизни всегда самец, а когда он подрастает, то превращается в самку. Взрослые самки этих червей выделяют в воду гонофион, заставляющий самок превращаться в самцов. Нечто подобное происходит и у некоторых брюхоногих моллюсков. Они тоже в молодости самцы, а затем становятся самками.

Самцы многих насекомых (мух, сверчков, кузнечиков, тараканов, жуков и т.д.) на разных частях своего тела несут железы, секрет которых дает самкам стимул к размножению. Взрослые самцы пустынной саранчи, выделяя особые феромоны, ускоряют созревание молодых саранчуков.

У млекопитающих описаны гамофионы, воспринимаемые в основном обонянием. Они играют немалую роль в размножении. Поскольку половые гормоны и феромоны всех млекопитающих в принципе одинаковы, то подобные явления возможно наблюдать и у животных других видов.

Обоняние является одним из самых ранних чувств, "включающихся" в онтогенез. Детеныши уже впервые дни после рождения запоминают запах матери. К этому времени у них уже вполне развиваются нервные структуры, обеспечивающие восприятие запаха. Запах детенышей играет важную роль для развития нормального материнского поведения суки. В период лактации самки

продуцируют особый, материнский феромон, который придает специфический запах детенышам и обеспечивает нормальные взаимоотношения между ними и матерью.

Специфический запах появляется и тогда, когда животное испытывает страх. При эмоциональном возбуждении резко увеличивается секреция потовых желез. Иногда у животных при этом происходит непроизвольный выброс секрета пахучих желез, мочеиспускание и даже калоизвержение. Большое информационное значение имеют пахучие метки, которыми животные маркируют свои владения.

Мечение - чрезвычайно важная форма поведения для многих видов наземных животных: оставляя пахучие вещества в разных точках своего участка обитания, они сигнализируют о себе другим особям. Благодаря пахучим меткам происходит более равномерное, а главное, структурированное распределение особей в популяции, противники, избегая прямых контактов, которые могли бы привести кувечьям, получают достаточно полную информацию о "хозяине", а половые партнеры легче находят друг друга.

Кожные железы млекопитающих. Вся кожа млекопитающих густо пронизана многочисленными железами. По строению и характеру выделяемых секретов кожные железы разделяют на два типа - потовые и сальные. Секреты всех кожных желез представляют собой продукты выделения железистых клеток составляющих их стенки.

Потовые железы, выделяющие жидкий секрет - пот, играют в организме роль дополнительных органов выделения. Кроме того, потоотделение способствует охлаждению кожи и играет важную роль в терморегуляции. Интенсивность потоотделения зависит в сильной степени от температуры окружающей среды, но может возникать и под воздействием других факторов, в том числе и эмоциональных. Регулируется потоотделение эндокринной системой и нервными центрами, расположенными в головном и спинном мозге. Сальные железы имеют

несколько другой тип секреции, чем потовые. Но тем не менее функционируют они, как правило, вместе, имея общие наружные выводные протоки.

У млекопитающих, покрытых волосяным покровом, потовые железы, выделяющие жидкий пот, имеются на мякишах лап. На остальной поверхности тела располагаются более крупные потовые железы, соединяющиеся обычно с волосяными фолликулами и выделяющие более густой, похожий на молоко и нахучий пот, который, смешиваясь с секретом сальных железах, образует естественную жировую смазку кожи и волос.

Отсутствие выделения собаками жидкого пота ведет к широкому распространению мнения о том, что потовые железы у них отсутствуют вообще. Однако это в корне неверно.

Терморегуляторная функция потоотделения у млекопитающих, покрытых шерстью, практически отсутствует, но выделительная сохраняется в полной мере. Усиление потоотделения происходит при заболеваниях животного, когда организм всеми способами старается избавиться от вредных продуктов обмена, накапливающихся в процессе болезни. (Вспомните, как часто пoteем в таких ситуациях и мы сами). Поэтому запах выделений кожных желез имеет важное информационное значение для определения физиологического состояния животного. Так, например, при некоторых инфекционных заболеваниях животные приобретают специфический запах, который заставляет здоровых особей избегать контактов с больными.

В некоторых участках поверхности тела такие железы увеличены и скретируют более обильно. В их сумках всегда присутствует микрофлора, разлагающая жирные кислоты секрета и имеющая строго индивидуальный специфический состав. Она в сильной степени обуславливает индивидуальный запах особи. Именно поэтому участки тела, где таких желез больше всего: углы рта, область половых органов, анальное отверстие и т.п. - млекопитающие наиболее интенсивно обнюхаивают при встрече.

К таким специфических железам можно отнести мейбомиевые железы, расположенные по краям век глаз. Их жировые выделения смазывают края век, препятствуя вытеканию слез, и, в то же время, защищают ресницы от деформирующего воздействия слезной жидкости.

На верхней стороне хвоста представителей семейства собак, вблизи его корня располагается фиалковая железа. Названа она так вовсе не потому, что ее секрет пахнет фиалками, а потому, что этот цветок напоминают ее контуры на срезе. Биологическое значение фиалковых желез до конца еще не выяснено. Ряд исследователей полагает, что их секреция связана с узнаванием представителей своего вида и индивидуальным опознанием особей.

Крупные сальные и потовые железы располагаются в коже препутия. Их выводные протоки открываются в волосяные влагалища крупных одиночных остьевых волос с хорошо развитой сердцевиной. Сильно развиты железы и в коже влагалища, их секреция увеличивается с половозрелостью и достигает апогея во время течки. Наряду с запахом влагалищных выделений запах их секрета также меняется на разных ее стадиях, усиливая информацию о состоянии самки. Большое количество разнообразных желез, выделяющих обильный секрет, сосредоточено в анальной зоне. Секрет этих желез также связан с маркировочным поведением и индивидуальным опознанием. Наиболее заметные из них - так называемые околоанальные железы, открывающиеся своими протоками в анальные сумки. Их секрет складывается из выделений потовых и сальных желез и примешивающихся к ним пластинок отторгнутого рогового слоя эпителия. Индивидуальная микрофлора придает секрету специфический запах. В период течки в секрете околоанальных желез самок появляются специфические феромоны, привлекающие кобелей. Опорожнение анальных сумок происходит при мышечном сжатии их при акте дефекации. Биологическое значение анальных сумок у млекопитающих заключается в смазывании кожи анального отверстия и облегчения акта дефекации, привлечении самцов во время течки, для индивидуального опознавания особей, для маркировочного поведения. Иногда

при сильном возбуждении или испуге происходит самопроизвольное опорожнение анальных сумок.

Кроме обычных кожных желез, у некоторых млекопитающих встречаются и специфические пахучие железы, носящие название мускусных. Их выделения имеют множественные функции: облегчает встречу особей разного пола, используется для мечения занятой территории, служит средством защиты от врагов. Таковы мускусные железы кабарги, овцебыка, землероек, выхухоли, ондатры; каудальные, промежностные и анальные железы некоторых хищных; копытные и зароговые железы коз, серн и некоторых других парнокопытных; предглазничные железы оленей и антилоп и т.д. Исключительно защитное значение имеют пахучие железы некоторых куньих. Так, например, у скунса эти выделения настолько едки, что вызовет у человека, подвергшегося их действию, тошноту, а иногда и обморочное состояние. К тому же запах выделений скунса отличается чрезвычайной стойкостью и сохраняется во внешней среде в течение длительного времени.

Интенсивному мечению с помощью мочи подвергаются границы территории обитания стаи собак или волков. Обычно этим занимается доминирующий кобель. Как пишет Ф. Моэт (1968), стая волков примерно раз в неделю совершает обход "фамильных земель" и освежает межевые знаки. Английский исследователь Ф. Моэт занимался изучением поведения полярных волков Аляски и жил в палатке на территории стаи. Однажды, в то время, когда волки ушли на ночную охоту, ученый решил таким же образом "застолбить" "свою" территорию площадью около трехсот квадратных метров. Вернувшись с охоты, волк-самец сразу же заметил метки Ф. Моэта и стал их изучать... "Встав на ноги, он еще раз принюхался к моему знаку и, очевидно, принял решение. Быстро, с уверенным видом он начал систематический обход участка, который я застолбил для себя. Подойдя к очередному "пограничному" знаку, он обнюхивал его разок-другой, затем старательно делал свою отметку на том же пучке травы или на камне, но с наружной стороны. Через какие-нибудь пятнадцать минут операция была

закончена. Затем, волк вышел на тропу там, где кончались мои владения, и рысцой пустился к дому, предоставив мне пищу для самых серьезных размышлений". Данный пример показывает, что метки особи одного вида могут быть понятны и информативны для особей другого вида.

3.4. Акустическая коммуникация

Акустическая коммуникация по своим возможностям занимает промежуточное положение между оптической и химической. Подобно зрительным сигналам издаваемые животными звуки являются средством для передачи экстренной информации. Их действие ограничено временем текущей активности животного, передающего сообщение. Видимо, не случайно в очень многих случаях выразительные движения у животных сопровождаются соответствующими звуками. Но, в отличие от визуальных, акустические сигналы могут быть переданы на расстоянии в отсутствие зрительного, тактильного или ольфакторного контакта между партнерами. Акустические сигналы, подобно химическим, могут действовать на большом расстоянии или в полной темноте. Но одновременно они являются антиподом химических сигналов, так как не обладают долговременным действием. Таким образом, звуковые сигналы животных - средство экстренной связи для передачи сообщений как при непосредственном зрительном, тактильном контакте между партнерами, так и при его отсутствии. Дальность передачи акустической информации определяется четырьмя основными факторами: 1) интенсивностью звука; 2) частотой сигнала; 3) акустическими свойствами среды, через которую передается сообщение и 4) порогами слуха животного, принимающего сигнал. Звуковые сигналы, передаваемые на большие расстояния, известны у насекомых, земноводных, птиц и многих видов млекопитающих средних и крупных размеров.

Распространение звука представляет собой волновой процесс. Источник звука передает колебания частицам окружающей среды, а они в свою очередь - соседним частицам, создавая таким образом серию чередующихся сжатий и

разрежений с усилением и ослаблением давления воздуха. Эти движения частиц графически изображаются в виде последовательности волн, вершины которых соответствуют сжатиям, а впадины между ними - разрежениям. Скорость движения этих волн в данной среде и есть скорость звука. Число волн, проходящих в секунду через какую-либо точку пространства, называется частотой звуковых колебаний. Ухо того или иного вида животных воспринимает звук лишь в ограниченном диапазоне частот, или длии волн. Волны с частотой ниже 20 Гц не воспринимаются как звуки, а ощущаются как вибрации. Вместе с тем, колебания с частотой выше 20 000 Гц (так называемые ультразвуковые) также недоступны уху человека, однако воспринимаются ушами целого ряда животных. Другой характеристикой звуковых волн является интенсивность, или громкость, звука, которую определяют по расстоянию от пика или впадины волны до средней линии. Интенсивность служит мерой энергии звука.

Звук возникает вследствие ничтожных изменений давления, вызываемых источником колебаний в воздухе или в воде. Звуковые рецепторы в принципе представляют собой механорецепторы с быстрым восстановлением чувствительности, что делает их восприимчивыми к колебаниям.

У множества членистоногих описаны чувствительные к вибрации волоски и рецепторы в суставах конечностей. У падальных мух в некоторых суставах антенн рецепторы, называемые джонсовыми органами, могут реагировать на колебания частотой до 500 Гц. У комаров орган такого же типа сигнализирует о направлении звука. Пауки отличают живую добычу от мертвой по вибрации паутины. Некоторые позвоночные обладают механорецепторами, способными воспринимать колебания субстрата. Такие рецепторы найдены в коже змей и в суставах ног у кошек и уток. Слуховые системы животных имеют некоторые общие черты. Один из самых простых типов периферических устройств известен у бабочек совок. У них два «уха», каждое из которых состоит просто из тимпанальной мембранны по бокам груди и двух рецепторных клеток,

погруженных в полоску соединительной ткани. Это «ухо» позволяет бабочкам слышать ультразвуковые сигналы охотящихся летучих мышей.

Звук обладает свойствами, на которые животное может реагировать. Когда он проходит через среду, ее частицы движутся назад и вперед, создавая осциллирующие волны давления. Величина этих волн определяет интенсивность воспринимаемого звука. Скорость его зависит от плотности среды распространения и не зависит от интенсивности. В воздухе звук распространяется со скоростью около 340 м в секунду, причем в горячем воздухе – быстрее, чем в холодном. В воде скорость приблизительно в четыре раза выше, чем в воздухе.

Орган слуха может быть чувствителен к широкому диапазону частот; например, тимпанальный орган саранчи реагирует на частоты от 100 до 100 000 Гц, а антennaльный рецептор самца комара реагирует на колебания частотой от 150 до 550 Гц, что соответствует звуку, создаваемому крылом самки. Высококачественный тон от крыла самца не воспринимается джонстоновым органом.

В целом органы слуха позвоночных чувствительны к более широкой области звукового спектра, чем у беспозвоночных. Не у всех позвоночных строение уха одинаково. Так, например, у рыб и китообразных (дельфинов, китов) нет наружного уха, а рыбы лишены также барабанной перепонки и среднего уха со слуховыми косточками. Поскольку ткани рыб имеют приблизительно ту же плотность, что и вода, колебания, приходящие к их голове, могут передаваться прямо к внутреннему уху. Впрочем, некоторые рыбы обладают другим механизмом, функционально аналогичным среднему уху: это наполненный газом плавательный пузырь, у которого может быть костная связь с внутренним ухом, значительно улучшающая слуховую способность. У амфибий и рептилий самой наружной частью уха является барабанная перепонка, но у птиц уже имеется внешний канал (слуховой проход), ведущий к ней от поверхности тела. У птиц от внутренней поверхности барабанной перепонки идет костный стерженек,

составляют соединяющийся со стремечком. У амфибий и рептилий эти косточки составляют часть челюсти, хотя у некоторых видов они играют определенную слуховую роль.

Органы боковой линии у рыб и водных амфибий чувствительны к колебаниям, включая низкочастотные звуки; они состоят из видоизмененных полосковых сенсилл. Которые реагируют на ток воды в канале боковой линии или на поверхности тела.

Средства акустической коммуникации, характерные для представителей семейства собачьих делятся на две группы: контактные и дистантные. К контактным сигналам относятся рычание, скуление, фырканье, визг, писк. Эти сигналы издаются животным в ситуациях непосредственного контакта между животными. Все они могут проявляться в разных ситуациях. Скуление - первый сигнал, появляющийся у щенков. По своей сути скуление - ответ на дискомфорт. Взрослые звери скулят при болевых воздействиях, социальной изоляции, при взаимодействиях дружеского порядка, нетерпении. Визг - сигнал боли, в большинстве случаев он блокирует агрессию нападающего. Рычание издается собакой при агрессивных взаимодействиях, это сигнал угрозы. Большая доля игр, особенно щенячьих, сопровождается рычанием. Фыркают обычно настороженные звери. У домашних собак или прирученных зверей подобные сигналы часто бывают обращены к человеку и могут служить призывом к контакту, признаком нетерпения или просьбой о чем-нибудь. Каждый из них имеет множество модуляций.

К дистантным сигналам относятся лай и вой. Лают собаки в разных ситуациях совершенно по-разному. Лай может быть разной тональности, громкости и частоты. По характеру лая собаки внимательный хозяин почти всегда может определить его причину. Так, например, охотник безошибочно определяет, какую дичь обнаружила его лайка. Она совершенно по-разному облаивает лося или медведя, белку или рябчика. Характер лая гончих тоже бывает совершенно разным при гоне зайца или лисицы, по следу или "по-зрячему". Самым приближенным образом лай можно разделить на следующие категории: лай

разной интенсивности при активно-оборонительной реакции разной степени; лай разной интенсивности при разной степени пассивно-оборонительной реакции; лай-приветствие; лай в игре; лай в закрытом помещении или на привязи; лай-требование обратить на себя внимание и т.д.

Вой - обычное средство коммуникации представителей семейства собачьих, ведущих стайный образ жизни. Его значение в жизни шакалов, волков и койотов многообразно. Исследователи поведения волков считают, что групповой вой волков играет роль территориальной метки, т.е. свидетельствует о том, что на данной территории находится группа волков. С помощью воя волки и шакалы призывают партнеров.

А.Н. Никольский и К.Х. Фроммольт (1989) разделяют вои волков на индивидуальные и групповые. Среди групповых воев можно выделить спонтанные, когда выть начинают все члены стаи почти одновременно, и вызванные, возникающие в ответ на вой одного из членов стаи, находящегося на расстоянии. Спонтанные и вызванные вои имеют разную сезонную динамику.

В виварии биологического факультета МГУ в 70-80-е гг. содержалась группа волков, несколько пар шакалов и довольно много собак. Вольеры с этими животными были расположены на некотором расстоянии друг от друга. Ежедневно, приблизительно в пять часов вечера шакалы начинали выть, к ним присоединялись волки и собаки. Этот групповой хор звучал в течение нескольких минут, и затем постепенно стихал. Выть звери иногда начинали и в другое время суток, но такой регулярности при этом не наблюдалось. В это же время в виварии содержались лисицы и енотовидные собаки. Эти одиночные звери никогда не присоединялись к общему хору и никак не реагировали навой.

Ряд исследователей, изучавших акустическую коммуникацию шакалов, отмечают, что шакалы в стае обычно начинают выть последовательно один за другим. Затем их сигналы сближаются по частоте и по времени так, что выделить индивидуальные характеристики воев отдельных зверей становится невозможным. Подобное "слияние индивидуальных признаков" служит, по

мнению ученых, для демонстрации сплоченности группы. Так шакалы показывают своим соседям, что на этом месте находится не просто группа, а именно сплоченная семья.

Вой волков и шакалов служит для обмена разнообразной информацией между стаями. Упоминавшийся выше Ф. Моэт (1968) пишет о том, что эскимосы-охотники хорошо понимаютвой волков и заключенную в нем информацию. Домашние собаки воют реже, чем волки, возможно, этот признак частично лиминирован отбором в процессе доместикации. Чаще всего они воют в изоляции или в ответ на звуки, вызывающие у них раздражение, например, на музыку. Очевидно, такие звуки аналогичны спонтанному вою волков, который возбуждает вызванныйвой.

Инстинктивные механизмы регуляции поведения развиваются в нескольких основных направлениях, которые определяют их эволюционное значение перед лицом естественного отбора. Прежде всего, к ним относятся обеспечивающие сохранение вида гомеостатические механизмы удовлетворения витальных потребностей и соответствующие программы поведения. Поиск и взаимоотношения с сексуальным партнером, врожденные координации, ведущие к оплодотворению, забота о потомстве и обеспечение его жизнеспособности - все это типичные примеры инстинктивных в своей основе форм поведения, направленного на сохранение вида. Другие потребности и поведенческие программы связаны в первую очередь с сохранением индивида и лишь косвенно с сохранением вида. К ним относятся удовлетворение голода и жажды, поиск пропитания, преследование, убийство и поедание добычи, точно так же как прятание или заготовка впрок пищевых запасов. Третья группа инстинктивных актов связана возможно с более постоянной защитой и безопасностью к выполнению определенных программ моторного поведения. У птиц, ведущих парное или групповое существование, призывные или предупреждающие крики являются двуголосными и даже многоголосными. Стаяная организация волков основана на дифференцированных, формирующихся в ходе индивидуального

научения схемах поведения. Хорошо известны угрожающая мимика и жесты подчинения, совершенные приемами скоординированного преследования других животных, звуки угрозы, предупреждения, успокоения и т.п.

Ни в одном из этих случаев, однако, преимущества коммуникации для группы и отдельных особей не выступают с такой отчетливостью, как в социальном поведении приматов. Мы имеем в виду прежде всего низших и человекоподобных обезьян. Перед тем как обратиться к детальному обоснованию этого тезиса, напомним о некоторых характерных проявлениях коммуникативных процессов у приматов.

Уже у зеленой макаки было обнаружено существование 36 явно различающихся звуков. Из этого числа 23 могут быть идентифицированы в качестве различных сообщений для собратьев по виду. При этом удается различить определенных группы или классы звуковых сигналов. Так, различна конфигурация звуковых сигналов, означающих «воздушную тревогу» и предупреждение об опасности на поверхности земли. Особенно выразительным вариантом является «змеинная тревога». Характерные звуковые образования, встречающиеся только в связи с определенными ситуациями, обнаружены и у шимпанзе. Исследователи шимпанзе распознают многие из них с высокой степенью уверенности. Например, «крики радости», при неожиданно обнаруженной пище, представляют собой громкие вопли с высокими, энергичными повизгиваниями, которые собирают всех членов группы, причем даже при сильном голоде они сначала обнимаются, похлопывают друг друга по спине и бедрам и лишь затем - часто приближаясь вертикальной походкой и наклоняясь - обращаются к найденной пище.

От этого звука резко отличаются звуки, предупреждающие о приближении врага. Они совершенно очевидно понимаются всеми животными, а их «значение» усваивается в онтогенезе чрезвычайно рано.

Можно показать, что первые организмические средства коммуникации возникают из инстинктивных поведенческих программ, но благодаря действию

описанных механизмов научения освобождаются от влияния наследственных факторов, приобретают новое значение и начинают самостоятельное существование. Рассмотрим некоторые дополнительные примеры. У обезьян существует мимико-жестикуляционный комплекс, имеющий значение, близкое к нашему «Убирайся!» или «Поворачивай оглобли!». По существу, речь идет об имитации наскока. Разумеется, сами позотонические координации, предшествующие прыжку обезьяны, относятся к сфере врожденных компонентов ее поведения. Но уже в ходе накопления индивидуального опыта можно было легко заметить, что иногда для достижения желаемой цели и, соответственно, удовлетворения потребности в социальной среде достаточно одного лишь напоминания о возможном действии. Этот жест встречается с самой разной степенью выраженности, вплоть до легкого напряжения обращенной к партнеру мускулатуры тела. Аналогично обстоит дело и с зевотой. Это врожденная двигательная координация, связанная с устранением кислородного голодания тканей. Но она очень хорошо демонстрирует зубы. Поэтому случайный зевок может иметь одновременно сильный устрашающий эффект. Такой побочный результат, очевидно, не проходит незамеченным и фиксируется в памяти, образуя «базу данных» для нового применения в будущем: зевота превращается в угрожающую гримасу. Даже в крайне ослабленном виде, когда всего лишь исказяется линия губ, эффективное влияние. Важнейшим вопросом является вопрос о возможных путях возникновения средств коммуникации - превращении врожденных двигательных координаций в жесты, мимику, звуковые сигналы, которые приобретают совершенно новое значение и начинают благодаря этому независимое существование, характеризующееся не меньшей стабильностью и все большей дифференцированностью. Судя по всему, приведенные примеры дают возможность ответить на этот вопрос: имеющиеся формы поведенческой активности одновременно некоторого социального, интериндивидуального эффекта. Если при этом они приводят к ослаблению напряженности то, в соответствии со строением элементарных процессов научения, они запоминаются

и позднее оказываются доступными во всех сходных ситуациях. Так происходит высвобождение поведенческого акта из-под влияния закономерностей механизмов, инстинктивной регуляции. Он приобретает статус нового средства организации деятельности, эффективного на сравнительно больших расстояниях и применительно к новому классу ситуаций. Для иллюстрации приведем еще два примера трансформаций первоначально врожденных видов поведения. Для самцов павиана поворот самки и демонстрация ею анальной области является призывом к копуляции. Этот призыв «запускает» врожденные механизмы сексуального поведения. Адекватный ответ на подобную сигнализацию исключает настроение вражды или соперничества. Поэтому если в ходе острого соперничества самец павиана чувствует себя побежденным, то он демонстрирует ту же форму поведения по отношению к победителю. Результат не замедляет сказаться: боевой пыл спадает, конфликтная ситуация, связанная возбуждением, агрессией и неуверенностью в выборе поведенческих решений, разряжается. Или другой пример, уже упоминавшийся сигнал остановки: поднимание руки относится к сфере двигательных координаций, обеспечивающих обезьяне возможность забираться по веткам на вершину дерева. Как правило, чтобы осуществить это, животному необходимо остановиться. Выделенное из данного контекста поднятие руки приобретает новое значение: «Стоять!» Как и «ритуализация» (термин Гексли) врожденных поведенческих программ, происходящая в ходе обучения стилизация и трансформация их в сигналы, видимо, направляется наблюдаемым влиянием на реципиента. Регистрация этого влияния определяет, согласно общим закономерностям обучения, дальнейшее оформления оптимизацию сигналов в качестве средств коммуникации. Поскольку при этом малоэффективные фрагменты поведенческого, а существенные для коммуникации - акцентируются, происходят структурные изменения исходной формы поведения, обусловленные их новой коммуникативной функцией. Но так как в свою очередь структуры памяти всегда остаются связанными с воспринимаемыми результатами действия сигнала и ситуационной, то вместе с

той самостоятельностью формируется новый класс содержаний памяти: прототипы активно- на передачу информации в акте коммуникации. Подобно всякой структуре памяти, основанной на регистрации регулярности следования событий, этот класс также приспособлен для учета последствий выполнения некоторого действия. В данном случае это означает, что уже впервые зафиксированные в памяти коммуникативные сигналы входит также знание об особенностях их влияния на собратьев по виду.

3.5. Коммуникация между животными различных видов

Животные, которые находятся в тесном контакте с человеком, зачастую ведут себя так, как будто люди принадлежат к их собственному виду. Тот, кто держит дома животных, неоднократно убеждается в этом. Одному владельцу черепахи понадобилось некоторое время, чтобы понять, что черепаха делала многократные попытки ухаживать за его башмаками. В зоопарках самцы кенгуру передко себя ведут так, как будто вертикальная поза служителя является вызовом на драку. Если служитель наклонится к земле, что означает у кенгуру позу миролюбия, то конфликта можно избежать Точно так же многие люди относятся к животным, как к себе подобным. Они разговаривают со своими любимцами и даже могут их украшать как человека, например, полировать им когти. Тенденция приписывать животным некоторые человеческие свойства - так называемый антропоморфизм,- вероятнее всего, берет начало от инстинктивного распознавания сигнальных раздражителей, играющих важную роль в социальном поведении человека. Например, форма головы ребенка - важный фактор, вызывающий родительские чувства у взрослого человека. Неоднократно отмечалось, что люди так же реагируют на подобные особенности молодых животных. Такие привлекательные черты часто преувеличиваются и акцентируются на них внимание в дружеских шаржах и рекламных плакатах. Наряду с чисто случайным сходством между особенностями одного вида животных и сигнальными раздражителями другого существует много примеров, когда

естественный отбор способствовал установлению межвидовой коммуникации. Это, в частности, проявляется в возникновении специальных приспособлений, помогающим животным спасаться от хищников. Многие животные, когда их обнаруживает хищник, принимают позы, которые назначены для того, чтобы испугать его. В некоторых случаях такая демонстрация - это чистый обман. Так, например, многие виды ночных и дневных бабочек, если потревожить их во время отдыха, внезапно обнажают похожие на глаза пятна задних крыльев. Некоторые исследователи экспериментально доказали внезапное появление яркой окраски может испугать птицу, что дает бабочке шанс спастись. Пятна-глаза, находящиеся на виду постоянно или обнажающиеся внезапно, оказывают устрашающее действие, вероятно, еще и потому, что они напоминают глаза хищников, которые нападают на птиц. Когда птицы освоились с обстановкой, он проверил их реакции на различные рисунки, напоминающие глаза. Как только птица садилась на коробку, включался ток, и по бокам от червя начинали светиться два рисунка. Круговые рисунки сильнее отпугивали птиц, чем крестообразные, и чем больше рисунки были похожи на глаза, тем эффективнее вызывали они поведение избегания. Птицы быстро привыкали к предъявляемым им пятнам-глазам; и отсюда, по-видимому, следует, что насекомым имеет смысл скрывать такие пятна до тех пор, пока не появится в них нужда.

Демонстрация пятен-глаз - это форма имитации сигнальных раздражителей, используемых животными других видов. Во многих типах демонстраций используется мимикрия характерных примет или поведенческих реакций других животных. Саблезубая морская собачка имитирует определенный цветовой рисунок губана-чистильщика и таким образом имеет возможность обмануть большую рыбу, которая позволяет ей приблизиться. Однако вместо того, чтобы удалять паразитов, как это делает губан-чистильщик, морская собачка откусывает кусок от большой рыбы и быстро уплывает. Некоторые змеи имитируют цветовые рисунки и предупреждающие демонстрации своих ядовитых сородичей. Так, например, у безобидной змеи имеются характерные полосы красного, желтого и

черного цвета, свойственные ядовитому арлекиновому аспиду. У африканской ковровой гадюки есть угрожающая демонстрация: змея складывает тело в полукульца и производит скрежет или шипение, потирая примыкающими полукульцами друг о друга. Некоторые птицы-дуплогнездники шипят подобно змеям, если потревожить их, когда они находятся в гнезде. Поскольку в дупле темно, хищные млекопитающие могут испугаться такой демонстрации, несмотря на то, что внешне эти птицы нисколько не напоминают змей.

У гусениц некоторых бражников на голове имеется особый рисунок, и когда гусеница раздувает голову, она очень напоминает голову змеи. Если гусеницу потревожить, то она раздувает свою змееподобную голову и качает ей из стороны в сторону. Она даже может нанести удар хищнику.

Мимикрия - это форма обмана. Демонстрация пятен-глаз или стимулов, ассоциирующихся со змеями. Защищает животных в той степени, в какой могут вызывать у хищника поведение, соответствующее воздействию опасных сигналов.

Ситуации, в которых межвидовая коммуникация оказывается взаимовыгодной, обозначают обычно понятием симбиоз. Одна из форм симбиоза, известная как комменсализм, характеризуется тем, что один вид извлекает пользу из такого рода взаимоотношений, а для другого такие взаимоотношения нейтральны. Например, флейторыл иногда присоединяется к косяку желтых осетров и с выгодой использует этот камуфляж, приближаясь к мелким рыбам, которые служат ему пищей. Он выскакивает из стаи осетров и хватает свою добычу. Осетры же не извлекают никакой пользы из этих взаимоотношений, и, по всей вероятности, между этими биологическими видами не существует никакой коммуникации. Подобным же образом жизнь египетской цапли тесно связана с крупным рогатым скотом: цапля питается насекомыми, которых вспугивает скот. Эти птицы не удаляют паразитов с крупного рогатого скота, как это делают клещевые птицы. Коммуникации между крупным рогатым скотом и египетской

цаплей не наблюдается, и, по-видимому, коровы не извлекают никакой пользы из таких взаимоотношений.

Что касается истинного симбиоза, или мутуализма, то он выгоден обоим видам животных, и между ними обычно существует коммуникация. Например, медоед живет в симбиозе с маленькой птичкой, которая называется медоуказчиком. Обнаружив гнездо диких пчел, медоуказчик разыскивает медоеда и ведет его к этому гнезду с помощью особых сигналов-демонстраций. Защищенный толстой кожей медоед с помощью мощных когтей вскрывает гнездо и съедает мед из сотов. Медоуказчики поедают воск и личинок пчел, до которых они сами не смогли бы добраться без посторонней помощи. Если медоуказчик не может найти медоеда, он пытается привлечь людей. Туземцы понимают такое поведение птицы и следуют за ней к пчелиному гнезду. По неписанному закону птице позволяют съесть личинок пчел.

В общении животных можно обнаружить ряд особенностей, характерных для языкового общения человека. Например, сигналы, используемые в языке человека весьма произвольны, так как, по физическим особенностям они не похожи на те характеристики окружающего мира, которые они обозначают. Это абстрактное качество обнаружено также и в коммуникативном поведении медоносных пчел, исследование которого впервые предпринял Карл фон Фриш. Танец медоносной пчелы во многих отношениях является символическим. Скорость виляющего танца указывает на расстояние источника пищи от улья, при этом точное отношение между скоростью исполнения танца и расстоянием определяется местными «договоренностями». По-видимому, различные географические расы пчел используют различные «диалекты».

Другие этологи рассматривают танец медоносной пчелы как пример произвольного «соглашения», доказывая, в частности, что вместо солнца в качестве точки отсчета пчелы могут использовать направление на север. Танец медоносной пчелы несет информацию о ситуациях, которые имеют место в дали от общающихся насекомых. Эту особенность многие считают важным свойством,

присущим языку человека. Танец сообщает не только об источниках пищи, удаленных в пространстве, но и о тех, которые пчелы посетили несколько часов назад. В течение всего этого времени пчела-сборщица сохраняет психический образ траектории солнца и в соответствии с этим корректирует свой танец.

Другая особенность языка человека состоит в том, что он представляет собой открытую систему, в которую могут включаться новые сообщения. Пчелиный танец может сообщить о новых источниках пищи, но, по-видимому, это пример достаточно ограниченной «открытости». Однако пчелы используют танец также и для того, чтобы направить соплеменницу к воде, прополису (особым древесным выделениям, используемым для замазывания отверстий в улье), а возможно (в период роения), и к новым местам, где можно будет обосновать гнездо.

Конечно, некоторые особенности языка человека, например его акустические свойства, отсутствуют в языке пчелы. Но некоторые из этих особенностей можно увидеть в проявлениях коммуникации у других животных, например в песне птиц. Несомненно, что язык человека более сложен и изощрен, чем язык животных. Но означает ли это, что между общением людей и общением животных существует качественная разница, или здесь все дело в степени? На этот вопрос еще нет однозначного ответа.

Основная масса сигналов животных, передаваемых по каналам основных видов коммуникации, не имеет непосредственного адресата. Этим естественные языки животных принципиально отличаются от языка человека, который функционирует под контролем сознания и воли.

Сигналы языка животных строго специфичны для каждого вида и генетически обусловлены. Они в общих чертах одинаковы у всех особей данного вида, а их набор практически не подлежит расширению. Сигналы, используемые животными большинства видов, достаточно разнообразны и многочисленны.

Однако все их многообразие у разных видов по смысловому значению укладывается приблизительно в 10 основных категорий: сигналы, предназначенные половым партнерам и возможным конкурентам; сигналы,

обеспечивающие обмен информацией между родителями и потомством; крики тревоги; сообщения о наличии пищи; сигналы, помогающие поддерживать контакт между членами стаи; сигналы-“переключатели”, предназначенные для того, чтобы подготовить животное к действию последующих стимулов, так называемая метакоммуникация. Так, характерная для собак поза “приглашения к игре” предшествует игровой борьбе, сопровождающейся игровой агрессивностью; сигналы -“намерения”, предшествующие какой-либо реакции: например, птицы перед взлетом производят особые движения крыльями; сигналы, связанные с выражением агрессии; сигналы миролюбия; сигналы неудовлетворенности (фрустрации).

Системы коммуникаций, которыми пользуются животные, И.П. Павлов назвал первой сигнальной системой. Он подчеркивал, что эта система является общей для животных и человека, поскольку для получения информации об окружающем мире человек использует фактически те же системы коммуникаций.

Язык человека позволяет передавать информацию также в отвлеченной форме, с помощью слов-символов, которые являются сигналами других, конкретных сигналов. Именно поэтому И.П. Павлов называл слово сигналом сигналов, а речь - второй сигнальной системой. Она позволяет не только реагировать на конкретные стимулы и сиюминутные события, но в отвлеченной форме хранить и передавать информацию об отсутствующих предметах, а также о событиях прошлого и будущего, а не только о текущем моменте.

Если животные способны пользоваться языком, тогда можно ожидать, что ближе всего к людям в этом отношении будут высшие обезьяны. У этих животных голосовые реакции и мимические движения отличаются утонченностью и сложностью. Поэтому можно предположить, что они разговаривают между собой на языке, нам пока непонятном. Были предприняты различные попытки установить, способны ли высшие обезьяны пользоваться языком, которым пользуемся мы. Прежде всего пытались научить шимпанзе копировать человеческую речь. Орангутанг после нескольких лет обучения

оказался способным произносить только два слова: «папа» и «сир» (чашка). Потратив еще больше времени на тренировку, шимпанзе Вики справилась со словами «папа», «мама», «сир» и «ир» (вверх). В обоих случаях обезьяны произносили слова очень нечетко, и стало очевидным, что у этих животных просто нет голосового аппарата, с помощью которого можно было бы воспроизводить звуки человеческой речи. У шимпанзе и плода человека гортань расположена в верхней части голосового пути, тогда как у взрослых людей - в нижней его части (рис.15.). Такое расположение гортани и дает возможность человеку изменять с помощью языка конфигурацию полости глотки и таким образом производить широкий спектр модулированных звуков. Шимпанзе и другие человекообразные обезьяны просто не способны производить эти звуки.



Рис. 15. Схематическое изображение (сагиттальное сечение) головы и шеи взрослого человека (А) и взрослого шимпанзе (Б).

И хотя ясно, что человекообразные обезьяны не могут говорить, все равно в отношении их коммуникации остается много невыясненных вопросов. Звуковой репертуар шимпанзе насчитывает около 13 звуков, но они могут издавать и звуки с какими-то промежуточными характеристиками. Обезьяны используют эти звуки, как для дистанционного общения, так и при близком взаимодействии. Они различают голоса знакомых особей и постоянно используют звуки для поддержания контакта друг с другом, когда находятся в густом подлеске, или при наличии каких-то других препятствий, мешающих видеть своих соплеменников.

На основе движений намерения, мимических реакций, запахов и звуков, которые производит какая-то обезьяна, другие животные группы могут ее опознать, определить, где она находится, каково ее мотивационное состояние и, вполне вероятно, чем она занимается. Однако здесь нет никаких признаков истинного языка, и поэтому нам нужно поискать данные о том, что животные могут с помощью символов обмениваться информацией о внешнем мире.

Было обнаружено, что некоторые виды животных издают сигналы тревоги, которые различаются в соответствии с видом опасности. Взрослые зеленые мартышки производят различные тревожные звуки, когда увидят питона, леопарда или африканского воинственного орла. Другие обезьяны, услышав эти звуки, предпринимают действия, соответствующие характеру обнаруженной опасности. Если это змея, то они начинают смотреть вниз, а если орел, то, напротив - вверх. Если они слышат сигнал, предупреждающий о близости леопарда, они спасаются бегством в ветвях деревьев. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что обезьяны способны обмениваться информацией о внешних стимулах, но мы не можем быть уверены в том, что они не сообщают друг другу всего лишь о различных эмоциональных состояниях, вызванных стимулами.

Мензел провел с обезьянами шимпанзе эксперименты, в которых выяснил, могут ли эти животные передавать друг другу информацию о местоположении пищи. На шести шимпанзе, содержащихся на определенном участке поля, он провел серию тестов. В сопровождении одной из подопытных обезьян он прятал пищу в поле, а затем выпускал всех шестерых животных, предостав员я им возможность разыскать эту пищу. Как правило, вся группа с восторгом направлялась бегом прямо к пище и очень быстро находила ее. Однако обезьяна, которая была свидетелем прятанья пищи, отнюдь не всегда возглавляла эту группу. Когда Мензел вместо пищи спрятал змею, шимпанзе приближались к ней очень осторожно, с явными признаками страха. В одном из экспериментов Мензел показывал два разных тайника с пищей двум обезьянам. Когда всех

обезьян выпускали, то они обычно выбирали из этих двух тайников наиболее привлекательный. Предпочтение отдавалось либо большему количеству пищи в этом тайнике, по сравнению с другим, либо фруктам, по сравнению с менее любимыми овощами. По-видимому, шимпанзе на основе поведения своих компаний могут делать заключения об особенностях окружающего мира. Обезьяна, которой стало известно, где находится пища, своими действиями и эмоциями показывает другим животным степень желаемости цели и направление к ней. Прямых указаний о местонахождении пищи нет, однако другие шимпанзе оказываются достаточно рассудительными, чтобы сделать свое собственное умозаключение об этом. Некоторые данные свидетельствуют о том, что в лабораторных условиях эти обезьяны могут научиться указывать на определенные объекты и использовать указующие жесты экспериментаторов как ключ для определения местонахождения пищи. Однако при общении между собой они, по-видимому, не используют указательных жестов или каких-либо других знаков направления.

В настоящее время наличие зачатков второй сигнальной системы исследуют у приматов, а также у некоторых других видов высокоорганизованных животных: дельфинов, попугаев, а также врановых птиц.

Существует два подхода к анализу этой проблемы: - проведение тестов на символизацию в обычных лабораторных экспериментах; - обучение животных особым языкам - так называемым языкам-посредникам, которые представляют собой упрощенные аналоги речи человека. Языки-посредники в основном воспроизводят его структуру, но реализованы с помощью более доступных для животных и не требующих тонкой артикуляции средств - жестов, выбора жетонов, нажатий на клавиши компьютера и др.

РАЗДЕЛ 4. УРОВНИ ПОВЕДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНОГО МИРА

4.1. Эволюция поведения

В настоящее время учеными выделяются пять основных уровней поведения у животных – они простираются от врожденных стереотипных форм адаптации, которые включают такие, как таксисы и рефлексы, до приобретенных форм адаптации, поддающихся различным формам модификации и связанные они обычно с мышлением.

Доказано, что чем выше уровень организации животных, тем у них происходит вытеснение врожденных стереотипных реакций приобретенными формами поведения. Известно, что у насекомых наиболее развито инстинктивное поведение, то в отличии от них, у крыс, такое поведение может быть направлено на возможность обучения, но способность к умозаключению у крыс отсутствует, которое свойственно человеку, но он утратил большую часть стереотипных реакций.

В процессе эволюции, что согласуется с теорией эволюции, многие виды животного мира, а также особи (индивидуумы), представляющие вид, выработали и закрепили признаки, которые обеспечивают им наиболее лучшую адаптацию к отрицательно воздействующим на них факторам окружающей среды, что обеспечило процессы размножения. К таким адаптационным признакам следует отнести, например, густота волосяного покрова при наступлении зимы, изменения в поведенческих признаках (миграции на юг, где более тепло при наступлении холодного времени года, обустройство берлоги медведем, запас кормов или изменение характера песни у птиц и т. п.).

Исходя с этих позиций практически весь животный мир обладает признаками в своем поведении, которые выработались в процессе адаптации к из образу жизни и среде обитания.

Установлено, что одноклеточные существа, которые находятся внизу иерархической лестницы животного мира, обладают более сложным поведением.

Так, например, парамеция – размеры которой составляют 0,25 мм, обитающая в прудах и лужах практически на всех континентах нашей планеты

(рис.16.), построена всего из одной клетки. Она имеет «рот», примитивную пищеварительную систему, на ее поверхности имеются участки, которые воспринимают свет, тепло и реагируют на воздействие при прикосновении к ней и на различные химические вещества. Она покрыта ресничками, благодаря которым, эта клетка способна передвигаться. Этот одноклеточный организм питается бактериями, которых она переваривает, из них она получает питательные вещества, а продукты жизнедеятельности удаляет во внешнюю среду.

Как и любая живая клетка, этот одноклеточный организм в своем строении содержит ядро и цитоплазму. Парамеция передвигается по спирали за счет ресничек, которые находятся на ее поверхности.



Рис. 16. Парамеция.

С помощью очень простых автоматических движений парамеция направляется ко всему тому, что похоже на пищу, и удаляется от любых неприятных стимулов, в частности от слишком яркого света. Такая общая и притом механическая ориентация организма по отношению к источнику раздражения получила название таксиса.

Таксисы обычно свойственны одноклеточным организмам, лишенным нервной системы, но наблюдаются также и у некоторых видов с более высокой организацией. Например, насекомых летним вечером неудержимо влечет к зажженной лампе - это тоже проявление таксиса.

Таксисы представляют собой реакции организма в целом на определенные раздражения, исходящие от среды. Эти примитивные формы поведения исчезают по мере продвижения вверх по эволюционной лестнице. Их место

занимают более локализованные и более точные реакции - рефлексы; это уже механизмы, связанные с развитием нервной системы.

За одноклеточными организмами в процессе эволюции следуют многоклеточные, у которых разные группы клеток выполняют различные функции. Хорошим примером служит медуза, тело которой состоит из студенистой массы в форме зонта (рис.17.). У них нет мозга, но имеется примитивная нервная система, состоящая из нервных клеток, напоминающих рыболовную сеть. Если прикоснуться к медузе, то раздражение быстро распространяется по всей сети, и в результате сокращения мускулатуры животное удаляется от раздражителя. Например, когда краб пытается ухватить медузу своими клешнями, нервная сеть реагирует на это раздражение и животное уплывает в сторону от источника опасности.



Рис. 17. Медуза со свисающими по краям щупальцами.

Медуза в воде имеет вид зонтика со свисающими по краям щупальцами. Выброшенная на песок, она выглядит как студенистая масса.

Такая цепь событий, когда сигналы от какого-либо органа чувств передаются с помощью нервной системы и вызывают автоматическую реакцию, называется рефлексом.

По мере специализации нервной системы у высокоорганизованных животных эти врожденные, генетически запрограммированные рефлексы

постепенно все больше локализуются в определенных частях организма, а для особо важных функций заменяются более сложными формами поведения. У человека сохранилось лишь небольшое число рефлексов, полезных для выживания (отдергивание руки или ноги при воздействии, причиняющем боль, мигание, расширение зрачков в темноте, слюноотделение, чихание и т. п.).

При рассмотрении проблемы научения, нельзя не заметить, что некоторые ситуации могут вызывать «перепрограммирование» врожденных рефлексов, заставляя индивидуумов реагировать на привычный стимул по-новому. В таких случаях говорят о приобретенном условном рефлексе. Если, например, направить в лицо новорожденному младенцу струю холодного воздуха, то он заморгает. Ему не нужно учиться этой реакции: она врожденная и автоматическая. Но, если перед тем, как подуть в лицо младенцу, мы позвоним в колокольчик, и, если это повторится несколько раз, он начнет моргать при одном лишь звуке колокольчика - у него выработался условный рефлекс.

Таксисы и рефлексы - это простые и стереотипные реакции, особенно характерны для самых примитивных животных.

Но как объяснить такие формы поведения, как постройка гнезда у птиц, у которых все представители данного вида строят его совершенно одинаково, или организацию общественного образа жизни в пчелином улье, миграцию у гусей и лососевых рыб, создание геометрически правильного узора паутины и паука? Здесь мы имеем дело со сложными стереотипными формами поведения, присущими данному виду, причем модели и цели такого поведения детерминированы генетически. Его называют инстинктивным поведением.

4.2. Концепция инстинкта

Ранние исследователи рассматривали инстинкт как естественную природу биологически важных мотивов. Так, Фома Аквинский был уверен, что рассудочная деятельность животного не произвольна, а заложена природой. Декарт полагал, что инстинкт - это источник сил, которые управляют поведением,

причем по воле бога это управление осуществляется таким образом, чтобы сделать поведение адаптивным. Ассоциационисты, по-видимому, отвергали любые представления об инстинкте, хотя Локк и писал о «...чувстве неудобства, испытываемом при желании некоего отсутствующего блага ... Бог снабдил человека ощущением неудобства, возникающим при голоде, жажде и других естественных желаниях ... чтобы направлять и определять его потребности, необходимые для сохранения себя и для продолжения своего вида».

Если ассоциационисты полагали, что в основе поведения человека лежат его знания о последствиях своих действий и желание посредством этих действий достичь определенных целей, то другие, подобно Хатчесону, утверждали, что инстинкт вызывает действие до того, как будет сделан какой-либо прогноз его последствий. Таким образом, первоначально инстинкт считали источником мотивационных сил, Хатчесон же рассматривал инстинкт как саму силу. Эта концепция инстинкта господствовала вплоть до новых рационалистов. Итак, человеческая природа представлялась как некая комбинация слепого инстинкта и рациональной мысли.

Представление об инстинкте как первичном двигателе поведения было подхвачено такими психологами, как Фрейд и Мак-Дугалл. Зигмунд Фрейд разработал мотивационную теорию невроза и психоза, которая отводила решающую роль в природе человека иррациональным сигналам. Он представлял себе поведение как результат взаимодействия двух основных энергий: силы жизни, лежащей в основе человеческой активности, направленной на самосохранение и продолжение жизни, и силы смерти, определяющей агрессивные и разрушительные действия человека. Фрейд рассматривал эти силы жизни и смерти, как инстинкты, энергия которых требует внешнего выражения, или разрядки. Согласно Мак-Дугаллу, инстинкты - это иррациональные и непреодолимые начала поведения, которые направляют организм к достижению его целей. Он выделял несколько инстинктов, большая часть которых сопровождается соответствующими эмоциями. Например, бегство и эмоция

страха, отвергание и эмоция отвращения, любопытство и эмоция удивления, драчливость и эмоция гнева.

Эти различные концепции инстинкта были порождены субъективным опытом человеческих эмоций. Такой сугубо ненаучный подход вызвал ряд трудностей, касающихся интерпретации фактов, согласования позиций психологов, детерминации ряда инстинктов, которые необходимо было выявить или существование которых надо было допустить. Ч. Дарвин был первым исследователем, который предложил определение инстинкта, основанное на объективном анализе поведения животного. Он трактовал инстинкты как сложные рефлексы, сформированные из отдельных поведенческих элементов, которые могут наследоваться, и, значит, являются продуктами естественного отбора, эволюционирующими вместе с другими аспектами жизни животного. Таким образом, дарвиновская концепция инстинкта подобна концепции Декарта, где вместо бога выступает эволюция.

Идеи Ч. Дарвина послужили основой для представлений классической этологии, которые сформулированы Лоренцом и Тинбергеном. Лоренц утверждал, что многие типы поведения животных сформированы на основе ряда комплексов фиксированных действий, которые характерны для животных данного вида и в основном генетически детерминированы. Позднее он утверждал, что каждый комплекс фиксированных действий, или инстинкт, мотивирован энергией специфического действия. Этот механизм сравнивался с жидкостью в сосуде: каждый инстинкт соответствует своему «сосуду», и когда появляется пусковой раздражитель, жидкость «выливается» в форме инстинктивной силы (drive), вызывает адекватное поведение. Тинберген высказал предположение, что эти сосуды, или центры инстинктов, организованы по иерархическому принципу, в результате чего энергия, ответственная за один тип активности, например - размножение, будет вызывать ряд подчиненных активностей, таких, как строительство гнезда, брачное, а затем и родительское поведение. Лоренц и

Тинберген представили многочисленные примеры того, что они считали инстинктивным поведением.

Такая концепция инстинкта, принятая в классической этологии, в настоящее время удовлетворяет не всех. Это происходит по двум причинам. Во-первых, не все разделяют точку зрения, согласно которой инстинктивные силы, или драйвы, обеспечивают энергией определенные виды поведения.

Примитивное представление об инстинктивном поведении сводилось к тому, что детальные инструкции по реализации поведения и раздражители, которые вызывают это поведение, закодированы в генах организма. Онтогенез поведения считается фиксированным в том смысле, что условия развития организма не влияют (до известной степени) на формирование поведения. Инстинктивное поведение, таким образом, является видовым признаком, и сформировано оно на основе комплексов фиксированных действий, которые запускаются специфическими сигнальными раздражителями (знаковыми стимулами). Инстинктивное поведение адаптивно, поскольку естественный отбор действует на него точно так же, как он действует на другие генетически детерминированные признаки. В ранней этологической литературе можно выявить следующую тенденцию: допускается, что всякое поведение, имеющее явно адаптивный характер, должно быть инстинктивным, в отличие от поведения, которое приобретается путем обучения и на которое не действует естественный отбор.

4.3. Врожденный пусковой механизм

Ранние этологи полагали, что животные нередко реагируют инстинктивно на специфические раздражители, порой достаточно сложные. Такие раздражители, стали называть сигнальными раздражителями (знаковыми стимулами). Пример реакции на такой стимул изображен на рисунке 18. Сигнальный раздражитель представляет собой какую-то часть общей структуры стимула, и эта часть может быть относительно простой. Например, у самца трехглой колюшки в брачный период брюшко становится ярко-красным. Это и есть сигнальный раздражитель,

который вызывает агрессию со стороны другого самца, охраняющего свою территорию.



Рис. 18. Малиновка атакует модель птицы.

Для провоцирования агрессии достаточно и грубой модели, лишь бы нижняя ее часть была окрашена в красный цвет. Напротив, только что убитый самец колюшки, у которого брюшко не красное, уже не может вызвать атаки со стороны других самцов. Таким образом, многие другие признаки самца колюшки, по-видимому, игнорируются другими самцами. Красный цвет становится гораздо более эффективным, если им окрашена нижняя часть модели. Именно такие сигнально-структурные взаимоотношения составляют общую черту сигнальных раздражителей, однако в случае с колюшкой это, видимо, не столь существенно.

Тинберген описывает свои опыты по изучению территориального поведения, которые он проводил на самцах колюшки в аквариуме, помещенном на окне. Всякий раз, когда мимо окна проезжал красный почтовый фургон, рыбы тут же пытались «атаковать» его, как будто это был самец-соперник.

Основываясь на том, что такого рода стимулы вызывают совершенно определенные реакции, ранние этологи предположили наличие в организме животного какого-то внутреннего механизма узнавания сигнальных раздражителей. Этот предполагаемый механизм стали называть врожденным пусковым механизмом. Сформулированная концепция имеет три важных аспекта.

Во-первых, подразумевается, что этот механизм врожденный, а это означает, что и распознавание сигнального раздражителя, и реализация ответной реакции на него, тоже врожденны и составляют видовую особенность животного.

Во-вторых, имеется в виду, что ВПМ играет роль высвободителя (спускателя) ответа на сигнальный раздражитель. При этом полагают, что ВПМ сдерживает заключенную в организме специфическую (для данного действия) энергию, или побуждение, до тех пор, пока животное не опознает соответствующий сигнальный раздражитель, в ответ на который и высвободится энергия в виде соответствующего поведения. Этот аспект ВМ был настолько существенным, что сигнальные раздражители часто называли «релизерами».

В-третьих, считают, что поведенческий ответ, высвобожденный с помощью ВПМ, стереотипен и является частью врожденного репертуара, представленного комплексами фиксированных действий. Последние, как первоначально предполагал Лоренц, это определенные действия, характеризующиеся достаточно жесткой координацией, что-то вроде рефлексов. Считалось, что они врожденны и видоспецифичны.

Лоренц проводит различие между комплексами фиксированных действий и рефлексами, указывая при этом на несколько пунктов. Прежде всего комплексы фиксированных действий могут быть высвобождены в ответ на различные раздражители, тогда как рефлексы вызываются лишь специфическими стимулами. Кроме того, для выполнения комплексов фиксированных действий животные должны испытывать мотивацию, тогда как для рефлекторных действий этого не нужно. И, наконец, комплексы фиксированных действий могут проявиться и в отсутствие внешних раздражителей – тогда их называют холостыми действиями. Некоторые из этих пунктов сегодня представляются спорными. Например, рефлекс испуга можно вызвать различными стимулами. Помимо этого, сейчас известно, что многие комплексы фиксированных действий генерируются как вполне предсказуемые, без участия обратной связи, чем и определяется стереотипность их проявления. Типичный пример анализа наблюдений с точки

трения концепции ВПМ мы находим у Берендана. «Мы располагаем важными данными в пользу представлений о том, что всякому пусковому механизму соответствует свой собственный сигнальный раздражитель. Например, роющая оса, которая ловит гусениц и притаскивает их в гнездо в качестве пищи для своих личинок, может реагировать на гусеницу различным образом в зависимости от того, какой из ее инстинктов в этот момент будет активирован. Во время охоты она ловит гусеницу и парализует ее. Когда же гусеница оказывается около гнездового отверстия сразу после того, как оса открыла его, оса затачивает ее внутрь. Но когда гусеница лежит близко к гнезду и оса заделывает вход в него, гусеница может быть использована как строительный материал. И, наконец, если мы положим ее в «гнездовую шахту» в то время, когда оса строит гнездо, она выбросит гусеницу точно так же, как она поступает с другим мешающим ей предметом, например с кусочком корешка растения. Таким образом, один и тот же объект в зависимости от состояния животного вызывает у него различные ответы. Однако во всех этих ситуациях от гусеницы постоянно идут зрительные и химические сигналы к чувствительным органам осы, где они всегда трансформируются в импульсы. Отсюда следует, что именно активированный в данный момент инстинкт осы определяет, какие из этих импульсов будут на каком-то этапе их пути блокированы, а какие смогут пройти по еще неизвестному нам пути в нервной системе, чтобы, в конце концов, стимулировать главный моторный центр данной реакции. Имеются данные о том, что в каждом случае эффективными оказываются различные стимулы. Вероятно, что по время охоты оса воспринимает присутствие гусеницы по запаху, но когда она оставляет гусеницу при перетаскивании ее к гнезду, то для ее отыскания она использует в первую очередь зрительные сигналы».

Таким образом, животные избирательно реагируют на сложные стимулы, энтомологи внесли большой вклад в понимание того, как осуществляется перцепция у животных. Вместе с тем их концепция ВПМ не лишена целого ряда уязвимых мест. Так, например, Хайнд отмечает, что при использовании термина ВПМ часто

подразумевается, что этот механизм специфичен для какой-то определенной реакции, но доказательства его существования основаны на изучении только этой реакции. Однако вполне вероятно, что особый сигнальный раздражитель может быть связан не только с одним аспектом поведения. Кроме того, избирательную реактивность животного нельзя связывать исключительно с теми стимулами, которые «запускают» реакцию. Она может проявляться и в ответ на аспекты стимула, которые важны для ориентации поведения. И, наконец, механизм избирательности не обязательно должен быть исключительно врожденным; на него может влиять и обучение.

Среди первых этологов были и такие, которые хорошо знали о существовании этих проблем. Так, Тинберген особенно подчеркивал, что имеются существенные различия между пусковым (высвобождающим) и направляющим аспектам стимула. Он демонстрировал это различие на примере поведения самки серого гуся, которая возвращается в гнездо выкатившееся яйцо; это ведение в тридцатые годы они изучала вместе с Лоренцом.

Среди исследований Лоренца, которые существенно обогатили этологическую науку, одним из главных представляется изучение развития социальных отношений у животных, и прежде всего – явления импринтинга. На эти исследования в значительной степени его натолкнули собственные наблюдения за поведением галок, а также предшествующие работы Хейнрота. Хейнроту нередко приписывается честь быть первым, кто использовал термин импринтинг, однако Сполдинг на много лет раньше провел серьезные исследования импринтинга. Он опубликовал 6 статей, в которых были приведены результаты тщательных наблюдений за выпланием цыплят и их поведением в первые, несколько дней жизни. Эта работа предвосхитила многие более поздние работы по изучению инстинктов, которые проводили ранние этологи, и содержала следующее важное наблюдение: только в возрасте двух-трех дней цыплята следуют за любым движущимся объектом, и у них развивается прочная привязанность к нему.

Хейнрот подробно исследовал поведение у различных видов животных и стал основоположником сравнительного метода в этологии. Хейнрот наблюдал за поведением гусят, которые появлялись на свет инкубаторе, затем некоторое время за ними ухаживал человек, а потом их помещали в гусиную семью. Хотя родители в этой семье и принимали гусят как своих собственных детей, приемыши, тем не менее, не были склонны считать их своими родителями. Каждый гусенок с писком убегал и следовал за первым человеком, который проходил мимо; своими родителями он считал людей. Хейнрот пришел к следующему выводу: чтобы успешно ввести такою гусенка в естественную гусиную семью, нужно, забрав его из инкубатора, немедленно поместить в мешок, чтобы он не мог увидеть облик человека.

Лоренц, расширявший представления Хейнрота, утверждал, что импринтинг в отличие от обычного научения происходит лишь на определенной стадии развития животного и является необратимым. Лоренц подтвердил данные Хейнрота о поведении гусят, а также провел дополнительные исследования на утятках кряквы, птенцах голубей, галок и многих других птиц. Он подтвердил положение Хейнрота о том, что птицы, импринтированные на человека, будут часто направлять на него свое специфическое половое поведение. Так, Лоренц отмечал, что египетская горлица, импринтированная на человека, направляла поведение ухаживания по отношению к его руке, и если руке придавали соответствующее положение, горлица пыталась спариваться с ней. Лоренц подчеркивал, что это поведение, демонстрирующее результат импринтирования, является врожденным, тогда как узнавание объекта импринтирования не имеет врожденной основы. Он считал, что молодое животное становится импринтированным на любой движущийся объект, который оно увидит в определенный период своего развития, и будет соответствующим образом направлять на него свое сыновнее, половое и социальное поведение.

Как утверждали Хейнрот и Лоренц, птенцы выводковых птиц и детеныши млекопитающих, которые способны передвигаться вскоре после появления на

свет, проявляют совершенно одинаковую привязанность к движущимся объектам. Только что вылупившиеся гусята и утят, отделенные от матерей, будут следовать за медленно идущим человеком (рис.19.), грубой моделью утки или даже картонной коробкой. Ягненок будет следовать за человеком, который выпаивал его из соски, даже если он не голоден. И тогда, когда ягненок перестанет питаться молоком и присоединится к стаду, он будет приближаться к своему первому хозяину и следовать за ним. Таким образом, поскольку ягненок следует за человеком как за своим родителем и поскольку, став взрослым, он сохраняет некоторую привязанность к этому человеку, можно говорить, что явление импринтинга, характеризуется как долговременными, так и кратковременными аспектами.



Рис.19. Утят следуют за человеком.

Хотя «реакцию следования» вызывают очень многие сигналы, некоторые из них оказываются более эффективными, чем другие. Можно сказать, что до известной степени стимул будет тем эффективнее, чем больше он будет привлекать внимание животного. Однако если объект будет слишком бросаться в глаза, то он вызовет у животного реакцию бегства, а не приближения. Утят, например, приближаются к человеку, который качается из стороны в сторону, но убегают, когда человек двигается слишком энергично. У некоторых видов

животных имеются особые предпочтения. Так, цыплята больше всего готовы следовать за голубыми или оранжевыми объектами: утятка кряквы - за желто-зелеными, причем охотнее они следуют, если объект издает соответствующие звуки. Каролинская утка гнездится в дуплах деревьев, и обычно мать вызывает птенцов из гнезда, находясь на некотором расстоянии от него; яти утят будут приближаться к источнику ритмического звука даже в отсутствие каких-либо зрительных раздражителей.

Как правило, чем дольше животное следует за каким-либо объектом и чем больше знакомится с ним, тем меньше его привлекают другие объекты. «Реакцию следования» можно усилить путем пищевого подкрепления; кроме того, в природе подкрепляющим факторами оказывается контакт с матерью и исходящее от нее тепло.

4.4. Аспекты долговременного импринтинга

В результате сыновнего импринтинга между молодняком и родителем (истинным или приемным) развивается привязанность, которая утрачивает свое значение, как только молодое животное достигает зрелого возраста. Однако этот ранний опыт может оказывать отдаленное влияние на последующее социальное поведение организма. У собак, например, чувствительный период приходится на возраст между 3 и 10 неделями жизни; в течение этого периода у щенков развиваются нормальные социальные контакты. Если щенка изолировать сразу после рождения и держать в таких условиях более 14 недель, то у него не сформируется нормальное социальное поведение. Подобно некоторым птицам, собаки легко воспринимают людей как социальных партнеров, и поэтому у щенка может образоваться прочная длительная связь со своим хозяином, если привязанность возникла в оптимальные сроки соответствующего чувствительного периода. У приматов тесный контакт между матерью и ее детенышем также имеет очень большое значение для нормального развития социальных взаимоотношений.

Как мы уже отмечали раньше, у птиц импринтинг может оказывать серьезное влияние на проявляющееся у взрослого животного предпочтение определенных половых партнеров. Это явление часто называют половым импринтингом. На курах, утках и голубях легко провести эксперименты по взаимозамене родителей - воспитателей. Если характерно окрашенные птенцы одной породы воспитываются с родителями другой породы, имеющими и другую окраску, то в половозрелом возрасте они обычно предпочитают спариваться с теми птицами, которые имеют окраску приемных родителей, а не своих собственных. Так, например, Уорринер и его коллеги использовали в работе черные и белые разновидности домашних голубей. Шестнадцать ранее неспаривавшихся голубей помещали в большую клетку, где они могли формировать пары. Эти голуби были выращены либо черными, либо белыми родителями. Исследователи наблюдали и регистрировали особенности ухаживания и спаривания голубей. Эксперимент повторяли четыре раза, и каждый раз с новыми птицами, так что всего в этом опыте было использовано 64 голубя. Результаты показали, что в 26 случаях из 32 самцы спаривались с самками той же окраски, что и их приемные родители. В 5 из 6 оставшихся случаев самки спаривались с самцами, имеющими окраску своих приемных родителей. Таким образом, в большинстве пар предпочтение самцов было более значимым, чем предпочтение самок. Эти результаты отчетливо продемонстрировали влияние раннего опыта на выбор у голубя-самца. В случае с самками данные менее убедительны, поскольку предпочтение самок слишком часто маскировалось доминированием самца. Подобные эксперименты по взаимозамене родителей-воспитателей оказалось возможным проводить и на птицах различных, но близких биологических видов. В таких экспериментах использовались утки и гуси, голуби различных семейств, джунглевая и домашняя куры, домовый и полевой воробы, а также различные виды чаек и ткачиков. Общий вывод из этих экспериментов следующий: как правило, половая привязанность проявляется по отношению к тем животным, которые принадлежат к виду приемных родителей. Так, если самцы коревых амадин воспитываются

бронзовой амадиной, то во взрослом состоянии они будут ухаживать за самками бронзовой амадины. Даже, если представляется возможность выбирать между сексуально возбужденной самкой зебровой амадины и невозбужденной самкой бронзовой амадины, самец зебровой амадины, воспитанный бронзовой амадиной, предпочитает последнюю.

Половое предпочтение по отношению к животным, относящимся к виду приемных родителей, не ограничивается предпочтительным отношением к каким-то определенным особям, а распространяется на всех особей этого вида. У самцов зебровых амадин после образования пары может развиться предпочтительное отношение к определенной самке, однако вначале будет проявляться непременное предпочтение всех самок того вида, который выполнял роль родителя. Что касается сыновнего импринтинга, то здесь с гораздо большей вероятностью развивается привязанность к каким-то определенным конкретным свойствам своего родителя или его «заменителя».

Шутц провел серию экспериментов на различных видах уток. Он обнаружил, что самцы, как правило, предпочитают выбирать полового партнера, который напоминает воспитывавшую его самку. Самки же предпочитают спариваться с самцами собственного вида безотносительно к своему раннему опыту. Из 34 самцов кряквы, воспитанных родителями другого биологического вида или их одомашненной разновидности, 22 спаривались с самками, относящимися к виду приемных родителей, а 12-е самками своего вида. Однако из 18 самок кряквы, воспитанных другими видами птиц, все, кроме трех, спаривались с самцами своего вида. Такие же результаты были получены Шутцем и на утках других видов, за исключением желтоклювого чирка. Из 7 самок этого чирка, воспитанных кряквами, все впоследствии спарились с самцами кряквы. Для других видов уток, с которыми работал Шутц, был характерен половой диморфизм, т.е. окраска самок у них отличалась от окраски самцов. У самца, как и у самки, не заметное по цвет оперение. Утят обычно воспитывает мать, и в норме они редко видят цветное оперение самца. На озерах часто можно видеть

скопления уток разных видов, и полностью окрашенные самки кажутся гораздо более похожими друг на друга чем самцы с их ярким, бросающим в глаза оперением. Таким образом, самки диморфных видов легко различают самцов, у самцов же задача более трудна. Считают, что самцы диморфных видов должны больше полагаться на свой ранний опыт, чтобы научиться узнавать птиц своего вида.

Половое импринтирование легче всего возникает по отношению к особям своего вида и гораздо труднее - по отношению к такому неподходящему виду, как человек. Однако в отсутствие каких-либо альтернатив может произойти длительное и прочное межвидовое импринтирование. Так, приученные человеком птицы могут стать сексуально импринтированными на человека; известно, что такое половое запечатление проявляют птицы более 25 видов. Основанное на импринтировании, половое предпочтение продолжается зачастую несколько лет. Так, например, кряквы, выращенные утками других видов и гусями, будут постоянно ухаживать за особями вида приемного родителя, даже если вместе они были не очень долго. Иммельман поменял родителей у бронзовой амадины и зебровой амадины, а затем изолировал их от приемных родителей на несколько лет. Большинство птиц успешно спаривались с особями своего вида, но, когда в конце концов они получили возможность выбирать между птицами своего вида и вида приемного родителя, они явно предпочитали ухаживать за птицами того вида, к которому относились приемные родители, воспитавшие их несколько лет назад.

4.5. Импринтинг как обучение

Импринтинг - сужение предсуществующих предпочтений - это процесс, который имеет много общего с другими формами перцептивного обучения. Вместе с тем импринтинг - это и обучение организма реагировать особым образом на импринтированную ситуацию.

Перцептивное обучение - понятие весьма неоднозначно, поскольку часто трудно определить, до какой степени животное научается организовывать свой перцептивный мир, а до какой степени его восприятие внешних стимулов является врожденным. В многочисленных экспериментах было показано, что животные, которые на ранних этапах своего развития были лишены перцептивного опыта, различали стимулы хуже, чем нормальные животные. Однако интерпретация экспериментов с сенсорной депривацией в аспекте перцептивного обучения вызывает много возражений. Подвергшиеся депривации животные могут плохо выполнять тесты по различению сигналов, во-первых, потому что они научились полагаться на другие органы чувств, во-вторых, потому что предъявление новых стимулов вызывает у них эмоциональный дискомфорт и, наконец, в-третьих, потому что у них ухудшаются механизмы сенсорного восприятия. Здесь нужно другое. Хорошее доказательство в пользу перцептивного обучения могут представить эксперименты, в которых обеспечивалось бы получение специфического опыта с помощью особых стимулов.

В лабораториях Гибсона был проведен эксперимент, ставший уже классическим. Крысят содержали в клетках, на стенах которых были прикреплены различные металлические фигуры. Затем оценивалась способность крыс приближаться к одной из двух таких фигур, чтобы получить пищевое подкрепление. Авторы обнаружили, что крысы, ранее видевшие одну из таких фигур, значительно быстрее научались решать данную задачу, чем контрольные животные. Эти результаты сходны с данными Бейтсона о том, что цыплята гораздо легче запечатлевают те объекты, с которыми они уже встречались в своем «домашнем» окружении. Все это свидетельствует о большой роли перцептивного обучения в процессе импринтирования.

По всей вероятности, импринтинг также имеет отношение и к инструментальному обучению. Если утятам на следующий день после выступления покачать игрушечный поезд, то позже их можно научить клевать

столбики, если сразу после клевания мимо них будет пробегать эта игрушка. Если утятам показывать поезд на более поздних стадиях их развития, то они уже не могут научиться выполнять этот тест. Бейтсон и Риз обнаружили, что утят кряквы и цыплята могут научиться нажимать на педаль, чтобы вызвать включение мелькающего света (к которому у них не было предварительного импринтирования), если такое обучение проводить в период, чувствительный к импринтированию. Таким образом, представляется вероятным, что цыпленок научается воспринимать свою мать посредством перцептивного обучения, а с помощью инструментального обусловливания он научается тем реакциям, которые приводят его к ней. Бейтсон и Уэйнрайд показали, что по мере ознакомления цыпленка с заимпринтированным стимулом он начинает предпочитать слегка отличающиеся от него стимулы. Авторы тестировали цыплят в аппарате. С помощью аппарата можно количественно оценить, насколько цыпленок предпочитает знакомые стимулы незнакомым. Оказалось, что по мере усиления знакомства цыпленка с импринтирующим стимулом у него развивается возрастающее по силе предпочтение к другим, слегка отличающимся от него стимулам. Авторы высказали предположение, что в естественных условиях обитания такая тенденция имеет весьма существенное значение в ознакомлении цыпленка с различными аспектами матери. Способность узнавать родителей «со всех точек зрения» развивается только после того, как птенец построит комплексную картину из всех сенсорных характеристик своего родителя.

Для некоторых типов обучения подкрепление не всегда бывает обязательно, однако с помощью подкрепления такое обучение может быть модифицировано. Более того, животные способны выполнять даже инструментальные поведенческие навыки, чтобы получить подкрепление в форме песни своего биологического вида или образа полового партнера. Роль подкрепления при импринтировании как раз и относится к этой категории, и поэтому утверждение, что импринтинг - это особая форма обучения, не может получить должной поддержки.

Лоренц полагал, что импринтинг имеет важное значение для опознавания особей своего вида, однако в позднейших исследованиях было показано, что он не играет в этом существенной роли. Птицы, принадлежащие к видам, у которых очень четко проявляется феномен импринтинга, тем не менее, могут адекватно взаимодействовать с себе подобными, даже если у них не было соответствующего опыта. Таким образом, хотя импринтирование и может быть альтернативой врожденному распознаванию животными особей своего вида, тем не менее, не исключено, что импринтинг имеет другое функциональное значение.

С эволюционной точки зрения часто представляется весьма важным, что спариваться могут только особи одного и того же вида, а родители - выращивать только свое собственное потомство. Как правило, импринтирование свойственно животным тех видов, для которых привязанность к родителям, а также к семейной группе или к особи противоположного пола составляет важный аспект их социальной организации. Например, в стаде коз или овец всегда может произойти такой случай, когда козленок или ягненок потеряет контакт с матерью и присоединится к другим самкам. Очень скоро после родов коза начинает облизывать своего козленка и таким образом метит его. И именно после родов у нее наблюдается особая чувствительность к запаху козленка, которая примерно через час уже исчезает. В течение этого периода козе достаточно пятиминутного контакта с каким-либо козленком, чтобы он воспринимался ею как собственный. Если же такого контакта не произойдет, мать не подпустит козленка к вымени. Точно так же, если что-либо нарушит жизнь колонии чаек, птенцы могут остаться без родителей, и будут прятаться под ближайшими растениями. Вернувшись, родители начинают звать своих спрятавшихся птенцов, но при этом некоторые птенцы могут оказаться вне территории родителей. У птенцов многих чаек развита специфическая способность распознавать призывные сигналы своих родителей, а у родителей - сигналы своих птенцов. Эти призывные сигналы, которые они осваивают на определенной стадии развития, используются птицами

после их временного разъединения и помогают им сохранить целостность семейной группы.

Чувствительный период для полового импринтинга у гусей и уток точно соответствует периоду родительской заботы у этих птиц; у гусей он более длительный, чем у уток. Обычно птенцы способны к импринтированию до тех пор, пока они являются членами семейной группы. Как правило, чувствительный период заканчивается к тому времени, когда у молодых возникает возможность встреч и общения с птицами не только своей семьи. Бейтсон полагает, что половой импринтинг имеет гораздо большее значение для распознавания членов своей семьи, чем для распознавания особей своего вида. По его мнению, половой импринтинг дает возможность животному ознакомиться и запомнить особенности своих близких родственников, а впоследствии выбрать такого полового партнера, который будет лишь слегка (но не очень сильно) отличаться от его родителей и семейных собратьев. Это, по-видимому, дает возможность животному осуществить компромисс между преимуществами, которые он получает от близкородственного и неродственного спариваний. Обычно считают, что преимущества неродственного спаривания заключаются в том, что оно повышает полезную генотипическую изменчивость и снижает потенциал летальных рецессивных генов. Ценность этих предположений достаточно спорна, тем не менее, тот факт, что неродственное спаривание дает некоторые преимущества при отборе признается многими исследователями. Однако существует мнение и о преимуществах близкородственного спаривания, потому что такое спаривание поддерживает целостность коадаптивных комплексов генов. Чтобы выбрать какое-то равновесие между этими противоположными давлениями отбора, животное должно найти полового партнера, который был бы ему в какой-то степени родственником – например, на уровне двоюродного родства. Но каким образом такого родственника можно распознать? Бейтсон полагает, что для того, чтобы птица могла распознать своего родственника, она должна научиться узнавать своих семейных собратьев не сразу после рождения, а только тогда,

когда они приобретут признаки молодого животного, и оно обеспечит надежное опознавание их облика, когда они станут взрослыми. Период полового импринтирования у кряквы начинается примерно на четвертой неделе жизни утенка и продолжается около месяца; он совпадает со временем, когда утенок начинает принимать облик взрослого животного. У перепела половое импринтирование происходит в первые несколько недель после вылупления, и через три недели оперение цыпленка становится таким же, как у взрослого. Напротив, у цыпленка домашней курицы взрослое оперение появляется намного позже, и чувствительный период для полового импринтирования продолжается у него от пятой до шестой недели жизни.

Бейтсон полагает, что начало полового импринтирования связано по времени с развитием у птицы взрослого оперения, благодаря чему создается хорошая возможность ознакомиться с внешним обликом семейных собратьев. В своих экспериментах Бейтсон обнаружил, что японские перепела предпочитают спариваться с теми птицами, которые по окраске оперения очень мало отличаются от их родителей. Если воспитанным в группе коричневым самцам предоставляется выбор партнерш из коричневых и мутантных белых самок, то они, как правило, стараются спариваться с коричневыми самками. Однако если можно было выбрать между чужой коричневой самкой и знакомой самкой, с которой они вместе воспитывались, самцы предпочитали чужую. Точно так же существуют определенные данные о том, что особи малого лебедя стараются не спариваться с близкими родственниками. Эти лебеди различают характерный рисунок на клюве лебедя, и у членов одной и той же семьи эти черты, как правило, очень похожи. У спаривающихся партнеров характерны рисунки на клювах, различаются гораздо больше, чем это можно было бы объяснить простой случайностью; по-видимому, молодые птицы избегают близкородственного скрещивания, выбирая таких половых партнеров, которые по рисунку на клюве отличаются от своих семейных собратьев.

Некоторые исследователи высказывали предположение, что люди стараются выбирать себе таких супругов, которые были бы с социальной, психологической и физической точек зрения похожими на них самих. Вместе с тем существуют определенные данные, свидетельствующие и о том, что если будущие супруги проводят вместе свое раннее детство, то брак их оказывается неблагополучным. Результаты исследований тайванских браков по договоренности и из израильских киббуцев показали, что у людей, которые воспитывались в детстве вместе, отсутствует половое влечение друг к другу. В тайванских браках по договоренности невеста, еще будучи маленьким ребенком, удочеряется семьей своего будущего мужа. Во многих киббуцах дети с самого рождения растут и воспитываются в группах, состоящих из детей одного возраста. В обоих этих случаях происходит определенное социальное давление на обязательное заключение браков, которые, однако, редко бывают благополучными. Хотя, такие человеческие взаимоотношения осложнены социальными обычаями и табу, здесь можно видеть и существенные доказательства определенного биологического воздействия негативного импринтирования.

4.6. Методы изучения инстинктов

Метод наблюдения и регистрации. Наиболее общим и распространенным методом исследования инстинкта как формы поведения животных является наблюдение. Описание поведения животного, сопоставление его особенностей у разных видов, установление характера поведения в зависимости от сезонов года, времени суток, наличия других животных и т.д. для многих поколений ученых явилось основным приемом изучения инстинкта. Эти методы не могли осветить таких вопросов, как происхождение инстинкта, физиологические механизмы, которые лежат в его осуществлении, роль унаследованных элементов и приобретенных в типичном для данного вида поведении, и т.д. Но вместе с тем, именно работам добросовестных наблюдателей и описательному методу учение об инстинкте обязано весьма важными сведениями.

Если естествоиспытатели XVIII в. ограничивали изучение инстинкта простым наблюдением и сопоставлением этих наблюдений на различных видах, то в XIX в. большое место в работах натуралистов начинает занимать эксперимент. Исследователи намеренно ставят перед изучаемыми ими животными ряд задач, искусственно создают для них различные жизненные ситуации, что позволяет ответить уже на многие вопросы происхождения отдельных инстинктивных действий.

Однако наряду с экспериментом развивается и техника наблюдения, которая в связи с развитием приборостроения, кино и фотографирования, а также большого числа физико-химических методов становится на путь совершенно объективной регистрации поведения животных.

Оснащение техническими средствами не только повысило точность регистрации, но и имело ту положительную сторону, что отбросило неизбежное при произвольных описаниях субъективное толкование исследуемых явлений.

Такие проявления жизни животных, как прием пищи и пищедобывание, игра, поведение при спаривании, материнское поведение, стали предметом регистрации с количественной оценкой во времени и пространстве, регистрации физических и химических изменений в окружающей среде (вместо субъективных оценок наблюдателя, невольно сопоставлявшего их с проявлениями ощущений и переживаний человека).

Это не значит, что наблюдение простым глазом и регистрация наблюдаемых явлений потеряли свое значение. Многие проявления деятельности приходится изучать именно таким образом, однако фиксация наблюдаемых явлений стала более объективной.

Наибольшее место в наблюдениях инстинктивной деятельности занимает последовательное изучение (регистрация) двигательных актов животного в определенной жизненной ситуации. Такой прием получил наименование "катализации" поведения или составления этограмм. Обычно техникой такой регистрации служит киносъемка, на основании которой составляют ряд схем,

характеризующих типичные формы поведения животного. Особенно большое место такой метод занимает при изучении так называемых выразительных форм поведения. Это направление исследования ведет свое начало от замечательной работы Дарвина "О выражении ощущений у человека и животных", давшей для своего времени непревзойденный анализ проявлений общности выражений ощущений у животных и у человека и тем самым заложившей прочный фундамент под изучение эволюции поведения.

Этограммы могут быть представлены в виде таблицы признаков, совпадающих и не совпадающих у разных животных, признаков, характеризующих поведение представителей данного вида в отдельные периоды биологического цикла (питание, спаривание, выращивание молодняка, стадные отношения и др.). На основании сопоставления таких таблиц выделяются отдельные типичные элементы поведения, изучается их наследование, мутационная изменчивость и т.д.

При сопоставлении этограмм как объективных критериев видовых форм поведения этологи ставят также задачи исследования онтогенеза и филогенеза отдельных его форм, происхождения более сложных из более простых.

Метод хронометража. Качественный прием характеристики инстинктивного поведения, описанный выше, дополняется также и количественным, в основе которого лежит изучение протекания реакций во времени. Для этого применяется метод хронометража, когда определенные двигательные акты фиксируются во времени либо визуально, либо с помощью специальной аппаратуры. Наиболее простым примером такой регистрации поведения является изучение суммарной двигательной активности животного в течение суток, в разные сезоны года, в разных условиях среды.

Техника регистрации при хронометрировании поведения очень разнообразна и зависит от задачи исследования, объекта и оснащенности исследователя. Применяются метод графической регистрации (на механической, электрической или радиоэлектрической основе), метод визуального наблюдения и механической

регистрации специальными отметчиками и счетчиками, записи акустических явлений и т.д. Как известно, этологический метод предполагает регистрацию и всесторонний анализ большого числа единиц поведения, для чего необходимы четкая идентификация актов поведения и поз, а также система их классификации. (С этой целью были созданы "Этологические атласы").

Итак, все приемы наблюдений и регистрации поведения животного имеют значение для установления видовых (таксономических) различий поведения или отдельных его элементов, установления их особенностей протекания в природе. Однако они не могут решить одного из важнейших вопросов, стоящих перед исследователем инстинкта, - вопроса о происхождении того или другого элемента поведения, двигательного акта или всей сложной деятельности в целом.

Метод изоляции новорожденного. Необходимость решения этого кардинального вопроса заставила исследователей разработать специальную методику изучения инстинктов путем выделения элементов врожденного поведения. Наиболее важное значение для выявления врожденных элементов поведения из наблюдающегося в естественных условиях жизни сложного их сочетания получил *метод изоляции новорожденного от определенных факторов внешней среды* (так называемый метод Каспар-Хаузера).

Применение подобного метода встречалось в глубокой древности. Легендарный законодатель древней Спарты Ликург поместил двух щенков одного помета в яму, а двух других вырастил на воле в общении с другими собаками. Когда собаки подросли, он в присутствии большого стечения народа выпустил зайца. Щенок, воспитанный на воле, бросился за зайцем, поймал и задушил его. Щенок, воспитанный в полной изоляции, трусливо бросился бежать от зайца. Этот опыт имел большое значение для понимания роли воспитания в формировании характеров. Несмотря на целиком легендарный характер самого опыта (равно как и его автора), он был неоднократно повторяемым в разных вариантах в И.П. Павловских лабораториях, где подтвердились основные "выводы" Ликурга. Как прием изоляции организма от внешних раздражителей

этот эксперимент сохранил все свое значение до наших дней и стал основой изучения врожденного, независимого от условий воспитания и внешней среды поведения организмов. После наблюдений Ф. Кювье над бобренком, этот метод применялся в огромном количестве исследований. В опытах Спולדинга птенцы ласточки содержались в тесных клетках, которые исключали всякую возможность полета или упражнения в движениях крыльями. Несмотря на это, ласточки, выпущенные в тот период развития, когда они нормально должны летать, летали так же, как их сородичи в этом же возрасте.

Еще Морган (1899) описал случай, когда взятые слепыми из гнезда и выращенные в комнате белки брали орехи, клади их на ковер и совершали движения "закапывания" их в землю. После совершения определенного числа движений закапывания белка принималась за новый орех, и все начиналось сначала. В этом случае налицо имелся пищевой материал (орехи), который в естественных условиях при запасании корма закапывается.

Следует отметить, что приведенные выше исследования страдают тем общим недостатком, что количественная характеристика деятельности, выполняемой организмом после периода изоляции, практически невозможна.

Метод муляжа. Четвертым методическим приемом, широко используемым при изучении инстинктивного поведения в эксперименте и отчасти в природе, является *метод муляжей*. Муляж, по идеи, имитирует природные раздражители и хорошо известен охотникам, применяющим модели уток или такие звуковые раздражители, как манки. К группе методических приемов муляжирования относится воспроизведение как моделей животных и растений, так и пищевых веществ, запахов и звуков, имитирующих природные раздражители.

Метод имитирования природных взаимоотношений широко распространен в экспериментальной биологии. Он широко применялся еще Фабром в наблюдениях над насекомыми. Интересными фактами, установленными с помощью муляжей, являются факты усиления врожденных реакций или их ослабления при соответствующем усилении или ослаблении контрастности

цвстов раздражителя (например, более яркое оперение муляжа птицы-партнера при половом поведении), при действии запахового раздражителя большей интенсивности, чем природный и т.д. Эти факты представляются важными для изучения проблем физиологической адекватности раздражителей, значения силовых отношений природных раздражителей.

Наибольший интерес с этой стороны представляет описание полового поведения самца колюшки на приближение к нему различных искусственных моделей самки. Если модель (даже весьма грубая по оформлению) имеет расширение в области брюшка, то со стороны самца колюшки наблюдается реакция ухаживания. Если модель самки не имеет этого расширения (имитирующего наличие неоплодотворенной икры), то реакция ухаживания отсутствует или даже может наблюдаться агрессия. В этом случае применение муляжа, лишь в какой-то степени имитирующего живой биологический объект, вызывает более интенсивную реакцию, чем натуральный раздражитель - самка с менее раздутым брюшком.

Из методов изучения инстинкта, применяемых физиологами, следует остановиться на методе разрушения и раздражения отдельных частей мозга (центральной нервной системы) и на методе изучения гормональных влияний или действия фармакологических препаратов на проявления инстинкта.

Методически изучение инстинктивной деятельности представлено в настоящее время очень широко. По существу для исследования инстинкта применяются все современные методы изучения поведения, высшей нервной деятельности, нейрофизиологии, эндокринологии и физиологии анализаторов. Однако, тем не менее, далеко не все методы являются применимыми для наблюдения над различными формами инстинктивной деятельности.

РАЗДЕЛ 5. СУТОЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

5.1. Суточные ритмы

Ритмичность общей жизнедеятельности и отдельных ее форм свойственна всем живым существам и очень хорошо выражена у животных. В основе ее лежит специфика биохимических и физиологических реакций, составляющих сущность жизни и имеющих ритмичный характер. Длительность ритмов отдельных суборганизменных процессов различна: от долей секунды (активность нейрона) до нескольких часов (секреторная деятельность желез) и даже более. Функционирование целого организма основано на интеграции отдельных ритмов и согласовании их с временными изменениями внешней среды.

Несодинаковость экологических условий в разное время суток, а также свойственная большинству районов земного шара сезонная динамика факторов среды привели к тому, что в процессе эволюции ритмы биологических процессов, интегрированные на уровне целого организма, по временным параметрам оказались соизмеримыми с масштабами суточных и сезонных изменений среды. Адаптивный смысл явления заключается в том, что при этом открывается возможность совмещения различных форм деятельности с периодом наиболее благоприятных внешних условий.

«Двойственный» характер происхождения адаптивных циклов (химико-биологическая природа первичных ритмов и зависимость их от периодических изменений среды) отчетливо отражается на физиологических механизмах, регулирующих суточную и сезонную периодичность жизнедеятельности. По современным представлениям, в основе периодических процессов лежит внутренняя (эндогенная) программа, на которую оказывает дополнительное влияние сложный комплекс внешних условий. Одни из них прямо модифицируют эндогенную программу в соответствии с конкретной экологической ситуацией; другие выступают как «датчики времени», способствующие синхронизации эндогенных циклов с ходом закономерных (суточных, сезонных) изменений внешних условий. Одновременно, давая общую «точку отсчета», эти факторы синхронизируют циклы отдельных особей, обеспечивая, таким образом, единство

физиологического состояния и проявления определенных форм деятельности у всех особей популяции.

В качестве таких датчиков времени могут быть многие факторы среды, но в эволюции большинства групп основное синхронизирующее значение получил фотопериод (соотношение светлой и темной частей суток). Этот фактор наиболее устойчив в своей динамике, не зависит от других воздействий и имеет четкую суточную (смена дня и ночи) и сезонную (закономерные изменения длины дня) периодичность. Только на экваторе, где продолжительность дня и ночи не изменяется по сезонам, и в некоторых особых экологических условиях (глубины моря, пещеры и т. п.) ведущее значение в регуляции биоритмов приобретают иные факторы.

Суточный цикл локомоторной активности. Различные виды животных отличаются по времени проявления активности. Есть формы с дневной или с ночной активностью; у ряда видов активность проявляется спонтанно, вне зависимости от времени суток; некоторые животные имеют сумеречную активность. Формирование видового стереотипа активности - сложный процесс, отражающий приспособление ко многим факторам среды; при этом условия освещения далеко не всегда имеют прямое отношение к этому процессу. Лишь у форм с ведущим значением зрительной рецепции (например, птицы) дневной тип активности прямо связан со светом как фактором видимости. Но даже в этом случае такие условия, как пищевая конкуренция или специализация к питанию, привели к появлению форм с ночной активностью.

В большинстве же случаев общий характер активности в первую очередь определяется такими условиями, как тип питания, взаимоотношения с хищниками и конкурентами, суточные изменения внешних факторов и т.п. Так, среди грызунов виды, поедающие грубые, богатые клетчаткой корма, отличаются, как правило, круглосуточной активностью. Семеноядные же формы, получающие более концентрированную пищу, приурочивают периоды активности к ночному

времени, когда менее резко выражен пресс хищников; особенно ярко это выражено у обитателей открытых пространств степей и пустынь.

В эксперименте установлено, что сумеречно-ночной цикл активности куньей акулы связан с аналогичным типом активности ее жертв - ракообразных у актиний коралловых рифов Карибского моря (14 видов) характер активности зависит от их связи с зооксантеллами: виды, лишенные зооксантелл, расправлена ноцью и сокращаются днем, а виды, содержащие зооксантеллы в щупальцах и ротовом диске, - расправлены днем и сокращаются ноцью. Виды, у которых зооксантеллы расположены в добавочных структурах, днем расправляют эти структуры и сокращают ловчие щупальца, а ноцью - наоборот.

Суточная активность большинства наземных амфибий в первую очередь определяется соотношением температуры и влажности воздуха, для большинства пойкилотермных животных, существенное значение в формировании суточных ритмов имеют температурные условия и т.д. Во всех этих случаях суточные изменения условий освещения выступают в роли сигнального фактора, от которого зависит время начала и окончания активности.

Циклические изменения общего уровня жизнедеятельности на протяжении суток связаны с соответствующим ритмом физиологических процессов. Поиски, добывание и захват пищевых объектов, оборонительные реакции и ряд других форм деятельности обусловливают повышение общего уровня обмена веществ в активное время суток. Так, у больших синиц потребление кислорода днем составляет в среднем 11 - 16, а ноцью - только 6-8 см³/г × ч. У ночных форм наблюдается обратное явление. При этом суточные колебания метаболизма связаны не только с прямыми формами деятельности: для многих видов экспериментально показано, что существуют и суточные ритмы обмена покоя. В связи с динамикой обмена веществ регистрируются и суточные ритмы температуры тела, в том числе у гомойотермных животных.

У ночных видов начало активности часто коррелирует с определенной степенью снижения освещенности. Так, малые подковоносы вылетают на охоту

при освещенности 20-150 Лк - примерно через 30-40 мин после заката (наблюдения в июле); при этом в субальпийском поясе они вылетают несколько позже - по-видимому, в связи с большей освещенностью открытых горных ландшафтов. У летяг также обнаружена тесная связь между временем выхода из гнезда и заходом солнца; начало их активности стимулируется определенным уровнем освещенности в узком интервале сумерек. У сипухи и ушастой совы максимальная активность отмечается при освещенности 0,4 Лк (характерно для полнолуния), а у домового сыча - при 150 Лк (предзакатные вечерние часы). Уровень обмена веществ и температуры тела у ночных животных имеет суточную периодичность, соответствующую смене активности и покоя.

В связи с сезонными изменениями длины дня сдвигается и время суточной активности. Так, у лесных мышей (наблюдения на Кавказе) начало ее перемещается с 20 ч в июле на 17 ч в декабре соответственно укорочению светового дня. У зимующих в умеренных широтах птиц в месяцы с наиболее коротким днем активность начинается (относительно времени восхода солнца) раньше, чем в летнее время. Например, чижи в ноябре - марте деятельны с восхода солнца или раньше, а в апреле - мае и в августе - ноябре - после восхода. Аналогичные наблюдения имеются и по другим видам. По-видимому, реакция птиц на степень освещенности в течение года не остается постоянной. Биологически это легко объясняется необходимостью компенсации высоких энергозатрат организма при укороченном зимнем дне.

На протяжении активной части суток интенсивность деятельности животных обычно носит пульсирующий, фазовый характер. Так, воробьиные птицы в период выкармливания птенцов и вождения выводков наиболее активны в утренние часы, затем их активность снижается и вновь повышается вечером. То же наблюдается у многих ночных видов: серая неясыть, например, наиболее активна в начале и в конце ночи; иногда наблюдается и третий пик активности: в середине ночи. Млекопитающим также свойственна неравномерная активность, при которой периоды питания, перемещений и других форм деятельности

перемежаются фазами отдыха. То же отмечено и для других групп животных. Во всех случаях конкретный характер активности определяется уже не освещенностью, а другими факторами, имеющими более прямое влияние на организм. Так, перерывы активности в середине дня, свойственные животным из разных таксономических групп, чаще всего связаны с избеганием перегрева в наиболее жаркие часы суток. Многие животные отчетливо реагируют на осадки; существенно значение активности кормовых объектов и ряда других факторов.

В результате прямого влияния разных факторов даже у одного и того же вида характер активности может меняться.

5.2. Циркадные ритмы

В настоящее время известно, что в основе суточного ритма лежат наследственно закрепленные эндогенные Циклы физиологических процессов с периодом, близким к 24 часам. Циклические процессы такого рода получили название циркадных ритмов. В наиболее «чистом» виде циркадные ритмы выявляются лишь при содержании животных в строго постоянных условиях, т.е. без контроля со стороны меняющихся факторов внешней среды. Выявленные таким образом, они показывают высокую степень автономности; в то же время эти свободно текущие эндогенные ритмы легко синхронизируются какими – либо внешними датчиками времени (изменения освещенности, температуры и пр.).

Эндогенные циркадные ритмы обнаружены практически у всех исследованных видов животных, начиная с простейших. Период этих ритмов не совпадает с продолжительностью суток, они не зависят от температуры, но изменения этого фактора могут способствовать синхронизации циклов. Такое же синхронизирующее действие может оказывать единичная вспышка света.

Некоторое несовпадение периода циркадных ритмов с полными астрономическими сутками – характерная особенность этих ритмов. Опыты с птицами показали, что при содержании дневных видов в полной темноте или в условиях очень слабого постоянного освещения суточный цикл активности и

газообмена сохраняется длительное (до 2-3 месяцев) время, но период колебаний несколько отличается от 24 часов; в результате активность постепенно смещается на иные, нежели в нормальных условиях, часы суток. Аналогичные данные получены и в опытах с другими животными: например, у большой ночницы при постоянном режиме освещения длительность циркадного ритма колебалась от 22,6 до 27,8 ч.

Определенное влияние на характер циркадных ритмов оказывают различные режимы освещения. Согласно «правилу Ашоффа», увеличение интенсивности непрерывного освещения вызывает уочных видов уменьшение общей активности, некоторое удлинение цикла и укорочение его активной части; при уменьшении освещенности наблюдаются сдвиги противоположного характера. Дневные животные соответственно демонстрируют обратные реакции.

Считается, что несовпадение циркадного ритма с длительностью астрономических суток открывает возможность некоторого сдвига ритмов активности в порядке синхронизации их с естественной сменой условий в каждом конкретном районе в разные периоды года. Ведущую роль в этом процессе играют внешние датчики времени, влияние которых способствует не только совпадению активного периода с наиболее благоприятным временем суток, но и синхронизации циклов различных процессов на уровне целого организма, а также деятельности всех особей данной популяции.

В последние годы появилась и иная точка зрения, согласно которой истинная продолжительность циркадных ритмов составляет точно 24 ч, а возможность их «подстройки» под реальный цикл дня и ночи определяется тем, что в общем цикле имеется некоторый промежуток времени, на протяжении которого организм проявляет чувствительность к внешним датчикам времени и под их влиянием может «сдвинуть» время смены активной и неактивной фаз цикла. В этом случае циркадный (отличающийся от 24 ч) ритм рассматривается как артефакт, вызванный неестественностью условий его выявления (темнота, постоянство условий). При свободном выборе света и темноты животные (опыты

на насекомых) демонстрируют 24-часовой ритм активности. В аналогичных опытах с птицами длина циркадного периода при свободном выборе светового режима составляла 23,7 ч, т.е. практически также была равна суткам. Однако в опытах с соней-полчком свободно избираемый ритм суточной активности составлял более 24 ч, т.е. соответствовал понятию циркадного ритма. Несовпадение подходов и экспериментальных данных указывает на сложный характер явления и неполноту его изученности. Все же в настоящее время большинство специалистов придерживается мнения о циркадной природе суточных ритмов животных.

Эндогенный околосуточный ритм свойственен и различным физиологическим процессам. Выше уже говорилось о суточной периодике обмена веществ; то обстоятельство, что такой периодике подвержен и уровень основного обмена, свидетельствует об эндогенном характере циклов метаболизма и температуры тела. Широко известна четкая суточная периодика митотической активности клеток, которая, как правило, находится в противофазе с циклом общей активности, что, возможно, отражает «rationальное» распределение энергозатрат организма на протяжении суток.

Большинство конкретных метаболических реакций также демонстрирует отчетливую суточную периодичность. Так, эксперименты с мадрепоровыми кораллами показали, что меченный углерод включается в ткани только в дневное время, с максимумом в послеполуденные часы; интенсивность видимой кальцификации максимальна в полдень и минимальна в полночь. Опыты со слизнями выявили четкую периодичность уровня фосфорилазной активности с максимумом в 0 ч и минимумом в 12 ч. Циклы того же типа с максимумом в 20 ч и минимумом в 8 ч отмечены у скорпиона, также ведущего ночной образ жизни; уровень гликогена у этого вида показал обратный тип динамики: максимум в 8 ч, минимум в 20 ч.

У птиц и млекопитающих зарегистрированы суточные циклы активности ряда эндокринных желез, ферментных систем и др. Так, у лабораторных мышей

установлен четкий суточный ритм азотистого метаболизма (по активности ферментов орнитинового цикла) с максимумом в 21 ч и минимумом в 9 ч. У индийских мышей обнаружен аналогичный циркадный ритм активности аминотрансфераз с пиком в 0 ч и минимумом в 12 ч, что соответствует характеру общей активности этого вида. Отмечены закономерные изменения в иммунных системах, в частности суточные ритмы В и Т лимфоцитов. В целом у млекопитающих известно не менее 50 органов, имеющих собственный суточный ритм функционирования.

У некоторых видов птиц изучены циркадные ритмы активности коры надпочечников. Выяснилось, что у видов с дневной активностью (куры, перепел) продукция кортикостерона максимальна в светлое время суток. Характерна автономность этих ритмов - они не подвержены влиянию со стороны, других периодических процессов (общая активность, температура тела). У перелетных птиц во время миграции обнаруживается суточный цикл секреции пролактина в гипофизе; содержание птиц в темноте не нарушает этот цикл, что подтверждает его эндогенную циркадную природу. Во время миграций обнаруживается и суточная периодика содержания сахара в крови со всеми признаками циркадной природы цикла. Конкретный характер цикличности имеет отчетливую адаптивную направленность: расположение пиков позволяет разделить время кормовой и миграционной активности. Отмечены также ритмические колебания уровня гликогена в печени и других органах, связанные со световыми условиями.

Замечено, что и чувствительность организма птиц к главному синхронизирующему фактору - свету - также проявляет циркадный ритм, характеризующийся последовательной сменой светореактивного и нечувствительного к свету состояния. Как будет показано ниже, это свойство организма имеет большое значение для регуляции не только суточных, но и сезонных циклов.

Механизмы и регуляция циркадных ритмов. О природе и механизмах «биологических часов», определяющих свободное проявление эндогенных

ритмов, известно еще мало. Большая степень автономности ритмов в отдельных клетках, органах и тканях побуждает искать эти механизмы на субклеточном уровне. Именно на этом основана гипотеза «хронона», согласно которой материальным носителем отсчета времени служит длинная молекула ДНК, с которой информация считывается примерно в течение 24 часов. Участие нуклеиновых кислот в механизме биологических часов, по-видимому, подтверждается тем, что действие УФ облучения (опыты на одноклеточных животных) заметно сдвигает фазы циркадного ритма. В опытах американских ученых обработка дрозофил мутагеном нарушила ритмы локомоторной активности и выкукивания; более подробный анализ показал, что изменение ритма обусловлено повреждением одного гена в X-хромосоме.

Другие гипотезы связывают отсчет времени с взаимодействием ионов и биологических мембран; регулируются эти взаимодействия по принципу обратной связи, что обеспечивает колебательный характер процесса. Близка к мембранный гипотезе кибернетическая модель, обосновывающая генерацию циркадного ритма как результат взаимодействия ряда колебательных процессов с более короткими периодами.

У позвоночных центральная регуляция циркадных ритмов на уровне целого организма связывается с промежуточным мозгом. Полагают, что высший уровень биологических часов, регулирующих на основе обратной связи циркадные ритмы, локализован в гипоталамусе и функционирует по принципу «мембранный гипотезы», тогда как клеточные циклы осуществляются на основе модели «хронона». Гипоталамическая регуляция тесно связана с гормональной; показано, что у млекопитающих циркадный ритм митозов и содержания эозинофилов в крови регулируются надпочечниками. У насекомых (опыты с тараканами) обнаружена регуляция циркадного ритма активности на уровне зрительного отдела мозга: разрушение этой области вызывало аритмию, а имплантация соответствующего отдела - восстановление нормальных циклов. И в этом случае одновременно обнаруживается гуморальная регуляция с участием

нейросекреторных клеток - структур, функционально аналогичных гипоталамическим центрам позвоночных.

В последние годы получены данные о роли эпифиза в генерации и регуляции циркадных ритмов у позвоночных животных. У птиц удаление или разрушение эпифиза ведет к нарушению или полному исчезновению циркадных ритмов; имплантация животным эпифиза восстанавливает исходную ритмичность. Введение продуцируемого эпифизом гормона мелатонина оперированным птицам восстанавливает циркадную активность, а у интактных - оказывает на нее количественное влияние, уменьшая уровень локомоторной активности. Аналогичные результаты получены в опытах с ящерицами и (в менее выраженной форме) с рыбами.

Установлена тесная функциональная связь эпифиза с подхиазменными ядрами гипоталамуса. Трудно сказать, какая из этих структур является первичным водителем ритма; многие авторы в качестве таковой называют именно эпифиз, но есть и противоположное мнение. Вопрос нуждается в дальнейшем исследовании.

Суммарные циклы циркадной активности привязываются к определенному времени суток под действием внешних датчиков времени, выступающих в качестве факторов-синхронизаторов. Важнейшая роль в этом процессе принадлежит световому режиму. Но в качестве датчиков времени могут выступать и другие факторы. Так, в опытах с ящерицами, содержавшимися при непрерывном освещении, суточные циклы синхронизировались с изменениями температуры воздуха с тем большим эффектом, чем выше была амплитуда перепадов температуры. При экспериментальном смещении суточных циклов освещения и температуры игуана почти полностью синхронизировала свою активность с тепловой фазой, а у геккона в таких условиях циклы нарушились, что свидетельствует о взаимодействии двух факторов, регулирующих циркадный ритм.

В полярных широтах, где летом суточные циклы светового режима отсутствуют, многие птицы активны почти круглосуточно, чередуя периоды

бодрствования с более короткими перерывами для отдыха. У других видов (например, белая куропатка) суточный ритм сохраняется, хотя и в сглаженной форме. Инструментальные наблюдения за волками, песцами, росомахами и длиннохвостыми сусликами на Аляске показали, что непрерывный летний день практически не меняет видоспецифического цикла суточной активности. Наряду с «жесткостью» эндогенных ритмов существенное значение для регуляции циклов у арктических птиц и млекопитающих имеет суточное движение солнца, изменения температуры воздуха и, возможно, другие факторы. Для птиц, в частности, показана синхронизирующая роль видоспецифических звуковых сигналов.

Относительная роль эндогенных и экзогенных механизмов регуляции суточных циклов у разных видов неодинакова. Так, у форели при содержании в темноте суточный цикл активности полностью нарушался, что показывает преобладающее значение экзогенной регуляции. Аналогичные данные получены в опытах со стерлядью: при нормальном режиме освещения рыбы днем держатся исключительно в придонных слоях воды, а ночью их распределение в толще воды равномерно. При круглосуточном освещении рыбы держатся только у дна, а при круглосуточном затемнении ведут себя, как ночью.

У геккона обнаружена тесная связь суточного ритма с изменениями температуры воздуха, и при извращении температурного цикла он меняет ночную активность на дневную.

У арктических млекопитающих, напротив, сильно выражена эндогенная составляющая ритма: установившись в сезон со сменой дня и ночи, он сохраняется в течение всего полярного дня.

Однако чисто эндогенных ритмов, как и чисто экзогенных, по-видимому, не существует. Воздействие внешних факторов подчас существенно изменяет характер суточного ритма, определенный эндогенной программой. Активность животных отражает весь сложный комплекс их взаимоотношений со средой и она должна быть максимально синхронизирована с постоянно меняющимися

условиями жизни. Абсолютное сохранение автономных, независимых от среды циклов биологически невыгодно, так же как и абсолютное «подчинение» активности сжеминутно меняющимся условиям. Сочетание устойчивых эндогенных ритмов с корректирующим влиянием внешних факторов - оптимальное решение этой важной биологической задачи.

У большинства животных различные физиологические и биологические процессы проявляются сезонно (размножение, линька, спячка и диапауза, миграции и т. п.). Эволюционно сезонность этих явлений возникла как приспособление к циклическим изменениям климатических условий. Закономерная повторяемость сезонных состояний формируется в результате взаимодействия врожденных эндогенных циклов с информацией о состоянии внешних условий. Это взаимодействие синхронизирует эндогенную программу с периодами благоприятного сочетания факторов среды.

Эндогенные биологические циклы с около-годовой периодичностью названы циркадными ритмами (от лат. *annus* - год). Как и циркадные ритмы, они представляют собой систему свободного отсчета времени, которая в природных условиях находится под контролем внешних факторов-синхронизаторов. У нетропических животных главная роль в контроле циркадных ритмов принадлежит фотопериоду.

В искусственных условиях, исключающих действие внешних датчиков времени, обнаружено, что собственный период циркадного ритма чаще всего бывает меньше полного года. Так, две славки - садовая и черноголовка - в возрасте 6 недель были помещены в условия постоянного фотопериода (10С:14Т) и содержались так в течение соответственно 10 и 8 лет. Периоды линек у этих птиц регулярно повторялись с периодичностью 9,4-9,7 месяцев. Аналогичные опыты с другими птицами (менее продолжительные) дали сходные результаты.

У сусликов, в течение трех лет содержавшихся в условиях постоянного освещения и температуры, выявлены циркадные ритмы изменения массы тела с периодом 344 дня; у них же обнаружена циркадная периодичность потребления

пищи. Родившихся в виварии детенышей этого вида выращивали при температуре 23°C и фотопериоде 12C:12T. В дальнейшем в течение 4 лет животных содержали поодиночке при температуре 3°C и разных фотопериодах (24T, 12C:12T, 24C). У всех сусликов установлен отчетливый циркадный ритм спячки и динамики массы тела с периодом около 300 дней, не зависящий от характера фотопериода. Ослепленные бурундуки, которых содержали при постоянной температуре и равномерном (12C:12T) чередовании света и темноты, в течение 6,5 лет демонстрировали колебания массы тела, двигательной активности и потребления пищи и воды с периодом 320-340 суток. Несмотря на трудности выявления окологодовых эндогенных ритмов (многолетнее содержание в строго константных условиях), они установлены сейчас не менее чем у трех десятков видов высших позвоночных.

5.3. Сезонность размножения и фотопериод

Изменение активности нейросекреторных ядер гипоталамуса обеспечивает сезонный характер секреции гормонов полового цикла, а соответственно и приуроченность сезона размножения к экологически наиболее благоприятному для этого времени года. Эта функция в первую очередь связана с сезонными изменениями длины светового дня.

Влияние весеннего увеличения длины дня на рост гонад и генеративный цикл известно давно. Первые работы в этой области были проведены в 1925-1930 гг. американским исследователем В. Роузном. Экспериментальным увеличением длины дня этот ученый вызывал «досрочное» развитие половых желез и начало сперматогенеза у самцов овсянки юнко. Позднее аналогичные результаты были получены в опытах со скворцами, воробьями, горлицами и другими птицами. Чередованием длинных и коротких фотопериодов у подопытных птиц удавалось вызвать до пяти полных половых циклов за один год. В настоящее время важнейшая роль светового режима в регуляции роста гонад и наступления

половой зрелости не вызывает сомнений и подтверждена опытами на других группах позвоночных животных.

Так, у карловых рыб, содержащихся при 17-часовом дне, через два месяца появились признаки брачного поведения и брачная окраска; рыбы отнерестились, были получены оплодотворенные икринки. В контроле (длительность дня снижалась от 12 до 9 ч) признаков развития гонад не обнаруживалось. В опытах с кижучем замедление светового ритма на втором году жизни приводило к запаздыванию начала размножения на следующий год, а усиление светового режима - к более ранним срокам нереста.

У самцов прудовой лягушки в январе непрерывное освещение увеличивало концентрацию андрогенов в плазме почти в 3 раза; летом (май - июнь) подобного эффекта не отмечалось.

Аналогичные данные получены в опытах с различными видами грызунов, хищных икопытных млекопитающих. У большинства видов искусственное увеличение фотопериода стимулировало развитие гонад, но есть виды, показывающие обратную реакцию (барсук, як, олени и др.). В опытах с джунгарскими хомячками установлено, что если при содержании на коротком дне (8С:16Т) середина темного периода прерывается короткой (1 или 5 мин) вспышкой света, животные реагируют на это, как на увеличение фотопериода: начинается развитие гонад и линька.

Уже в ранних работах была выяснена роль гипофиза в формировании реакции гонад на фотопериодические воздействия. Так, Ж. Бенуа в экспериментах с домашними утками показал, что удаление гипофиза снимает эффект фотостимуляции гонад; в экспериментах этого же ученого гипофиз, взятый от фотостимулированных селезней и пересаженный молодым мышам, вызывал более быстрое развитие их половой системы, чем гипофиз, взятый от контрольных птиц.

Механизмы синхронизирующей функции фотопериода отчетливо прослеживаются в экспериментах, в которых режим освещения искусственно

изменялся по отношению к светочувствительной фазе околосуточных эндогенных ритмов секреции гонадотропных гормонов. В опытах с мексиканским чечевичником было показано, что одна и та же продолжительность световой фазы искусственных Фотопериодов (6 ч света) в одних случаях может стимулировать развитие гонад, а в других остается неэффективной. Как показал анализ, все зависит от того, на какую фазу внутреннего циркадного ритма воздействует световая часть фотопериода: если она совмещается со световой фазой циркадного ритма, эффект не обнаруживается, а если она совпадает с темповой его фазой - наступает стимуляция полового цикла. Аналогичные опыты с японским перепелом подтвердили эту закономерность. Позднее она была продемонстрирована на примере секреции тестостерона и гипофизарных гонадотропинов у птиц.

Данные всех этих опытов показывают, что естественное увеличение светового дня не определяет, а лишь контролирует развитие эндогенной программы полового цикла у птиц. На представителях других классов позвоночных такие исследования не проводились, но некоторые косвенные данные свидетельствуют о возможности подобного механизма фотопериодического контроля размножения.

По современным данным, у млекопитающих большое значение в реакции на фотопериод отводится эпифизу. Гормон этой железы мелатонин тормозит половые функции (возможно, через гипоталамо - гипофизарную систему). Активность эпифиза повышается в темноте, соответственно ингибирующее влияние на размножение начинается осенью, достигая максимума в зимние месяцы. Удаление эпифиза снимает эффект подавления размножения зимой и в опытах с короткими фотопериодами. Искусственное введение мелатонина повышает эффект, тормозящий деятельность гонад. Весеннее развитие гонад определяется, вероятно, устойчивостью нейроэндокринной системы к ингибирующему действию гормона эпифиза. Аналогичная функция эпифиза установлена у некоторых рептилий (ящерица), у золотых рыбок и у скворцов.

Общая схема весенней регуляции полового цикла достаточно полно разработана лишь для птиц и может быть представлена следующим образом. Информация о длине фотопериода преобразуется на уровне гипоталамуса (возможно, с участием экстрапетинальных рецепторов). Фотостимуляция, совпадающая по фазе с темной частью эндогенных циркадных ритмов, вызывает увеличение секреторной активности ядер гипоталамуса и выброс нейросекрета через портальную систему в гипофиз. Здесь нейросекрет стимулирует накопление гонадотропинов и поступление их в кровяное русло, что влечет за собой развитие гонад, начало гаметогенеза и дальнейшее протекание полового цикла, регулируемое группой половых стероидов, взаимодействующих по принципу обратной связи с гипофизарными гормонами.

Теоретически эндогенный годовой ритм может синхронизироваться с циклом внешних условий постоянно, но автономность эндогенного ритма обусловливает такую «подстройку» лишь в определенные периоды, так что остальная часть цикла осуществляется путем свободного отсчета времени от момента «коррекции». В связи с этим большое биологическое значение имеет фаза фоторефрактерности (нечувствительности к стимулирующему действию светового режима), наступающая в годовом цикле жизни большинства видов птиц вслед за фазой весенней стимуляции светом. Биологическое значение рефрактерности заключается в том, что прекращение реакции на длительный световой день, завершает размножение птиц в середине лета, предупреждая возможность появления потомства в экологически невыгодные сроки.

Переход к фоторефрактерности сопровождается уменьшением ЛГ и андрогенов в крови. Предполагается, что это происходит, в результате снижения чувствительности ЛГ – секрецирующих клеток аденогипофиза к эндогенному гипоталамическому релизинг – фактору.

По механизмам контроля фоторефрактерность принципиально отличается от гормональной регуляции по системе обратных связей. Фоторефрактерность наступает автоматически на основе эндогенной программы, которая ежегодно

уточняется весенними фотопериодами; конкретные сроки наступления фоторефрактерности отсчитываются как определенное число дней от начала весенней фотостимуляции. После установления рефрактерность поддерживается длинными фотопериодами; в экспериментах длинные фотопериоды могут продлить, а короткие досрочно прервать фазу рефрактерности. Окончание фоторефрактерного периода - более постепенный процесс, чем его наступление. У большинства исследованных птиц фоторефрактерность прекращается поздней осенью на фоне короткого светового дня. Продолжительность фоторефрактерной фазы, возможно, используется как синхронизатор начала полового цикла у птиц, мигрирующих в экваториальную зону; у видов, зимующих в более высоких широтах, синхронизация полового цикла с астрономическим календарем происходит ранней весной, т. е. после окончания фоторефрактерности.

Конкретная роль фотопериодической регуляции размножения неодинакова у разных видов животных. Так, у некоторых птиц половой цикл полностью регулируется фотопериодом, у других более выражен эндогенный ритм, лишь в определенное время «подстраиваемый» фотопериодом. Тропические птицы размножаются круглогодично, но это регистрируется лишь на популяционном уровне; каждая особь имеет свой половой цикл (чередование фаз сексуальной активности и покоя) протяженностью несколько менее года, т.е. типичный циркадный ритм. Круглогодичное размножение всей популяции возникает в результате десинхронизации индивидуальных циклов.

У птиц, мигрирующих на зиму из умеренных областей в экваториальную зону, начало развития гонад также, видимо, стимулируется свободным отсчетом времени на базе эндогенного цикла; световая стимуляция в этих условиях не имеет того значения, какое свойственно большинству видов, и может проявляться лишь в сочетании с окончанием фоторефрактерного состояния.

Фотопериодическая регуляция - наиболее широко распространенная, но не единственная форма контроля репродуктивных циклов. У тропических птиц и млекопитающих время размножения может определяться сменой сухого и

влажного сезона; для пойкилотермных позвоночных существенное значение имеют сезонные изменения температуры. Иногда этот фактор играет даже более заметную роль в стимуляции развития гонад, чем фотопериод.

В целом система физиологической регуляции циклов размножения достаточно сложна. В основе ее лежит центральный контролирующий механизм, представленный взаимосвязанными функциями цепи гипоталамус - аденогипофиз - гонады и действующий на базе эндогенных (цирканных) ритмов. Для подавляющего большинства животных первичным регулятором этой системы, определяющим синхронизацию эндогенных ритмов с циклами внешних условий, служат сезонные изменения фотопериода. Фотопериод может выступать как фактор, непосредственно влияющий на деятельность центрального контролирующего механизма (например, весенняя фотостимуляция гонад), и как фактор - синхронизатор, задающий «точку отсчета» эндогенной программы (например, регуляция сроков наступления фоторефрактерности).

На фоне этой генеральной регуляции половых циклов действует сложный комплекс факторов внешней среды (метеоусловия, обилие корма, наличие мест для устройства гнезд и убежищ, взаимная поведенческая стимуляция половых партнеров и т. п.), которые модифицируют сроки и скорость размножения в соответствии с конкретными условиями, а подчас и полностью приостанавливают половой цикл. Сезонные и вызванные спецификой внутрипопуляционных отношений изменения чувствительности организма к внешним воздействиям еще более усложняют этот процесс. Интеграция всех этих механизмов обеспечивает наступление размножения в экологически оптимальные сроки при самом широком разнообразии конкретных условий внешней среды.

5.4. Физиология и регуляция линьки у птиц

Периодическая смена покровных образований - линька - свойственна многим группам животных. У птиц и млекопитающих этот процесс имеет четко сезонный характер, что связано с главным адаптивным значением линьки - изменением

уровня теплоизоляции в соответствии с сезонным циклом погодных (главным образом температурных) условий. Помимо этого, у ряда видов линька определяет сезонную смену покровительственной окраски, а у многих птиц - приобретение яркого брачного наряда к началу периода размножения и смену его на более скромный по его окончании. Сложный комплекс физиологических механизмов, обуславливающих линьку и приуроченность этого процесса к тому или иному сезону, изучен только у птиц. Именно на примере этого класса будут рассмотрены физиология и регуляция линьки, так как при несомненном сходстве ряда ведущих процессов конкретное их выражение у млекопитающих во многом специфично и еще слабо изучено.

Линька как сезонное состояние не ограничивается оперением. Не говоря о том, что при линьке сменяются и другие роговые образования (ороговевший слой эпителия, чешуи, когти, роговые плавны на клюве), организм птиц испытывает перестройки, затрагивающие многие стороны физиологии, специфические для этого периода.

В период линьки существенно изменяется состав тканей и органов: содержание жира в теле резко снижается (до годового минимума), а количество воды увеличивается до максимального в течение годового цикла уровня. Перед линькой уровень белков в теле повышается, в начальный период линьки - уменьшается, а во второй ее половине восстанавливается до исходного.

Соответственно этим изменениям не остается постоянной и относительная роль различных веществ в общем энергетическом балансе организма. Во время линьки значение гликогена в энергетике, как и в другие сезоны, относительно небольшое (примерно 3-7% ночных энергозатрат). Роль жира, поставляющего в другие сезоны до 90-95% энергии, во время линьки снижается до 30-70%. Значение белкового метаболизма, напротив, заметно возрастает: расщепление протеинов обеспечивает 35-70% ночного расхода энергии.

Общий уровень энергозатрат в период линьки заметно повышается. Потребление кислорода линяющими птицами может увеличиваться на 30-50% по

сравнению с другими периодами. Затраты энергии на линьку, определенные для 15 видов воробьиных птиц, «оставляют 55-260 кДж. Как общие энергозатраты на линьку, так и уровень обмена веществ могут существенно отличаться у разных видов.

Продолжительность линьки и распределение суммарных энергозатрат во времени неодинаковы у птиц с разной биологией. Так, оседлые виды, как правило, линяют экстенсивно: их линька продолжительнее, но ежесуточные затраты энергии относительно невелики. У перелетных видов линька интенсивная: проходит в короткие сроки, но с большими ежесуточными затратами.

Увеличение уровня энергетического обмена и повышение температуры тела в организме птиц во время линьки нередко рассматривают как приспособление, направленное на компенсацию усиливающихся потерь тепла, вызванных общим изреживанием теплоизолирующих покровов и развитием сети поверхностных сосудов на линяющих участках кожи. Однако более точные данные показывают, что терморегуляторные затраты энергии во время линьки по сравнению с другими сезонами существенно не возрастают, а их повышение связано с самим процессом линьки. При этом показано, что собственно синтез пера не соответствует экспериментально регистрируемым величинам возрастания энергозатрат. Так, у взрослых, зябликов при полной послебрачной линьке образуется 1400 мг пера, а у молодых при частичной постювенильной линьке - 850 мг. Простой расчет показывает, что при калорийности кератинов порядка 22 кДж/г затраты энергии на синтез оперения составляют у взрослых зябликов около 32, а у молодых - около 20 кДж на птицу. Это намного меньше чистой энергии линьки, которая у зябликов достигает примерно 600 кДж на птицу. Следовательно, основная часть энергии затрачивается на другие метаболические процессы, связанные с синтезом кератинов.

В период линьки заметно усиливается белковый обмен; это объясняется тем, что для синтеза кератинов необходимо относительно большое количество

незаменимых серосодержащих аминокислот цистина и цистеина: их количество в составе пера достигает 7-8% от массы белков. Содержание же этих аминокислот в пище значительно ниже: в семенах растений примерно 1,5 г, в животной пище - около 3 г на 100 г белков. Необходимость переработки большой массы белков для извлечения нужного количества цистина и цистеина и вызывает усиление белкового обмена, увеличение потребления пищи и возрастание энергозатрат во время линьки. Подсчитано, что для получения серосодержащих аминокислот в количестве, обеспечивающем полную смену оперения при послебрачной линьке, взрослым зябликам необходимо утилизировать сверх обычного около 58 г пищи. Дополнительный расход энергии на аккумуляцию цистина и цистеина составит при этом 588 кДж - величину, точно соответствующую приведенной выше величине чистой энергии линьки. Метаболическим регулятором увеличения потребления пищи во время линьки, по-видимому, служит изменение содержания сахара в крови, которое в этот период снижается почти вдвое.

Таким образом, высокий уровень метаболизма линяющих птиц объясняется необходимостью переработки избыточного количества пищи. При этом выделяется и избыточная тепловая энергия. Поэтому в период линьки, несмотря на некоторое изреживание оперения, проблема сохранения тепла не только не возникает, но и появляется необходимость его рассеивания; повышение температуры тела птиц, характерное для этого периода, видимо, представляет собою адаптацию к увеличению теплоотдачи.

В связи с усилением белкового обмена возникает еще одна существенная особенность линяющих птиц. Катаболизм протеинов остается высоким и в ночное время, когда птицы не питаются; поэтому утилизируются белки тела. Подсчитано, что количество белков тела, использованное за время линьки, превышает их общую массу в теле, т.е. в течение линьки белки тела обновляются. Таким образом, во время линьки не только обновляется оперение, но и происходит общая реконструкция организма. Поэтому во время миграции и зимой, когда

затрудняется добыча богатой белками пищи, обновление протеинов тела осуществляется менее интенсивно, что экологически выгодно.

Высокие энергозатраты на линьку экологически компенсируются другим путем: возросшие теплоизолирующие качества оперения позволяют экономить энергию в зимнее время. Например, у зябликов экономия энергии на терморегуляцию зимой, обеспеченной высокой теплоизоляцией нового оперения, выражается величиной порядка 1260-1680 кДж, что вполне сопоставимо с общими затратами продуктивной энергии на линьку, составляющими 1147 кДж 7°C.

С другой стороны, высокий уровень энергозатрат, свойственный периоду линьки, обуславливает энергетическую невыгодность, подчас и невозможность совмещения линьки с другими энергоемкими сезонными процессами. Отсюда возникает проблема регуляции линьки, обеспечивающей такие сроки ее начала и окончания, которые не совпадали бы с размножением и миграцией, но при этом соответствовали бы конкретным экологическим условиям.

Большинству видов птиц свойственна единственная послебрачная линька, в результате которой к началу зимнего периода образуется оперение с высокими теплоизолирующими качествами. У некоторых видов есть еще дополнительная предбрачная линька, чаще всего частичная. Такая линька нередко одновременно, используется для формирования брачного оперения или для сезонной смены покровительственной окраски.

Линьку, как и другие периодические явления в жизни птиц, регулируют сезонные изменения фотопериода. Этот фактор синхронизирует связанные с линькой физиологические изменения в организме с астрономическим календарем и конкретными условиями в каждом районе. Однако многообразие экологических условий и разные типы линек существенно усложняют характер фотоперiodической регуляции линьки и взаимодействия фотопериода с другими формами контроля линьки (гормональный фон в организме, прямое влияние внешних условий и др.).

Регуляция предбрачной линьки относительно проста и хорошо изучена. У мигрирующих видов линька начинается перед отлетом и контролируется тем же комплексом физиологических процессов, который определяет активацию гонад и развитие весеннего миграционного состояния (у многих видов с участием фотопериодической стимуляции). В экспериментах частичную смену оперения, подобную предбрачной линьке, удавалось получать искусственно, действуя на птиц поздней осенью или зимой удлиненным световым днем.

Послебрачная линька происходит, как правило, в наиболее благоприятное время года, когда корма достаточно, в том числе и животного (на питание животной пищей в это время переходят и многие зерноядные птицы). Разнообразие экологических условий в разных географических районах, а также частичная десинхронизация размножения, свойственная популяциям многих видов, сильно усложняет фотопериодическую регуляцию послебрачной линьки. Виды с единственной послебрачной линькой в экспериментальных условиях реагируют на укорочение светового дня в период половой активности регрессией гонад и началом линьки. Долгое выдерживание на длинном световом дне в конце концов приводит к таким же результатам. Увеличенный световой день во время линьки нередко продлевает срок, а укороченный фотопериод ускоряет линьку и сокращает ее сроки.

Содержание птиц в условиях постоянного фотопериода более четко выявляет эндогенную составляющую циклов линьки. Так, серые славки, зимующие на экваторе и южнее его потому не сталкивающиеся с коротким днем в природе, при содержании на коротких (<9 ч света) фотопериодах в течение более чем годового опыта не меняли периодичности линьки. На фотопериоде 12С:12Т мигрирующие в Центральную и Южную Африку пеночки-веснички более двух лет подряд сохраняли естественные сроки линьки; пеночка-теньковка, зимующая в Северной Африке, в таких же условиях сохранила цикл линьки лишь один год, после чего начались нарушения. Вообще на фотопериоде, близком к весеннему или летнему, многие виды птиц в течение года удерживают естественный ритм линек. Однако

имеются и данные о нарушении цикличности линек при постоянных фотопериодах. В целом экспериментальные показатели трудно трактовать однозначно: они демонстрируют сложную картину фотопериодической регуляции линьки, при которой различные виды проявляют подчас неодинаковую реакцию.

Наиболее общее представление о роли фотопериода в регуляции послебрачной линьки получено в экспериментах с зябликами на орнитологической станции Зоологического института АН СССР на Куршской косе. Опытные группы птиц подвергались воздействию разных фотопериодов, причем даты их включения варьировали по отношению к срокам начала естественной фотостимуляции и окончания периода унифакториальной фазы фотопериодического контроля весеннего состояния. Различия в сроках наступления и окончания линьки и общей ее продолжительности в разных экспериментальных группах позволили установить принципиальную роль фотопериода в регуляции послебрачной линьки. Этот принцип, вероятно, имеющий широкое приложение, заключается в том, что время начала линьки не стимулируется конкретной величиной фотопериода, а отсчитывается как определенное число дней от момента окончания унифакториальной фазы фотопериодического контроля весеннего состояния. Иными словами, в основе регуляции сроков линьки лежит эндогенная программа, которая раз в году приводится в соответствие с конкретными условиями с помощью фотопериода. При этом сроки начала и окончания линьки фиксированы в этой программе самостоятельно: у зяблика послебрачная линька начинается через 47 дней и заканчивается через 137 дней после окончания фазы унифакториального контроля. Таким образом, создается одновременная готовность популяции к миграции - явлению, при котором десинхронизация невозможна.

В экспериментах выявлена также возможность регуляции линьки непосредственным воздействием фотопериода. В частности, было выяснено, что в начале линьки скорость ее увеличивается под действием коротких фотопериодов и не поддается влиянию удлиненного светового дня. Вторая половина линьки,

напротив, не подвержена регуляции короткими фотопериодами, зато замедляется действием длинных. Это означает, что в природе птицы, закончившие размножение и начавшие линьку раньше средних сроков, т. е. при более длинных фотопериодах, будут линять медленнее, а начавшие линьку позднее - пройдут ее в более сжатые сроки (действие укороченного фотопериода). Возможно, что такой тип контроля представляет собой дополнительный механизм синхронизации индивидуальных годовых циклов на рубеже окончания линьки и начала развития миграционного состояния. Это тем более вероятно, что вторая половина линьки, отличающаяся относительно малым расходом энергии, открывает возможность совмещения ее с началом развития миграционного состояния.

Фотопериодическая регуляция линьки прослеживается и у некоторых млекопитающих. В частности, длительное (в течение года) содержание овец в условиях искусственно инвертированного суточного хода температуры, но при нормальном фотопериоде не изменило сроков линьки. Напротив, двухлетнее содержание при инвертированном фотопериоде изменило характер роста шерсти. Содержание в условиях инвертированного фотопериода пятнистых оленей показало, что первое появление рогов определяется эндогенной программой, а их развитие и циклическая смена - фотопериодом.

Фотопериод воздействует на линьку через систему эндокринного контроля. У большинства птиц нормальная послебрачная линька начинается в фазе регрессии гонад и снижения уровня половых гормонов в крови. У птиц, не нашедших пары или потерявших кладку, линька может начаться раньше, чем у нормально размножающихся особей; особи, размножение которых затянулось, линяют позднее, чем основная часть популяции. У некоторых видов продолжительная линька прерывается на время размножения. Такое явление описано для ряда птиц аридных районов, когда выпадение осадков стимулирует начало нерегулярного размножения (галапагосские вьюрки, некоторые птицы сухих пустынь Австралии и др.). У некоторых тропических морских птиц с продолжительным сроком смены оперения начало гнездования также может прервать линьку. Во всех описанных

ситуациях обнаруживается обратная зависимость между количеством половых гормонов в крови и интенсивностью линьки; на основе этих данных логично предположить, что взаимоисключение послебрачной линьки и размножения основывается на ингибирующем действии половых гормонов на линьку.

Опыты с кастрацией птиц до известной степени подтверждают это предположение, хотя результаты их несколько противоречивы и у многих птиц (домовый воробей, зяблик, золотовенечная зонотрихия) кастрация не влияла на сроки протекания линьки. У домашних голубей кастрированные особи начинали линять несколько раньше, чем сексуально активные. У домашних кур и уток после кастрации процесс линьки становится продолжительнее. При этом пики ее совпадают с таковыми у размножающихся кур, что свидетельствует о сохранении эндогенного ритма. Введение экзогенных половых гормонов подавляет линьку.

Экзогенные андрогены замедляли или останавливали линьку у домашних голубей, кур, канареек, домовых воробьев и некоторых других птиц. Эти опыты убедительно показывают ингибирующее действие половых гормонов на линьку видов, у которых естественные сроки не совмещаются с размножением.

Гипофизэктомия оказывает на линьку влияние, сходное с кастрацией; тот же эффект наблюдается при фармакологическом блокировании секреторной активности гипофиза. Эти данные убеждают, что гонадотропный гормон влияет на линьку не прямо, а путем изменения уровня половых гормонов.

В целом эксперименты скорее доказывают отсутствие прямого влияния половых гормонов на сроки линьки: имеет место лишь подавление уже начавшейся линьки высоким уровнем этих гормонов. Получены данные и о роли других гормонов в регуляции линьки. В частности, показано, что введение пролактина в чистом виде или в комбинации с АКТГ может замедлять или даже полностью ингибировать линьку (куры, голуби, зяблики и др.). Аналогичное действие оказывает экзогенный дезоксикортикостерон. Учитывая, что гипофизарно-адреналовая система активируется как при размножении, так и в

период миграционного состояния, можно предполагать участие этого комплекса в интеграции всех фаз годового цикла, в том числе и линьки.

Непосредственное отношение к регуляции процессов, связанных с линькой, имеет функция щитовидной железы. В прежних работах считалось, что естественная послебрачная линька вызывается прямым действием гормона этой железы - тироксина. По современным данным, этот процесс более сложен. В ряде случаев прямое влияние щитовидной железы на сроки линьки не установлено. У некоторых птиц отмечено повышение активности щитовидной железы перед линькой, у других - во время ее; у ряда видов эти циклы не совпадают. В опытах со скворцами удаление щитовидной железы за 3 месяца до начала нормальной линьки привело к тому, что птицы не линяли совсем; птицы, тиреоэктомированные за 2 месяца до этого срока, начали линьку с опозданием на несколько недель; тиреоэктомия, сделанная за месяц до нормального начала линьки, практически не сказалась на сроках ее начала, но оперированные птицы линяли быстрее. Удаление или фармакологическая блокада щитовидной железы у линяющих птиц обычно не вызывает немедленного прекращения линьки, а чаще лишь ее замедление.

В настоящее время считают, что тироксин необходим для регуляции подготовительных метаболических процессов, предшествующих началу смены оперения. Во время собственно линьки роль тироксина менее значительна; линька может проходить и при низком уровне секреции этого гормона, на основе эндогенной программы. Таким образом, роль щитовидной железы теперь сводят к регуляции тироксином метаболических процессов, составляющих сущность линьки. В этом смысле щитовидная железа сохраняет свою генеральную функцию контроля энергетического обмена. Участие же тироксина в регуляции конкретных сроков линьки определяется влиянием ряда факторов на активность щитовидной железы.

Известно, в частности, что щитовидная железа функционально взаимодействует с комплексом гормонов полового цикла. Активность гонад

повышается при нормальном уровне функционирования щитовидной железы (у птиц с удаленной щитовидной железой регистрировалась инволюция гонад); введение экзогенного тироксина секрецией неактивным птицам вызывало развитие гонад и вторичных половых признаков. С другой стороны, половые гормоны могут ингибировать активность щитовидной железы; у кастрированных птиц отмечалось усиление продукции тиреотропного гормона аденогипофиза (явление, специфическое для птиц). Эти данные достаточно удовлетворительно объясняют приуроченность послебрачной линьки к концу размножения. Предбрачная линька, как уже говорилось, прямо регулируется фотопериодом и осуществляется на фоне высокой активности как щитовидной железы, так и гонад.

В некоторой степени активность щитовидной железы регулируется и длительностью фотопериода. При этом происходят сезонные изменения типа реакции: во второй половине года секреция тироксина, по-видимому, усиливается короткими фотопериодами, а в первой половине года - длинными. Это достаточно для стимуляции частичной линьки или для усиления уже начавшейся послебрачной линьки. Вероятно, в этом состоит один из конкретных механизмов синхронизации окончания послебрачной линьки, о чем говорилось выше.

Щитовидная железа чувствительна к действию температуры среды: снижение ее во все сезоны года усиливает секрецию тироксина. В природных условиях реакция щитовидной железы на температуру также может быть одним из механизмов «подгонки» сроков линьки к погодным условиям и синхронизации ее окончания в пределах популяции.

Контроль линьки под действием факторов среды имеет особое значение для видов, распространенных в экваториальной зоне, где исключается действие фотопериода. В этих условиях линька часто регулируется четкой эндогенной программой и наступает ежегодно в определенные сроки независимо от хода размножения, если оно определяется непериодическими условиями среды. Так, в аридных областях внутренней Австралии сезонная линька многих видов птиц

строго периодична и более продолжительна, чем на побережье (адаптация к меньшему напряжению энергозатрат). В таких условиях линька может совпадать с активизацией гонад, если нерегулярно выпадающие дожди прекращают длительную засуху во время уже начавшейся линьки. У некоторых видов такая ситуация прерывает линьку, но многие продолжают ее. То же отмечено у некоторых обитателей аридных районов Африки и юго-восточной Азии.

В целом линька представляет собой специфическое сезонное состояние, характеризующееся особенностями морфогенеза, метаболизма, гормональной активности и определенным адаптивным значением в общем годовом цикле жизнедеятельности. В основе регуляции линьки лежит четкая эндогенная программа, которая у большинства видов синхронизируется с внешними условиями с помощью фотопериода. Синхронизация происходит один раз в год; в дальнейшем сроки начала и окончания послебрачной линьки отсчитываются автоматически свободным ходом биологических часов. Эта программа дополнительно уточняется после окончания периода размножения действием длины светового дня, а может быть, и температуры.

5.5. Миграции

Миграциями называют закономерные, направленные перемещения животных в пространстве. В отличие от перемещений иного типа миграции характеризуют следующие особенности:

1. Строгая сезонность, вызывающая необходимость формирования механизмов контроля сроков миграций.
2. Множественная перестройка физиологических систем организма в соответствии со специфическими задачами миграции (ориентация в пространстве, усиление энергозатрат и т. п.). Соответственно в миграцию вовлекаются только особи с определенным физиологическим состоянием. Поэтому миграционное состояние можно представить как одно из циклически сменяющихся сезонных физиологических состояний.

3. Массовость. Мигрируют не отдельные особи, а целые популяции. Массовость миграций обусловлена развитием механизмов, синхронизирующих возникновение миграционного состояния у всех особей популяции.

Сезонные миграции известны практически для всех классов позвоночных животных, хотя они выражены далеко не у всех видов. Физиологические основы этого явления достаточно подробно изучены лишь у рыб (нерестовые миграции проходных форм) и у птиц.

Миграции рыб. Годичный цикл рыб в наиболее полном виде включает три типа миграций: нерестовые (миграции в места размножения), нагульные (кормовые) и зимовальные. Не у всех видов эти типы миграций четко выражены: в ряде случаев места нагула и зимовки или размножения и нагула совмещаются, соответственно выпадает одна из форм миграций. По направленности миграции рыб принято делить на анадромные (из моря к берегам и далее вверх по рекам) и катадромные (в обратном направлении).

Все экологические формы миграций имеют адаптивную направленность, отражая приуроченность различных форм деятельности к местам и сезонам с наиболее благоприятными для этого условиями. Помимо внешних условий, в качестве которых часто выступает температура, миграции определяются и внутренним физиологическим состоянием организма. Так, зимовальные миграции стимулируются определенной степенью упитанности и жироотложения. Нерестовая миграция обычно подготавливается определенной степенью зрелости половых продуктов и специфическим состоянием «гормонального фона» организма. Однако это не строго обязательное условие: например, анадромная миграция «озимых» рас лососевых и осетровых рыб проходит при слабом развитии гонад и низком содержании гонадотропинов в гипофизе.

Физиологические особенности миграционного состояния лучше всего изучены именно у проходных рыб на примере анадромных нерестовых миграций. У этих рыб (а также у миног) стимул к нерестовой миграции возникает после длительного (от 1 до 15 - 16 лет) периода морской жизни. Миграционное

поведение может формироваться в различные сезоны и при неодинаковом состоянии репродуктивной системы. Примером могут служить так называемые «яровые» и «озимые» расы. У рыб наиболее общий показатель, стимулирующий миграцию; - высокая жирность; по мере приближения к местам нереста жировые запасы уменьшаются, что отражает высокий уровень затрат энергии на миграцию и созревание половых продуктов. Так, жирность каспийской миноги осенью при входе в Волгу составляет 30-35%, а вблизи нерестилищ падает до 1-2%; у белорыбицы жирность в начале миграции 20-22%, а на местах икрометания в среднем 1.5%. Существуют отличия между озимыми и яровыми расами: у яровых, входящих в реки незадолго до икрометания, жирность не столь велика.

Важная характеристика состояния мигрирующих рыб - функциональная активность гипоталамической нейросекреторной системы и гипофиза. Повышенная активность преоптико-гипофизарного комплекса наблюдается в начале анадромной миграции; календарные сроки этого явления у яровых и озимых различны. Повышенная активность гипоталамо-гипофизарной системы связана как с перестройкой типа осморегуляции, так и с подготовкой репродуктивной системы; у яровых рас во время пресноводной миграции регистрируется высокий уровень продукции гонадотропинов. Одновременно наблюдается усиление тиреотропной функции гипофиза и прогрессивное развитие щитовидной железы при движении вверх по реке. Последнее связано с усиленными затратами энергии. Показано, например, что собственная скорость движения кеты по Амуру достигает 30-50 км/сут (с учетом скорости течения - более 100 км/сут), что соответствует расходу энергии порядка 100-118 тыс. кДж на 1 кг массы в сутки. По прибытии на нерестилища активность щитовидной железы снижается.

Конкретные факторы, стимулирующие начало миграции, могут быть различными. Для яровых рас осетровых и лососевых рыб это повышение температуры воды в реках и начало паводка. Озимые расы начинают анадромную

миграцию при дальнейшем повышении температуры воды (осетровые) или же, напротив, при ее снижении (лососевые).

Следует иметь в виду, что начало миграционного состояния формируется еще в море; стало быть, указанные факторы способны лишь поддержать (или затормозить) уже начавшийся ход миграции. Первичная же стимуляция, связанная с физиологической перестройкой организма и действующая на фоне такой перестройки, зависит от других причин. В качестве таковых основное значение имеют фотопериод и сезонные изменения температуры воды в море.

Внешние стимулы действуют только на «подготовленный» организм. Состояние физиологической готовности к миграции предшествует началу внешней стимуляции, поэтому один и тот же фотопериод (или его сочетание с температурой) действует по-разному: часть рыб на кормовых полях в море продолжает нагул, а другая часть изменяет поведение и начинает миграцию.

Основными связующими звеньями между сезонным ходом внешних факторов и внутренней физиологической перестройкой являются нейросекреторная и эндокринная системы. Повышение активности этих систем под влиянием фотостимуляции (возможно, дополненной другими сигнальными факторами) «настраивает» организм на переход в миграционное состояние. При этом реализуются специфические формы поведения, стимулируется ориентированная миграционная активность, перестраивается система осморегуляции, организм становится чувствительным к влиянию внешних факторов среды (температура, соленость, уровень воды, течение и пр.). Таким образом фотопериодизм и в этом случае выступает как фактор, связывающий циклические сезонные изменения во внешней среде с ритмом физиологических процессов в организме.

Катадромные миграции молоди могут быть разных типов. Лососевые мигрируют к морю активно, что определяется закономерными изменениями обмена, осморегуляции и других процессов, объединяемых понятием «смолтификация». Перечисленные изменения регулируются на уровне

гипоталамо-типофизарной системы и стимулируемых этой системой эндокринных комплексов. Именно определенное физиологическое состояние, а не абсолютный возраст определяет начало миграции.

У осетровых миграция к морю имеет пассивный характер и может происходить при разном состоянии организма молоди. На самых ранних стадиях развития личинок пассивно сносит течением. Позднее может возникнуть более активная реакция с участием нейрогормональных факторов, но в целом нейросекреторная и эндокринная системы у осетровых в полной мере начинают функционировать относительно поздно.

Миграции птиц. Сезонные миграции птиц - одна из форм приспособления к меняющимся в течение года погодным и кормовым условиям. По внешней выраженности миграции могут быть довольно несходными. У ряда видов протяженность миграций невелика, перемещение осуществляется постепенно, без длительных беспосадочных перелетов. Миграции такого рода похожи на обычные осенне-зимние кочевки, отличаясь от них лишь большей ориентированностью перемещений. У близких мигрантов такого типа сроки перелетов фиксированы не жестко; при сохранении благоприятных условий погоды и обилии корма осенний отлет может задерживаться, а в отдельных случаях даже не состояться совсем. Таких птиц иногда называют «погодными мигрантами», подчеркивая этим существенную роль конкретных условий в стимуляции перелетов.

По-иному выражены миграции у видов, которым приходится преодолевать на пути обширные пространства морей, пустынь и другие «экологические барьеры». Для этих видов характерны четкие сроки начала миграции (их относят к категории «инстинктивных мигрантов»), длительные беспосадочные полеты, хорошо выраженная способность к ориентации и навигации и ряд других специфических черт. Именно при изучении этой группы птиц был выявлен сложный комплекс физиологических приспособлений, обеспечивающих миграции и контроль их сроков в соответствии с сезонными условиями (в первую очередь в гнездовой части ареала).

Для перелета необходима определенная физиологическая подготовка организма, предшествующая началу собственно миграции. Комплекс физиологических перестроек, характеризующих этот процесс определяется как миграционное состояние, занимающее строго определенное место в общем цикле сезонных изменений жизнедеятельности организма. Весеннее миграционное состояние развивается после предбрачной линьки (у видов, имеющих таковую), частично совпадая с началом развития гонад. Осеннее миграционное состояние формируется сразу по окончании линьки (у некоторых видов - прерывая ее).

Характерные проявления миграционного состояния заключаются в возникновении гиперфагии, увеличении массы тела в связи с интенсивным жироотложением, повышении локомоторной активности, ориентации движения в направлении перелета (в неволе отмечается ориентированное «миграционное беспокойство»), специфическом распределении суточных ритмов, при котором пищевое поведение и локомоторная активность разобщены во времени.

Метаболизм птиц в этот период характеризуется угнетением углеводного обмена и усилением жирового. При этом жировой и углеводный обмены оказываются в антагонистических взаимоотношениях, в силу которых снижение сахара в крови во время кормежки стимулирует гиперфагию, несмотря на увеличение жировых отложений. Накопление жира - функция, очень важная для миграции. Хотя общий расход энергии на миграцию сопоставим с энергозатратами на терморегуляцию у зимующих птиц, длительные беспосадочные перелеты невозможны без энергетических резервов. Гиперфагия и жировой тип обмена сохраняются и во время перелета; большинство видов на миграции временами останавливаются для кормления и восстановления жировые запасов.

Формирование и поддержание миграционного состояния контролируется довольно сложным путем. Показано, что в предмиграционный и миграционный периоды активизируется гипоталамо-гипофизарная система (в гипоталамусе весной - главным образом супраоптическое ядро, осенью - паравентрикулярное).

При этом у зябликов активность гипоталамо-гипофизарной системы осенью выше в предмиграционный период, чем во время самой миграции. Таким образом, активация нейросекреторной функции выступает как один из пусковых механизмов миграции. Гипоталамические нейросекреты стимулируют выработку пролактина и трофных гормонов гипофиза, под влиянием которых и развивается комплекс процессов, характеризующих миграционное состояние. В частности, существенно значение имеет пролактин, который стимулирует гиперфагию, возбуждает гипотетический нервный центр миграционного полета и контролирует ритмы локомоторной и пищевой активности. Кроме того, пролактин имеет прямое отношение к регуляции жироотложения. Искусственное введение пролактина дает разные результаты: инъекции, сделанные в середине дня, вызывают увеличение массы тела, а такие же инъекции в конце дня - подавление жироотложения и снижение массы тела. Таким образом, чувствительность к этому гормону обнаруживает суточную цикличность. Секреция гонадотропинов и кортикостероидов также обладает эндогенным суточным ритмом; полагают, что именно синергизм с гонадотропными гормонами обусловливает участие пролактина в регуляции жироотложения. Некоторую роль в этом играют и кортикостероиды.

Многообразные изменения метаболизма, будучи взаимосвязанными, также регулируют миграционное состояние. Особенно велика в этом роль жировых резервов. Во время миграции практически все специфические физиологические процессы находятся под контролем жировых депо. Экспериментально было показано, что птицы в состоянии активно регулировать свою массу. При этом у оседлых видов (домовый воробей) контролируется поддержание чистой массы, а у мигрирующих (зяблик) - полетная масса, зависящая от величины жировых резервов. В зависимости от жирности изменяется ритм пищевой и миграционной активности. Искусственное введение жира в депо тощих птиц стимулирует у них миграционную активность и соответствующее изменение обмена. Уровень жировых запасов регулирует также суточные ритмы продукции гормонов, сахара

и жирных кислот в крови. Показано, что метаболическая регуляция в комплексе с эндокринной тонко контролирует все процессы, связанные с миграцией.

Регуляция миграций во времени осуществляется на основе цирканных ритмов, синхронизируемых с ходом астрономического времени с помощью фотопериодического контроля. Эндогенная программа сезонных физиологических перестроек особенно отчетливо проявляется у птиц, зимующих в экваториальной зоне с характерным для нее постоянством фотопериода. В экспериментах с садовыми славками, содержащимися на постоянном световом режиме (10С:14Т) с ограничением в диете, закрывающим возможность отложения жира, подопытные птицы начали проявлять миграционное беспокойство одновременно с контрольными, которых держали на полноценной диете, позволившей к началу миграционного периода накопить жировые запасы. Переведенные на полноценное питание, подопытные славки быстро достигли жирности, контрольных и в дальнейшем поддерживали одинаковый с ними уровень жировых запасов. Эти опыты показали, что у славок предмиграционное жироотложение и развитие миграционного поведения контролируются независимыми эндогенными программами.

Характер фотопериодической регуляции цирканных ритмов миграционного состояния несколько отличается у разных экологических групп птиц. У мигрантов умеренных широт весь комплекс весеннего миграционного состояния можно вызвать экспериментально путем содержания птиц в условиях увеличенного фотопериода. В природных условиях такой тип контроля начинается на зимовках и заканчивается с прибытием на места гнездования. Окончание миграции может контролироваться уже комплексом конкретных факторов среды. Через некоторое время наступает фаза фоторефрактерности, и осеннее миграционное состояние формируется на основе автоматического отсчета времени от окончания унифакториальной фазы фотопериодического контроля. Таким образом, значение фотопериодической регуляции миграций двоякое: весенние фотопериоды

синхронизируют сроки весенней миграции с астрономическим календарем и одновременно дают точку отсчета времени для начала осенней миграции.

У трансэкваториальных мигрантов весенняя фотопериодическая регуляция затруднена или невозможна. И, тем не менее, эндогенный ритм, включающий миграции, таков, что сроки их оказываются экологически оправданными. Так, у желтых трясогузок, зимующих в экваториальной Африке, весенняя линька и миграционное накопление жира начинаются раньше у наиболее южных и позднее - у наиболее северных популяций. Показано, что у трансэкваториальных мигрантов фотопериодическая синхронизация годового цикла осуществляется в летнее время на местах гнездования. Здесь фотопериод непосредственно контролирует окончание весенней миграции и программирует отсчет сроков осенней и начала весенней миграции.

Механизм фотопериодического контроля, видимо, тот же, что и при регуляции размножения, и заключается в установлении необходимого соотношения изменяющегося фотопериода и циркадных ритмов гипоталамо-гипофизарной системы. Не исключено, что в гипоталамусе имеет место тонкая дифференцировка участков, по-разному реагирующих на фотопериодическую стимуляцию. При экспериментальном разрушении различных участков гипоталамуса в зависимости от места повреждения реакция на стимуляцию длинными фотопериодами выражалась либо в жироотложении без развития гонад, либо в росте гонад без депонирования жира.

Таким образом, в основе сезонной цикличности миграций лежат циркадные ритмы, синхронизируемые с циклом внешних условий один раз в году при всдущем значении фотопериода, действие которого реализуется через гипоталамо-гипофизарную систему.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Основные исторические этапы формирования этологии.
2. Охарактеризуйте основные методы изучения поведения животных.
3. История формирования этологии как самостоятельной научной дисциплины. Роль ученых 19 века (Кювье, Дарвин, Сеченов, др.).
4. Роль Конрада Лоренца – основоположника классической этологии.
5. Работы немецкого естествоиспытателя Карла фон Фриша в области этологии беспозвоночных и низших позвоночных.
6. Разработки отечественных ученых первой половины 20 века: Н.Н. Лодыгиной-Котс, А.Н. Леонтьева, А.Н. Северцова, Л.В. Крушинского, К.Э. Фабри и др.
7. Экспериментальный метод изучения поведения животных методом «проб и ошибок».
8. Системный подход к анализу сложного поведения (теория рефлексов И.П. Павлова, унитарные реакции Л.В. Крушинского, теория функциональных систем П.К. Анохина).
9. Классификация условных рефлексов.
10. Общие представления о высшей нервной деятельности.
11. Импринтинг и его роль в формировании разных форм поведения.
12. Условный рефлекс и механизм его образования.
13. Области применения зоопсихологических знаний
14. Простейшие виды регуляции в поведении животных (таксисы и тропизмы).
15. Роль гормонов в развитии инстинктивного поведения.
16. Классический условный рефлекс
17. Общая характеристика сенсорных систем животных.
18. Место и роль сенсорных систем в организации поведенческого акта.
19. Особенности зрительной сенсорной системы у наземных животных
20. Роль зрительной системы в организации поведения животных.

21. Строение глаза.
22. Общая схема слухового анализатора. Периферические и центральные составляющие анализатора.
23. Химическая рецепция: ольфакторная, вкусовая и общехимическая.
24. Перечислите основные анализаторы позвоночных животных.
25. Какие анализаторы относятся к контактным, а какие к дистантным?

Что означают эти понятия?

26. Каковы основные функции хемокоммуникации?
27. Охарактеризуйте феромоны животных
28. Какую роль в жизни животных играет индивидуальный запах?
29. Что такое танцы пчел и какая информация передается с их помощью?
30. Тактильная коммуникация и ее роль в общении животных.
31. Феромоны и их роль в поведении животных.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

АБСТРАГИРОВАНИЕ - мыслительная операция, основанная на выделении существенных свойств и связей предмета и отвлечении от других, несущественных.

АБСТРАКТНОЕ МЫШЛЕНИЕ - мышление, оперирующее сложными отвлеченными понятиями и умозаключениями, позволяющее мысленно вычленить и превратить в самостоятельный объект рассмотрения отдельные стороны, свойства или состояния предмета, явления. Такое вычлененное и самостоятельное свойство является абстракцией обобщения и образования понятий. Выделение содержательных, обладающих относительной самостоятельностью, абстракцией соответствует теоретическому мышлению, способному к созданию рационалистических схем, тогда как формальные абстракции вычленяют свойства предмета, не существующие сами по себе и независимо от него, соответствуют эмпирическому уровню.

АВТОМАТИЗАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ - один из способов формирования ответной реакции животного, характерный для последнего этапа обучения. По мере овладения навыком регуляция отдельных движений переходит на неосознаваемый уровень, где ведущую роль начинают играть восприятие и ощущения, особенно кинестетические ощущения. Основой А. д. является формирование динамических стереотипов.

АГОНИСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ - сложный комплекс поведенческих реакций, который образуют нападение, угроза, подчинение и бегство.

АГРЕГАЦИЯ - скопления животных, которые формируются под действием какого-либо физического фактора среды, например, пищи, воды или определенной температуры. Примером агрегаций могут служить стайки головастиков на прогретых солнцем мелководьях или скопления животных разных видов у водоемов во время засухи.

АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ - поведение, направленное против представителей того же или др. видов животных. Различают истинную и

мнимую борьбу животных. Истинная борьба возникает между хищником и жертвой. Преобладающая форма проявления внутривидового А. п. ж., в частности самцов-соперников, - мнимая (или ритуализованная) борьба. Нападению предшествуют специфические предупреждающие сигнальные движения или звуки, сменяемые запугиванием. Эти движения строго соответствуют виду животных и выполняются в определенной, генетически фиксированной последовательности. А. п. ж. имеет большое биологическое значение: оно способствует рассредоточению животных в районе обитания, а у стадноживущих животных - установлению отношений в стаде. Велика роль А. п. ж. в половом отборе, его элементы встречаются и в брачном поведении.

АГРЕССИЯ - (от лат. *aggredi* - нападать), индивидуальное или коллективное поведение, действие, направленное на нанесение физического или психологического вреда, ущерба либо на уничтожение другого животного или группы.

АДАПТАЦИОННЫЙ СИНДРОМ - совокупность адаптационных реакций организма человека и животных, носящих общий защитный характер и возникающих в ответ на значительные по силе и продолжительности неблагоприятные воздействия - стрессоры. Функциональное состояние, развивающееся под действием стрессоров, называется стрессом. Понятие А. с. было предложено в 1936 г. канадским физиологом Г. Селье. Основными симптомами А. с. являются увеличение коры надпочечников, уменьшение вилочковой железы, селезенки и лимфатических узлов, нарушение обмена веществ с преобладанием процессов распада. В развитии А. с. обычно выделяют три стадии. Первая - «стадия тревоги» - продолжается от нескольких часов до двух суток и включает две фазы - шока и противошока, на последней из которых происходит мобилизация защитных реакций организма. Во время второй стадии А. с. - стадии сопротивляемости - устойчивость организма к различным воздействиям повышенна. Эта стадия либо приводит к стабилизации состояния и

выздоровлению, либо сменяется последней стадией А. с.- стадией истощения, которая может окончиться гибелью организма (см. Адаптация).

АКТИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ - агрессия, направленная на особей своего или других видов. Например, у собак она заключается в облавлении раздражителя, вызывающего агрессию, нападении на него с укусами различной силы. Степеней проявления активно-оборонительной реакции может быть достаточно много.

АНИМИЗМ - первое философское учение, основанное на вере во всеобщую одухотворенность мира.

БЕЗУСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНЫЙ - см. Безусловный рефлекс.

БЕЗУСЛОВНЫЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ - раздражитель, вызывающий у животного безусловно-рефлекторную реакцию, например, слюноотделение при виде пищи.

БЕЗУСЛОВНЫЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ - раздражитель, вызывающий безусловный рефлекс. Кроме этого основного действия, обусловленного распространением возбуждения по специальному нервному пути - дуге рефлекса, Б. р., входящие в состав сложных рефлексов (пищевого, полового, оборонительного), вызывают также широкие генерализованные изменения возбудимости и функционального состояния либо всей коры мозга, либо многих ее отделов. Эти изменения обусловлены тем, что Б. р. помимо специфического пути возбуждают также неспецифические восходящие структуры мозга.

БЕЗУСЛОВНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ - вид коркового торможения, которое не требует для своего возникновения никакой специальной предварительной выработки. Б. т. основано на врожденных механизмах и отличается большим постоянством и регулярностью возникновения под влиянием вызывающих его внешних причин. Различают два вида Б. т. - запредельное и индукционное.

Запредельное торможение возникает в нервных клетках коры под действием очень сильных раздражителей. Основная его функция - препятствовать

разрушению клеток под влиянием чрезвычайных по силе возбуждений. Поэтому запредельное торможение называется также охранительным.

Индукционное торможение развивается в одних участках коры под влиянием возбуждения других. Поскольку оно возникает при взаимодействии нервных центров, когда активность одних подавляет активность других, то применительно к условным рефлексам оно было названо И. П. Павловым внешним торможением.

БЕЗУСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНАЯ РЕАКЦИЯ - см. Безусловный рефлекс. Наблюдать единичный простой безусловный рефлекс возможно только в лабораторных условиях, нанося точечное раздражение на одно единственное нервное окончание и наблюдая ответ одной рефлекторной дуги. В естественных условиях, даже в случае простого укола пальца булавкой всегда бывает задействовано несколько чувствительных нейронов и в отдергивании руки принимает участие целый пучок двигательных нейронов, иннервирующих соответствующие мышцы. Поэтому в процессе изучения поведения животных более корректным вместо термина "безусловный рефлекс" является употребление термина "безусловно - рефлекторная реакция". В проявлении сложной безусловно-рефлекторной реакции участвует целый ряд простых безусловно-рефлекторных актов. Так, например, пищевая реакция новорожденного щенка осуществляется при участии целого ряда более простых актов - сосания, глотательных движений, рефлекторной деятельности слюнных желез и желез желудка. При этом поскольку предыдущий безусловно-рефлекторный акт является стимулом для проявления последующего, говорят о цепном характере безусловных рефлексов.

БЕЗУСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС (термин принадлежит И. П. Павлову) - рефлекс, осуществляемый на основе постоянной, генетически обусловленной нервной связи между воспринимающими элементами нервной системы и исполнительными органами. Б. р.- врожденная реакция, всегда осуществляющаяся при действии на организм определенных раздражителей. Т. к. в основе Б. р. лежат врожденные, генетически фиксированные нервные связи, то они

относительно немногочисленны и одинаковы у всех индивидуумов того или иного вида. У человека и высших животных центры Б. р. расположены в спинном мозге, в нижних отделах и в подкорковых образованиях головного мозга; большинство Б. р. имеют также представительство в коре больших полушарий. Имеются простые Б. р., обеспечивающие нормальную работу отдельных органов и систем (сужение зрачков под действием света, кашель при попадании в гортань инородного тела и т. п.), и более сложные Б. р. поведенческого характера, зависящие от внутренних состояний организма (рефлексы межвидовых отношений, продолжения вида и т. д.). Общепринятой удовлетворительной классификации и систематизации Б. р. пока еще не создано. Б. р. составляют необходимую основу выработки всех условных рефлексов (см. Высшая нервная деятельность).

БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ (от лат. *bini* - два и *oculus* - глаз) - зрение двумя глазами; в совершенном виде - это зрение при двух открытых глазах, характеризующееся устойчивой фузией, т.е. слиянием воедино изображений одного и того же предмета, проецируемых на сетчатки обоих глаз, и истинным стереоскопическим восприятием рельефа предмета. Б.з. филогенетически относительно молодая функция зрения; сформировалась она лишь на том уровне развития восприятия, когда оба глаза оказались расположенными на фронтальной плоскости головы и основная часть поля зрения в результате стала общей для них. Одиночно воспринимаются также все объекты, проецирующиеся на сетчатки обоих глаз одинаково по отношению к центральным ямкам; эти точки также называются корреспондирующими. Геометрическое место всех точек пространства, проецирующихся на корреспондирующие точки сетчатки, называется гороптером. Если изображение предмета в обоих глазах падает на несоответствующие (диспарантные) места сетчаток, то это приводит, в зависимости от степени диспаранности (бинокулярного паралакса), к стереоэффекту или диплопии (двоению изображений). Последняя может обнаруживаться, напр. при параличе одной из наружных мышц глаза.

ВАРИАБЕЛЬНЫЙ - способный иметь, образовывать варианты.

ВАРИАТИВНОСТЬ - изменчивость. См. Динамические характеристики психических процессов

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА - (от лат. *vegeto* - возбуждаю, оживляю), часть нервной системы высших животных, осуществляющая управление т.н. вегетативными (растительными) функциями организма, связанными с жизнеобеспечивающей деятельностью внутренних органов: пищеварением, кровообращением, дыханием, обменом веществ и энергии, выделением. В.н.с. контролирует моторную и секреторную деятельность внутренних органов путем иннервации гладкой мускулатуры стенок этих органов и железистых клеток, вырабатывающих и выделяющих свой секрет в просвет органов либо в кровоток (железы внутренней секреции).

По морфофункциональному признаку периферические отделы В.н.с. принято делить на две части: симпатическую н.с. и парасимпатическую н.с. Симпатическая н. с. представлена в основном в грудном отделе спинного мозга в виде групп нервных клеток, образующих т.н. боковой рог серого вещества. Постгангилонарные волокна симпатической н.с. передают возбуждение на иннервируемый орган в основном с помощью медиатора норадреналина, т.е. являются адренергическими. Парасимпатическая н. с. представлена в стволовом отделе головного мозга (в составе ядер глазодвигательного, блуждающего и языковоглоточного нервов) и в крестцовом отделе спинного мозга. Ее постгангилонарные волокна осуществляют свое действие с помощью медиатора ацетилхолина (холинергические волокна). Во многих органах и системах организма эффект возбуждения симпатической н. с. противоположен эффекту возбуждения парасимпатической н.с. (соответственно - учащение и урежение сокращений сердца, повышение и снижение кровяного давления вследствие воздействия на мышцы сосудов, торможение моторики и секреции пищеварительного тракта и их усиление и т.п.), что дало основание говорить об

известном функциональном антагонизме этих отделов В.н.с., направленном на обеспечение оптимального режима работы внутренних органов.

Периферические отделы В.н.с. находятся под контролем со стороны более высоко расположенных отделов Ц.Н.С. Высшая же интеграция вегетативных функций осуществляется на уровне гипоталамуса. В основном через гипоталамус осуществляют влияние на вегетативные процессы в организме др. высшие отделы Ц.Н.С.: новая и дрえвняя кора, подкорковые ядра, ретикулярная формация мозгового ствола.

Функциональная активность В.н.с. связана главным образом с тремя категориями процессов в организме: поддержанием постоянства внутренних условий деятельности организма; вегетативным обеспечением функций разных систем, в том числе ведающих и поведенческой активностью; организацией защитных реакций на вредоносное воздействие.

ВЕРБАЛЬНОЕ МЫШЛЕНИЕ - см. Вербальный.

ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ - (от лат. *vestibulum* - преддверие), орган чувств у позвоночных животных и человека, воспринимающий изменения положения головы и тела в пространстве, а также направление движения. Расположен в полукружных каналах и мешочках внутреннего уха.

ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА - одна из важнейших систем восприятия и анализа пространственной информации. Развилась, дополнившись аппаратом полукружных каналов, из системы распознавания направления силы гравитации, имеющейся у большинства беспозвоночных, в систему, информирующую о положении головы и тела и направлении движения тела у позвоночных и человека.

ВЕСТИБУЛОРЕЦЕПТОРЫ - рецепторы, сигнализирующие о положении тела животного в пространстве.

ВЕЩЕСТВО ИСПУГА - специфическое вещество, выделяющееся в воду в случае повреждения поверхности тела рыбы или ее испуга и вызывающее аналогичную реакцию у других представителей того же вида. Реакция на

вещества, выделяемые раненой (или убитой) хищником рыбой, представляет собой несомненную адаптацию на популяционном уровне, когда полезный для популяции эффект избегания хищника достигается ценой гибели одной или нескольких особей.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АНАЛИЗАТОРОВ - влияние функционирования одного анализатора на состояние др. анатомо-физиологической основой В. а. являются близость нервных путей и межцентральные связи анализаторов, а также существование т. н. поливалентных нейронов, на которые конвергируют нервные импульсы от разных анализаторов.

ВИБРИССЫ - (лат. vibrissae), длинные жесткие чувствительные (осзательные) волосы у млекопитающих. Обычно расположены пучками около глаз, на верхних и нижних челюстях (например, усы у кошачьих), иногда на других частях тела (на лапах у многих сумчатых).

ВИВАРИЙ - (лат. vivarium - от vivus - живой), помещение для содержания (иногда и разведения) преимущественно лабораторных животных.

ВИД - совокупность генетически сходных особей, которые способны скрещиваться между собой и давать при этом плодовитое потомство.

ВИДОВАЯ ДИСТАНЦИЯ - расстояние, на котором животное способно отличить представителя своего вида от других.

ВИЗУАЛЬНАЯ КОММУНИКАЦИЯ - зрительная коммуникация.

ВИСТЕРОРЕЦЕПТОРЫ - рецепторы, внутренних органов, воспринимающие раздражения во внутренних органах.

ВКУС - ощущение, возникающее при действии пищевых и непищевых веществ на рецепторы вкусового анализатора. Вкусовые ощущения подразделяются на горькие, кислые, сладкие и соленые. Все другие виды В.-комбинации называемых ощущений. Ощущение В. вызывают вещества, растворимые в воде и способные хорошо стимулировать деятельность вкусовых рецепторов.

Для объяснения механизма возникновения В. существуют две гипотезы: аналитическая и энзиматическая. Согласно первой вкусовой стимул взаимодействует с белковоподобным веществом вкусового рецептора и образует тонизированный продукт, концентрация которого определяет величину нервной энергии. Согласно второй гипотезе рецепторы возбуждаются вследствие взаимодействия вкусового стимула с ферментами вблизи нервных окончаний; происходящие при этом ионные сдвиги вызывают генерацию импульсов. Аналитическая гипотеза все больше подтверждается. Из вкусовых сосочков выделены рецепторные чувствительные фракции белковых макромолекул, образующих комплекс со сладкими и горькими веществами. Прочность образования комплекса зависит от концентрации вкусового вещества, порога чувствительности к нему и степени его «горькости» или «сладости». В. вещества меняется при добавлении др. веществ. Смешанные растворы, состоящие из различных концентраций входящих в него компонентов и имеющие одинаковый В., называются изогедонными. При последовательном апробировании ряда веществ возникает вкусовой контраст: после соленого пресная вода кажется сладкой.

ВКУСОВЫЕ ЛУКОВИЦЫ - рецепторы воспринимающие вкус, расположенные в ротовой полости и непосредственно в толще языка. Главной частью органа вкуса являются так называемые вкусовые луковицы (вкусовые почки), которые находятся во вкусовых сосочках языка, а также в мягком небе и глотке. Вкусовые луковицы состоят из специальных клеток, около которых оканчиваются вкусовые (чувствительные) нервные волокна. Специальные железы, расположенные между вкусовыми сосочками, выделяют жидкость, промывающую вкусовые луковицы.

ВЛЕЧЕНИЕ - инстинктивное желание, которое побуждает особь действовать так, чтобы это желание удовлетворить.

ВНУТРЕННЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ (условнорефлекторное) - торможение, которое устраняет ранее выработанные реакции или их отдельные компоненты,

когда они теряют свой приспособительный характер и перестают отвечать изменившимся условиям среды. Основное условие развития В.т.- неподкрепление условных раздражителей или их отдельных компонентов (см. Условный рефлекс, Условный раздражитель, Подкрепление). Различают несколько видов В.т.: угасательное, которое вырабатывается при однократном или многократном неподкреплении условного раздражителя; дифференцировочное - при неподкреплении одного из раздражителей при продолжающемся подкреплении др. условное (в узком смысле) - возникает, когда ранее выработанный и продолжавший подкрепляться условный сигнал перестает получать подкрепление в сочетании с каким-либо новым агентом (называется также условным тормозом). Если подкрепление отодвигается во времени от действия сигнализирующего раздражителя, то развивается запаздывающее торможение, занимающее период между началом действия условного сигнала и отсроченным подкреплением. Нейрофизиологические теории возникновения В.т. можно объединить в две основные группы: 1) процедура неподкрепления ведет к возбуждению определенных мозговых структур, которые уже вторично - по принципу индукции - начинают тормозить центральные элементы угасаемого условного рефлекса (см. Функциональная система); 2) процесс В.т. исходно возникает в элементах самой угашаемой (или дифференцируемой) условной связи и представляет собой частный случай тормозной нейтрализации любого раздражителя, безразличного для организма.

ВНУТРИВИДОВАЯ АГРЕССИЯ - агрессия, проявляемая по отношению к представителям своего вида.

ВНУТРИПОЛОВОЙ ОТБОР - конкуренция между самцами за право обладания самкой.

ВНУТРИУТРОБНЫЙ ПЕРИОД - см. Эмбриональный период.

ВОЗБУЖДЕНИЕ - 1) психическое состояние, характеризующееся усилением и ускорением различных проявлений психической деятельности - мышления, моторики. Возбуждение может возникнуть как эмоциональная

реакция на к.-л. событие и т.п. Как правило, в этих случаях оно быстро проходит. Но В. может также быть следствием заболевания, нарушения психического здоровья животного. Поэтому животное, часто испытывающий В., нуждается в психологической и медицинской помощи; 2) свойство живых организмов, активный ответ возбудимой ткани на раздражение. Для нервной системы В. - основная функция. Клетки, образующие нервную систему, обладают свойством проведения В. из того участка, где оно возникло, в другие участки и на соседние клетки; 3) в биологии - реакция живых клеток на воздействие различных факторов внешней и внутренней среды. При возбуждении живая система переходит из состояния относительного физиологического покоя к деятельности. В основе возбуждения лежат сложные физико-химические процессы. Наиболее полно возбуждение изучено в нервных и мышечных клетках, где оно сопровождается возникновением распространяющегося биоэлектрического потенциала - нервного импульса. Способность клеток к возбуждению называется возбудимостью. Ср. Торможение.

ВРОЖДЕННЫЙ РАЗРЕШАЮЩИЙ МЕХАНИЗМ - см. Структура поведенческого акта.

ВРОЖДЕННЫЕ ПРИЗНАКИ - те, которыми индивидуум обладает при рождении и которые могут наследоваться или формироваться во время пренатальной жизни.

ВЫБОР ПО ОБРАЗЦУ - метод изучения когнитивных способностей, основанный на выработке дифференцировочных условных рефлексов. Впервые предложен Н.Н. Ладыгиной-Котс.

ВЫБОРКА - группа испытуемых животных, представляющих определенную популяцию и отобранных для эксперимента или исследования.

ВЫВОДКОВЫЕ ПТИЦЫ - птицы, птенцы которых вылупляются из яиц зрячими, способными к самостоятельному передвижению и питанию, например: куры, утки, гуси.

ВЫРАЗИТЕЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ - проявление переживаний животных, его стремлений, оценок, отношения к явлениям жизни и т. п. в мимике), пантомимике (движении тела, осанке, походке, жестах), голосовой мимике. В. д. сопровождаются изменениями в работе внутренних органов, кровеносных сосудов, желез внутренней секреции. В. д. присущи и высшим животным - выражение ярости, страха, привязанности к детенышу и т. д.

Ч. Дарвин считал, что В. д.-rudimentы (остатки) инстинктивных движений, возникших в деятельности живого существа в связи с борьбой, нападением, защитой потомства и т. п. Однако биологическая концепция в теории Ч. Дарвина не объясняет всего богатства В. д. людей, поскольку они в процессе исторического развития человечества претерпели значительную эволюцию: увеличилось разнообразие оттенков и способов использования их людьми.

В процессе развития общения между людьми В. д. все более дифференцируются и приобретают свойство своеобразного «языка» для передачи оттенков чувств, оценок, желаний и устремлений, отношения к событиям жизни.

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - деятельность высших отделов центральной нервной системы (коры больших полушарий и подкорковых центров), обеспечивающая наиболее совершенное приспособление животных и человека к окружающей среде. В основе высшей нервной деятельности лежат условные рефлексы и сложные безусловные рефлексы (инстинкты, эмоции и др.). Для высшей нервной деятельности человека характерно наличие не только 1-й сигнальной системы, свойственной и животным, но и 2-й сигнальной системы, связанной с речью и свойственной только человеку. Учение о высшей нервной деятельности создано И. П. Павловым.

ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ - раздел генетики, изучающий закономерности наследственной детерминации структурных и функциональных особенностей нервной системы.

Применение генетических методов позволяет понять характер наследственной передачи поведенческих особенностей, способствует раскрытию

развертывающейся в онтогенезе цепи процессов, ведущих от генов к признакам, позволяет вычленить влияние среды на формирование поведения в пределах потенциальных возможностей, заданных генотипом.

С помощью генетико-селекционного метода свойства нервной системы и особенности поведения могут быть направленно изменены. Наследование различий по признакам поведения носит, как правило, сложный полигенный характер.

Экспериментальные материалы показывают, что видовой стереотип поведения животных имеет весьма жесткую наследственную обусловленность. Малая изменчивость врожденных, инстинктивных актов особенно характерна для животных, стоящих на более низких ступенях эволюционной лестницы - насекомых, рыб, птиц. И вместе с тем даже у насекомых поведение может быть модифицировано за счет выработки временных связей. Вместе с тем поведение не есть простой результат эволюционных изменений; оно само выполняет активную роль в эволюции, поскольку через поведенческие адаптации проявляется действие отбора в популяции животных и обеспечивается регулирование ее структуры и численности. В этой связи следует упомянуть о передаче наследственной информации от родителей к потомкам на основе непосредственных контактов, за счет выработки подражательных условных рефлексов и иных способов восприятия и преобразования информации. Такой механизм преемственности между поколениями получил название сигнальной наследственности.

ГЕНЕРАЛИЗАЦИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ - под воздействием условного сигнала в коре головного мозга формируется очаг возбуждения. Из этого очага возбуждение иррадиирует по коре головного мозга. Внешнее проявление иррадиации возбуждения называется процессом генерализации, который заключается в возможности появления условно-рефлекторной реакции не только на данный стимул, но и на близкие к нему по параметрам раздражители (например, не только на звуковой тон определенной высоты, который

использовался при обучении, но и на другие звуки близких диапазонов). Свойством генерализации обладает и тормозной процесс.

ГЕНОТИП - совокупность всех генов живого организма.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ - обособление определенной популяции от других популяций того же вида трудно преодолимым географическим барьером.

ГЕРМАФРОДИТИЗМ - наличие органов женского и мужского пола у одной и той же особи.

ГИПОТАЛАМУС - отдел промежуточного мозга (под таламусом), в котором расположены центры вегетативной нервной системы; тесно связан с гипофизом. Нервные клетки гипоталамуса вырабатывают нейрогормоны вазопрессин и окситоцин (выделяемые гипофизом), а также рилизинг-гормоны, стимулирующие или угнетающие секрецию гормонов гипофизом. Гипоталамус регулирует обмен веществ, деятельность сердечно-сосудистой, пищеварительной, выделительной систем и желез внутренней секреции, механизмы сна, бодрствования, эмоций. Осуществляет связь нервной и эндокринной систем.

ГОДОВЫЕ РИТМЫ – биологические ритмы с периодичностью, близкой к одному году.

ГОН - одна из форм брачного поведения млекопитающих, проявляется сезонно, во время брачного периода.

ГОНАДОТРОПНЫЙ ГОРМОН - один из гормонов, синтезируемых и секретируемых гипофизом; влияет на яички или яичники (гонады), способствуя образованию половых гормонов и соответственно сперматозоидов или яйцеклеток в организме человека. Их образование контролируется гонадотропин-освобождающим гормоном гипоталамуса. Основными гонадотропинами являются

ГОРМОНЫ - (от греч. *hormao* - возбуждаю, привожу в движение), биологически активные вещества, вырабатываемые в организме специализированными клетками или органами (железами внутренней секреции) и оказывающие целенаправленное влияние на деятельность других органов и

тканей. Каждый из гормонов влияет на организм в сложном взаимодействии с другими гормонами; в целом гормональная система совместно с нервной системой обеспечивает деятельность организма как единого целого.

ДЕМОНСТРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ - одна из форм общения животных, при которой взаимно или односторонне демонстрируются определенные внешние признаки (отдельные органы или участки тела, цветные узоры, структурные образования), максимально увеличивается объем тела и т. д. Эта демонстрация осуществляется с помощью специфических поз и движений, которые в разной степени ритуализированы и поэтому не обязательно носят характер строго фиксированных церемоний, но всегда выполняются подчеркнуто, нередко с «преувеличенной» интенсивностью. Д. п. ж, встречается чаще всего при запугивании и ухаживании и служит средством информирования о внутреннем состоянии животного.

ДЕНДРИТ - (от греч. Dendron - дерево), короткий ветвящийся цитоплазматический отросток нейрона, проводящий нервные импульсы к телу нейрона (перикариону).

ДЕПРИВАЦИОННЫЙ МЕТОД - экспериментальное выращивание детенышей в условиях депривации.

ДЕПРИВАЦИЯ - сенсорная недостаточность, которая может привести к потере ориентации, разнообразным поведенческим и эмоциональным нарушениям.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ - (от лат. determinatio - ограничение, определение), (эмбриологическое) возникновение качественного своеобразия частей развивающегося организма (на стадиях до появления морфологически различимых закладок тканей и органов, напр. бластулы), в известной мере определяющего (детерминирующего) дальнейшее развитие частей зародыша.

ДИАПАЗОН РАСПРЕДЕЛЕНИЯ – (размах вариаций) – разность между самым большим и самым малым значением в данном распределении.

ДИАПАУЗА - (от греч. diapausis - перерыв, остановка), период временного физиологического покоя в развитии и размножении животных.

ДИВЕРГЕНЦИЯ - (от средневекового лат. divergo - отклоняюсь), в биологии - расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции. Результат обитания в разных условиях и неодинаково направленного естественного отбора. Понятие дивергенции введено Ч. Дарвином для объяснения многообразия сортов культурных растений, пород домашних животных и биологических видов. Ср. Конвергенция.

ДОМЕСТИКАЦИЯ - (от лат. domesticus - домашний), одомашнивание - приручение диких животных и превращение их в домашних, специально разводимых человеком. Большинство домашних животных (собака, овца, крупный рогатый скот и др.) было одомашнено в период между палеолитом и неолитом и в начале неолита (10-5 тыс. лет назад). Продолжается доместикация новых видов (антилопа, лось, норка и др.).

ДОМИНИРОВАНИЕ СОЦИАЛЬНОЕ - превосходство одних особей над другими. См Иерархия.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР - дарвиновская концепция, согласно которой особи, наименее приспособленные для выживания в данных условиях, устраняются, уступая место более сильным и способным более успешно передавать свои признаки потомству.

ЗАПАЗДЫВАЮЩИЙ УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС - см. Условные рефлексы.

ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ - (у животных) - специфическая форма научения животных, при которой в их памяти фиксируются отличительные признаки объектов, вызывающие некоторые врожденные поведенческие акты (см. Инстинкты животных). Такими объектами в естественных условиях являются прежде всего носители типичных признаков вида: родительские особи, детеныш одного помета, половые партнеры, а также пищевые объекты, постоянные враги и т. п. (см. Импринтинг). Наиболее изученная (и заметная) форма З.- «реакция следования» зрело-рождающихся птенцов или детенышей млекопитающих за родителями и

друг за другом. Эта реакция обеспечивает сплоченность семьи, возможность охраны и ухода за потомством и формирование механизмов внутригруппового поведения. З. происходит преимущественно на разных этапах онтогенеза и возможно лишь в течение определенного, обычно весьма ограниченного периода времени, называемого сенсибильным (или критическим). Процесс З. совершается чрезвычайно быстро (часто при первой же встрече с объектом З.), без пищевого или иного дополнительного подкрепления. Как правило, результат З. не поддается в дальнейшем изменению (необратимость З.). Фиксируемая при З. совокупность признаков объекта приобретает характер постоянно действующей пусковой ситуации. Одновременно происходит восполнение соответствующего врожденного пускового механизма недостающими компонентами.

ЗАПРЕДЕЛЬНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ - торможение, наступающее тогда, когда сила раздражения переходит границы, биологически допустимые для организма. З. т. иногда называют парабиотическим (термин Н. Е. Введенского) или охранительным (термин И. П. Павлова) (см. Безусловное торможение). Оно возникает в тех случаях, когда наступает предел работоспособности нервных клеток. В связи с тем, что тормозной процесс предохраняет нервные клетки от истощения, этот вид торможения называется еще и охранительным. Запредельное торможение часто проявляется в виде отказа подопытного животного от выполнения простейших команд, замирания в одной позе, засыпании.

ЗООПСИХОЛОГИЯ - (от греч. zoon - животное, psyche - душа, logos - учение), наука о психике животных, о проявлениях и закономерностях психического отражения на этом уровне. З. изучает формирование психических процессов у животных в онтогенезе, происхождение психики и ее развитие в процессе эволюции, биологические предпосылки и предысторию зарождения человеческого сознания. Психическим способностям животных уделяли внимание уже античные мыслители. Зарождение научной З. в конце XVIII - начале XIX в. связано с именами Ж.Л. Бюффона и Ж.Б. Ламарка, а позже - Ч. Дарвина. В России основоположниками научного изучения психической активности животных были

К.Ф. Рулье и В.А. Вагнер, положившие в XIX-XX вв. начало эволюционистскому направлению в З. Это направление получило дальнейшее развитие в трудах зоопсихологов, выступающих против антропоморфических и вульгарно-материалистических взглядов на психическую активность животных. Психика животных изучается при этом в единстве с их внешней, преимущественно двигательной, активностью, посредством которой они устанавливают все жизненно необходимые связи с окружающей средой. Как первичный и ведущий фактор развития психики в онтогенезе и филогенезе рассматривается усложнение жизнедеятельности, приводящее к интенсификации, обогащению и совершенствованию двигательной активности (К.Э. Фабри). Конкретное изучение психической деятельности животных, их перцептивных процессов, ориентировочно-исследовательских реакций, памяти, эмоций, навыков и других форм обучения, интеллекта и т.п. производится на основе объективного анализа структуры поведения животных и требует всестороннего учета экологических особенностей изучаемого вида, так как, в отличие от человека, психическая деятельность животных всецело обусловливается биологическими факторами. Этим определяется особенно тесная связь З. с этологией и другими биологическими науками. Достижения З. особенно значительны в исследованиях, посвященных психической регуляции поведения высших млекопитающих (работы Н.Ю. Войтониса, Н.Н. Ладыгиной-Котс, Г.З. Рогинского и др.).

ИГРОВАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - специфическое поведение, проявляющееся у большинства высокоорганизованных животных в период онтогенеза.

ИГРОВОЙ ПЕРИОД - см. Ювенильный период.

ИЕРАРХИЯ - система поведенческих связей между особями в группе, регулирующая их взаимоотношения.

ИЗМЕНИВОСТЬ – согласно Дарвину, это небольшие модификации, которые появляются у многих особей и передаются потомству в животных или растительных популяциях. Эти изменения могут давать преимущества обладающим ими особям. (Дарвин не знал о явлении генетических мутаций).

ИМИТАЦИЯ - (от лат. *imitatio* - подражание), подражание кому-либо или чему-либо, воспроизведение.

ИНДИВИДУАЛЬНО-ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - поведенческая адаптация особи к конкретным условиям среды, позволяющая ей с большим или меньшим успехом преодолевать трудности и опасности повседневного существования.

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ЗАПАХ - запах, присущий конкретной особи.

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ УЧАСТОК - участок обитания единичного животного, пары особей или семьи.

ИНСАЙТ - (от англ. *insight* - проницательность, проникновение в суть, понимание), внезапное понимание, "схватывание" отношений и структуры проблемной ситуации (синоним: ага-реакция); непосредственное постижение, "озарение"; понятие, введенное в гештальтпсихологию - в 1925 г. В. Келером. В опытах Келера с человекообразными обезьянами, когда им предлагались задачи, которые могли быть решены лишь опосредованно, было показано, что обезьяны после ряда безрезультатных проб прекращали активные действия - и просто разглядывали предметы вокруг, после чего могли достаточно быстро прийти к правильному решению.

ИНСТИНКТ - (от лат. *instinctus* - побуждение), совокупность сложных врожденных реакций (актов поведения) организма, возникающих в ответ на внешние или внутренние раздражения.

ИНСТИНКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ – врожденное поведение, присущее данному виду, возникающее без предварительного обучения в определенных условиях, окружающей среды. Этологи считают такое поведение филогенетической адаптацией: в ходе эволюции вида отбирались и закреплялись именно такие формы поведения, которые постоянно возникали в данных условиях и способствовали выживанию.

ИНТАКТНЫЕ ЖИВОТНЫЕ - животные контрольной группы, за которыми ведут наблюдения параллельно с подопытными.

ИНТЕЛЛЕКТ - (от лат. *intellectus* - разумение, понимание, постижение) относительно устойчивая структура умственных способностей индивида. Термин "интеллект" используется как в широком, так и в узком смысле. В широком смысле интеллект - это совокупность всех познавательных функций индивида, от ощущения и восприятия до мышления и воображения, в более узком смысле интеллект - это собственно мышление. У высших животных:

- 1) способность к обучению;
- 2) оперирование символами;
- 3) способность к активному овладению закономерностями окружающей среды.

КАСТРАЦИЯ - (от лат. *castratio* - оскопление), удаление половых желез (яичек, яичников) хирургическим путем или подавление их функции другими методами (гормоны, облучение).

КАТЕХОЛАМИНЫ - физиологически активные вещества, выполняющие роль химических посредников (медиаторов и нейрогормонов) в межклеточных взаимодействиях у животных; производные пирокатехина.

КЛИНОКИНЕЗ - см. Кинез.

КЛЮЧЕВОЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ - см. Структура поведенческого акта.

КОГНИТИВНАЯ КАРТА - (от лат. *cognitio* - знание, познание), образ знакомого пространственного окружения. Когнитивные карты создаются и видоизменяются в результате активного взаимодействия субъекта с окружающим миром. При этом могут формироваться К. к. различной степени общности, "масштаба" и организации (например, карта-обозрение или карта-путь в зависимости от полноты представленности пространственных отношений и присутствия выраженной точки отсчета).

КОГНИТИВНЫЙ ПРОЦЕСС - познавательный процесс - вид поведения животных и человека, в основе которого лежит не условнорефлекторный ответ на воздействие внешних стимулов, а формирование внутренних (мысленных) представлений о событиях и связях между ними.

КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР - совокупность анатомо-физиологических механизмов, обеспечивающих восприятие, анализ и синтез механических, термических, химических и др. раздражений, поступающих из внешней среды. К. а. состоит из рецепторов, проводящих путей, передающих информацию в центральную нервную систему, и высших нервных центров в коре головного мозга. Кожный анализатор включает разные виды кожной чувствительности: тактильную, болевую, температурную.

КОММУНИКАТИВНАЯ СИСТЕМА - см. Коммуникация.

КОММУНИКАТИВНЫЙ - см. Коммуникация.

КОММУНИКАЦИЯ - передача информации животным, осуществляемая при помощи зрения, слуха, обоняния, осязания. К. может осуществляться как при непосредственном контакте между животными, так и с помощью различных меток, специально наносимых на различные предметы на местности. Выделяют следующие системы К. животных: тактильная, химическая, акустическая и оптическая.

КОНТАКТНЫЕ АНАЛИЗАТОРЫ - органы, при которых животное получает информацию об объектах, находящихся в непосредственном контакте с его телом. К контактным анализаторам относятся органы вкуса и осязания.

КОНТРОЛЬНАЯ ГРУППА – группа испытуемых, которых не подвергают никаким экспериментальным воздействиям, так как она служит для сравнения во время эксперимента.

КОНЦЕПЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ - см. Функциональная система.

КОНЬЮГАЦИЯ - форма полового процесса, при котором происходит слияние двух физиологически равноценных клеток. Наблюдается у некоторых одноклеточных организмов.

КОЧЕВОЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ - образ жизни, при котором животные совершают постоянные кочевки с одного места на другое.

ЛАБИЛЬНОСТЬ (от лат. *labilis* - скользящий, неустойчивый) - максимальное число волн возбуждения, которое данная ткань способна воспроизвести в единицу времени в точном соответствии с ритмом стимуляции. Л. может изменяться как при прямых (химических или физических) воздействиях на возбудимую ткань, так и под влиянием приходящих к ней нервных импульсаций.

Понятие Л. используется для обозначения скорости, с которой физиологическая система реагирует на раздражение и возвращается в исходное состояние. В дифференциальной психофизиологии термин «Л.» обозначает свойство нервной системы, которое характеризуется скоростью возникновения и прекращения нервного процесса.

ЛИДЕР - особь, на которой постоянно или в течение какого-либо времени концентрируется внимание других особей и которая благодаря этому своим поведением определяет направление и скорость движения, места и время кормежки и отдыха и другие формы деятельности стада в целом. При этом, в отличие от вожаков, лидеры, как правило, не производят каких-либо действий, направленных на активное руководство стадом; их роль в синхронизации деятельности стада целиком основывается на подражании со стороны остальных особей.

ЛИНЕЙНАЯ ИЕРАРХИЯ - иерархия, при которой особь А доминирует над особью Б, особь Б доминирует над особью В и т.д. Каждая особь в популяции имеет свой ранг.

ЛОКОМОТОРНЫЕ ИГРЫ - игры животных, проявляющиеся в виде активных движений.

ЛОКОМОЦИЯ - (от лат. *locus* - место и *motio* - движение), движение животных и человека, обеспечивающее активное перемещение в пространстве; важнейшее приспособление к обитанию в разнообразных условиях среды (плавание, летание, ходьба).

МАКРОСМАТИКИ - животные с хорошо развитыми органами обоняния.

МАНИПУЛЯЦИОННЫЕ ИГРЫ - игры, при которых животные активно манипулируют и играют с разнообразными предметами.

МЕЙБОМИЕВЫ ЖЕЛЕЗЫ - (по имени немецкого анатома Г. Мейбома - H. Meibom) сальные железы, расположенные в веках человека и млекопитающих животных (кроме однопроходных, ластоногих и китов). Выделения мейбомиевых желез смазывают края век, предохраняя их от смачивания слезой; по-видимому, содержат бактерицидные вещества.

МЕТАМОРФОЗ - глубокое преобразование строения организма, в процессе которого личинка превращается во взрослую особь.

МЕХАНОРЕЦЕПТОРЫ - сенсорные структуры животных, воспринимающие различные механические раздражения из внешней среды или внутренних органов.

МИКРОФЛОРА - (микробная флора) совокупность микроорганизмов, обитающих в определенной среде - почве, воде, воздухе, пищевых продуктах, в организмах человека, животных и растений. В 1 мл воды может содержаться от 5 до 100 тыс. клеток, в 1 г почвы - 2-3 млрд. Кожа, слизистые оболочки, кишечник животных и человека имеют постоянную, т.н. нормальную, микрофлору.

МОНОГАМИЯ - форма отношений между полами у животных, при которых один самец за сезон спаривается с одной самкой.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ - см. Морфология.

МОТОРНОЕ ВОЛОКНО ТИПА АЛЬФА - двигательное нервное волокно, иннервирующее определенное число мышечное волокон и вызывающее их сокращения.

МОТОРНАЯ ФУНКЦИЯ - см. Моторное развитие.

МОТОРНОЕ РАЗВИТИЕ - процесс формирования произвольных движений животного и человека, включающий созревание нервных центров управления движениями, двигательных единиц и метаболических свойств скелетно-мышечных волокон. Проявляется в динамике усложнения двигательных действий, развития двигательных качеств и формирования двигательных навыков.

Моторное развитие зависит от наследственности, социально-бытовых условий, организации физического воспитания, двигательного опыта, состояния здоровья, типологических особенностей.

МОЧЕВЫЕ ТОЧКИ - определенные места, где оставляют свои метки при помоши мочи все обитающие в данном месте представители данного вида.

МУРАВЬИ-ФУРАЖИРЫ - муравьи, в обязанности которых входит доставка корма.

МУСКУСНАЯ ЖЕЛЕЗА - видоизмененные кожные железы некоторых пресмыкающихся и млекопитающих, вырабатывающие мускус.

МУТАЦИЯ – наследственное изменение организма, обусловленное изменением отдельного гена, хромосомы или всего набора хромосом.

НАВЫК (двигательный) - приобретенное в результате обучения и повторения умение решать задачу. Н.- это хорошо сформированное действие, в динамическую структуру которого входят когнитивные компоненты: сенсомоторный образ пространства, образ исполнительного акта, программа действия и контроль (текущий и конечный) за его совершением, а также исполнительные (моторные) компоненты, включая коррекционные процессы.

НАКАЗАНИЕ – предъявление нежелательного или устранение желательного стимула в ответ на поведенческую реакцию, которую требуется подавить; подобные раздражители приводят к снижению вероятности воспроизведения поведенческой реакций. В качестве факторов наказания может быть удар электрическим током, шлепок, лишение десерта и т.п.

НАУЧЕНИЕ - индивидуальное приспособление животных к среде обитания. Путем Н. животные приобретают и накапливают в ходе онтогенеза индивидуальный опыт. Этот процесс всегда совершается на инстинктивной основе и состоит в достройке, совершенствовании или переделке врожденных элементов поведения (видового опыта), в их приспособлении к конкретным условиям жизни особи. В результате в каждом случае формируется единый поведенческий акт, который содержит как врожденные, генетически

фиксированные (инстинктивные, видовые), так и индивидуально-изменчивые, благоприобретенные компоненты.

В основной своей форме - навыке - Н. характеризуется выработкой путем упражнения автоматизированных операций, направленных на решение определенных биологических задач. При этом устраняются мешающие и излишние движения, удачные же сохраняются, повторяются и закрепляются. Одновременно отдельные действия объединяются в единый целостный комплекс, а дистантный сенсорный контроль в большей или меньшей степени заменяется проприорецептивным. Длительное отсутствие упражнения ведет к разрушению навыков. Содержание навыков определяется характером преодолеваемых в процессе упражнения преград. Совершенство навыка существенно зависит от дифференцированности и генерализованности восприятия условий, в которых он формируется. С повышением общего уровня организации животного возрастает лабильность, вариативность навыков. В отличие от фиксированных навыков, характеризующихся строго определенной системой последовательных движений, в лабильных навыках фиксирована лишь общая схема действия. Последняя осуществляется в разных случаях разными приемами, причем движения выполняются в разных сочетаниях и в различной последовательности в зависимости от конкретных условий ситуации. Наиболее лабильные навыки приближаются к интеллектуальным действиям животных и составляют их основу.

В условиях общения животных Н. иногда происходит в форме подражания одних особей действиям других. Чаще всего такое Н. остается в рамках видотипического манипулирования и играет известную роль в формировании поведения молодых животных (путем подражания взрослым, присвоения их опыта). Особой формой Н. является запечатление (см.), играющее важную роль в постнатальном развитии многих форм инстинктивного поведения.

НЕЙРОРЕГУЛЯЦИЯ - регулирующее воздействие нервной системы на ткани, органы и их системы, обеспечивающее согласованность их деятельности и нормальное существование организма как целого в меняющихся условиях среды.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ - раздел физиологии животных и человека, изучающий функции нервной системы и ее основных структурных единиц - нейронов.

НЕОБИХЕВИОРИЗМ - направление в американской психологии, возникшее в 30-х гг. XX в. Восприняв главный постулат бихевиоризма о том, что предмет психологии - объективно наблюдаемые реакции организма на стимулы внешней среды, необихевиоризм дополнил его понятием переменных промежуточных как факторов, служащих посредующим звеном между воздействием стимулов и ответными мышечными движениями. Следуя методологии операционизма, Н. полагал, что содержание указанного понятия (обозначавшего "ненаблюдаемые" познавательные и мотивационные компоненты поведения) выявляется в лабораторных экспериментах по признакам, определяемым посредством операций исследователя. Необихевиоризм свидетельствовал о кризисе "классического" бихевиоризма, неспособного объяснить целостность и целесообразность поведения, его регулируемость информацией об окружающем мире и зависимость от потребностей организма. Используя идеи гештальтпсихологии и фрейдизма, (Э.Ч. Толмен), а также павловского учения о высшей нервной деятельности (К.Л. Холл), Н. стремился преодолеть ограниченность исходной бихевиористской доктрины, сохранив, однако, ее основную установку на биологизацию человеческой психики.

НЕРВНЫЙ ИМПУЛЬС – потенциал действия, пробегающий по нервному волокну в результате изменений ионной проводимости его мембранны под влиянием стимуляции. Нервный импульс соответствует деполяризации и последующей реполяризации мембранны вследствие перехода через нее ионов натрия, хлора и калия.

НЕУГАСАЮЩЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ - см. Торможение.

ОБЛИГАТНОЕ ОБУЧЕНИЕ - комплекс специфических навыков, необходимых представителю каждого вида, определяющих типичное для данного вида поведение.

ОБОНИТЕЛЬНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ - эпителий специфического строения, выстилающий органы обоняния изнутри.

ОБОНИТЕЛЬНАЯ ЛУКОВИЦА - центральный отдел обонятельной системы, в виде особых выростов головного мозга.

ОБОНИТЕЛЬНЫЕ СЕНСИЛЫ - специализированные образования, служащие для восприятия запаха и расположенные на усиках-антеннах насекомых.

ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ - поведение, направленное на защиту организма от повреждающих факторов.

ОБРАЗНАЯ ПАМЯТЬ - см. Память, Образное мышление. Образная П. характеризуется преимущественной направленностью на определённые образы (зрительные, слуховые, тактильные и др.).

ОБРАТНАЯ АФФЕРЕНТАЦИЯ - см. Функциональная система.

ОБСТАНОВЧНАЯ АФФЕРЕНТАЦИЯ - см. Функциональная система.

ОДИНОЧНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ - образ жизни, при котором животное вне сезона размножения живет в одиночку.

ОЛЬФАКТОРНАЯ КОММУНИКАЦИЯ - обоняние, хемокоммуникация.

ОЛЬФАКТОРНЫЙ КОНТАКТ - см. Обоняние.

ОНТОГЕНЕЗ - (от греч. on, ontos - сущее и genesis - рождение, происхождение), индивидуальное развитие организма - совокупность преобразований, претерпеваемых организмом от зарождения до конца жизни. Термин введен немецким биологом Э. Геккелем (1866); процесс развития индивидуального организма. В психологии онтогенез - формирование основных структур психики индивида в течение его детства; изучение О. - главная задача детской психологии.

ООГЕНЕЗ - совокупность последовательных процессов развития женской половой клетки от первичной половой клетки до зрелого яйца.

ОРИЕНТИРОВЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - деятельность, направленная на обследование окружающих предметов в целях получения информации, необходиомой для решения стоящих перед субъектом задач.

Термин О. д. был введен И. П. Павловым, указавшим, что в ее основе лежит ориентировочный рефлекс, который играет важнейшую приспособительную роль в поведении. Ориентировочный рефлекс является комплексной реакцией, в состав которой входят двигательные, вегетативные и центральные (изменение активизации мозга, настройка и возбудимость анализаторных систем и т. д.) компоненты. В нейрофизиологическом отношении ориентировочные рефлексы регулируются как корковыми, так и подкорковыми механизмами.

Различные виды О. д. в своей развитой форме представляют собой скрывающиеся прижизненные сложные функциональные системы, состоящие из безусловных и условных ориентировочных рефлексов. На первом этапе развития О. д. путем обследования условий задачи и использования прошлого опыта у субъекта формируется образ ситуации и тех условий, которые должны быть в ней выполнены для достижения поставленных результатов. В дальнейшем функция О. д. заключается в ориентации и регуляции поведения на основе сложившегося образа.

ОСЯЗАНИЕ - один из основных видов восприятия. Сенсорная система, обеспечивающая формирование осязательного образа, включает кожный (тактильный, температурный) и кинестезический анализаторы. Органом осязания, как специфического вида человеческого восприятия, является рука.

ОЩУЩЕНИЯ ТАКТИЛЬНЫЕ - один из видов кожной чувствительности. О. т. включают ощущения прикосновения, давления, вибрации, фактурности и протяженности (отражение площади механического раздражителя). Возникновение их связывают с деятельностью двух видов рецепторов кожи: нервных сплетений, окружающих волосяные луковицы, и состоящих из клеток соединительной ткани капсул.

ПАМЯТЬ - психофизиологический процесс, выполняющий функции закрепления, сохранения и воспроизведения опыта. Обеспечивает накопление впечатлений об окружающем мире, служит основой приобретения знаний, навыков и умений и их последующего использования. П. осуществляется связь времён - прошлого, настоящего и будущего и является важной психической функцией, обеспечивающей развитие личности и её обучение. В соответствии с функциями П. различают её основные процессы: запоминание, сохранение, воспроизведение, а также забывание. Главный среди них - запоминание, которое определяет прочность и длительность сохранения информации, полноту и точность её воспроизведения. Использование человеком приобретённого опыта осуществляется посредством восстановления ранее усвоенных знаний, умений и навыков. Наиболее простой его формой является узнавание. Более сложная форма - воспроизведение таких объектов прошлого опыта, которые в данный момент не воспринимаются. Забывание проявляется по-разному - от отдельных ошибок в припомнении и узнавании до невозможности не только припомнить, но и узнать ранее воспринятое. Виды П. различаются в зависимости от характера запоминаемого материала, способа его запоминания и времени удержания в П. В соответствии с типом материала выделяют вербальную (словесную), образную, двигательную и эмоциональную П. Развёрнутую характеристику этих видов П. дал П.П. Блонский.

Различают основные процессы П.: запоминание, сохранение, забывание и восстановление. Главный среди них - запоминание, которое определяет полноту и точность воспроизведения материала, прочность и длительность его сохранения. Основные условия продуктивности запоминания связаны с тем, протекает ли оно в форме непроизвольного или произвольного процесса. Использование человеком приобретенного опыта осуществляется посредством восстановления ранее усвоенных знаний, умений и навыков. Наиболее простой его формой является узнавание, осуществляемое условиях повторного восприятия объектов, закрепившихся ранее в П. Более сложным является воспроизведение таких

объектов прошлого опыта, которые в данный момент не воспринимаются нами. Узнавание и воспроизведение также может быть произвольным и непроизвольным. Забывание проявляется по-разному - от отдельных ошибок в припоминании и узнавании до невозможности не только припомнить, но и узнать ранее воспринятое. Забывание может быть устойчивым, длительным и времененным.

ПАРАБИОЗ (от греч. *para* - рядом, около и *bios* - жизнь) - функциональные изменения, наступающие в нерве в ответ на действие сильных и длительно действующих альтерирующих раздражителей. Открытие П. и сам термин принадлежат Н. Е. Введенскому.

Для реакции нормального нервно-мышечного аппарата характерно прямое и относительно пропорциональное отношение между силой (и частотой) приложенного к нерву индукционного тока и величиной сокращения мышцы - чем сильнее раздражение, тем сильнее сокращение (см. Закон силы). Под влиянием альтерации нерва (когда какой-либо из его участков подвергается воздействию наркотиков, ядов и др.) эти силовые отношения претерпевают закономерные и характерные изменения. Спустя, некоторое время сила мышечного сокращения на пробное раздражение различной силы становится одинаковой. Уравнивание реакции происходит за счет снижения величины ответов на сильные раздражения. Эта стадия функциональных сдвигов была названа Н. Е. Введенским трансформирующей или провизорной. В настоящее время она обычно называется уравнительной.

При дальнейшем действии альтерирующих агентов наступает парадоксальная стадия - при общем уменьшении величины ответов мышцы они тем меньше, чем больше сила или частота индукционного тока, вызывающего мышечное сокращение. Цикл изменений завершается тормозящей стадией - полным отсутствием мышечных сокращений на раздражения любой силы и частоты.

В основе выделенных фаз лежит постепенное снижение возбудимости и проводимости в альтерированном участке нерва. Н. Е. Введенский установил, что парабиотические стадии функциональных сдвигов возбудимости и проводимости развиваются на фоне увеличения отрицательного электрического потенциала альтерированного участка нерва, т. е. на фоне особого активного состояния этого участка. т.о., Н. Е. Введенский впервые обнаружил ранее неизвестную форму активности живых тканей. П., по Н. Е. Введенскому, - это особое, неволновое, т.е. нераспространяющееся, градуальное возбуждение, которое может возникнуть в живой ткани - и прежде всего в нервной ткани - при приложении к ней разнообразных внешних воздействий достаточной силы и длительности. При этом на определенном уровне развития в нервной ткани П. ведет к торможению волновой активности, приходящей к соответствующему участку нерва.

Процесс П. вплоть до его глубоких стадий является принципиально обратимым. Прекращение альтерации нерва ведет к восстановлению его исходного функционального состояния. Но при достаточно длительной альтерации процесс П. теряет обратимость и ткань погибает. В этом смысле последние стадии П. рассматриваются как состояние, пограничное между жизнью и смертью.

ПЕРИОД ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ - период онтогенеза, предшествующий взрослению.

ПЕРИОД СМЕШАННОГО ВСКАРМЛИВАНИЯ - период онтогенеза, в течение которого детеныши, наряду с питанием молоком матери, начинают потреблять и корма, характерные для питания вида.

ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ - стадии развития живого организма, специфические для определенных возрастных этапов, характеризующиеся вполне определенными особенностями физиологии и поведения животного.

ПЕРЦЕПТИВНАЯ ПСИХИКА - по А.Н. Леонтьеву, психика, которая характеризуется способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме

отражения вещей. Деятельность животного определяется на этой стадии тем, что выделяется содержание деятельности, направленное не на предмет воздействия, а на те условия, в которых этот предмет объективно дан в среде.

ПЕРЦЕПЦИЯ. ПЕРЦЕНТИВНЫЙ МЕХАНИЗМ - (от лат. *perceptio* - представление, восприятие), 1) сложный процесс приема и преобразования информации, обеспечивающий отражение объективной реальности и ориентировку в окружающем мире; 2) психическое восприятие, непосредственное отражение объективной действительности органами чувств; 3) процесс непосредственного активного отражения когнитивной сферой человека внешних и внутренних предметов (объектов), ситуаций, событий, явлений и т.п. (см. Восприятие).

ПОДКРЕПЛЕНИЕ – подача или устранение раздражителя после поведенческой реакции, которую необходимо выработать; при этом вероятность воспроизведения такой реакции увеличивается.

ПОДКРЕПЛЕНИЕ ВТОРИЧНОЕ – подкрепление, основанное на формировании связи между каким-либо агентом и уже имеющимися подкрепляющими факторами. Примерами вторичных подкрепляющих агентов могут быть: корм, поощрения.

ПОДКРЕПЛЕНИЕ ОТРИЦАТЕЛЬНОЕ - подкрепление, при котором устранение того или иного раздражителя или события в результате поведенческой реакции повышает вероятность ее повторения. Подкрепляющими агентами при этом могут быть электрический удар или любой другой аверсивный раздражитель, субъект при этом будет стараться воспроизводить такие поведенческие реакции, которые приводят к устраниению подобных факторов.

ПОДКРЕПЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЕ - подкрепление, основанное на появлении или устраниении естественного безусловного раздражителя, связанного с врожденными мотивациями организма (голодом, жаждой, сном и т.д.).

ПОДКРЕПЛЕНИЕ ПОЛОЖИТЕЛЬНОЕ - подкрепление, при котором раздражитель или событие, появляющиеся в результате поведенческой реакции,

увеличивают вероятность ее воспроизведения. Подкрепляющим агентом при этом может быть пища, вода, лакомство, улыбка и т.п., т.е. такие факторы, для получения которых субъект будет воспроизводить нужную поведенческую реакцию.

ПОДКРЕПЛЯЮЩИЙ АГЕНТ – раздражитель или событие, которые появляются (или, напротив, исчезают) в результате той или иной поведенческой реакции и тем самым увеличивают вероятность воспроизведения этой реакции.

ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ - см. Структура поведенческого акта.

ПОЛИАНДРИЯ - форма половых отношений, при которой одна самка на протяжении сезона размножения спаривается с несколькими самцами.

ПОЛИГАМИЯ - система брачных отношений, при которых одна особь (обычно самец) за сезон размножения спаривается более чем с одним представителем противоположного пола.

ПОЛОВОЕ ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ - запечатление животным представителя противоположного пола своего вида в качестве полового партнера, осуществляемое в определенный период онтогенеза.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ - различные формы размножения организмов, при которых новый организм развивается обычно из зиготы, образующейся в результате слияния женской и мужской половых клеток - гамет.

ПРИВЫКАНИЕ (габитуация)- относительно устойчивое ослабление реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, без какого бы ни было подкрепления. Наиболее простой вид обучения. В противоположность обычному обучению, которое состоит в появлении новых реакций и включении их в поведение, привыканье избавляет животное от необходимости реагировать на раздражители, не имеющие для него никакого значения.

ПРОПРИОРЕЦЕПТОР - (от лат. *proprius* - собственный, *receptor* - принимающий), чувственные аппараты (рецепторы) мышц, сухожилий, кожи, суставов, внутреннего уха. П. передают по нервам сигналы в спинной и головной мозг о собственных реакциях организма - о сокращениях мышц и изменениях

положения тела в пространстве. Нарушение работы П., наступающее в результате поражения кожно-кинестезиического анализатора, может приводить к дефферентации движений и существенному нарушению их координации.

РАЗДРАЖИМОСТЬ - способность живых организмов реагировать на внешние воздействия определенным комплексом функциональных и структурных изменений. Проявляется по-разному в зависимости от уровня эволюционного развития, охватывая широкий круг явлений - от диффузных реакций протоплазмы у простейших живых существ до сложных, высокоспециализированных реакций человека.

РАЗДРАЖИТЕЛЬ - любой материальный агент, внешний или внутренний, осознаваемый или неосознаваемый, выступающий как условие последующих изменений состояния организма. Понятие "Раздражитель" является родовым по отношению к понятиям "стимул" и "сигнал". При наличии фиксированной причинно-следственной связи между данным событием и последующими изменениями в состоянии организма Р. выступает как стимул, а соответствующее изменение - как реакция. По интенсивности Р. меняются от минимальных (достаточных для возникновения ощущения) до максимальных (при которых еще сохраняется ощущение данного качества), выступая как пороговые: нижний и верхний абсолютные пороги. Р. могут выступать как адекватные (генетически соотнесенные с соответствующими анализаторами) и неадекватные (не соотнесенные, но вызывающие специфические для данного анализатора ощущения). Так, сетчатка обуславливает возникновение зрительных ощущений как при воздействии светом, так и при механических и электрических воздействиях на глаз.

РАННИЙ ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД - период новорожденности. То же, что неонатальный период.

РАССУДОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - совершение животным адаптивного поведенческого акта в экстренносложившейся ситуации (по Л.В. Крушинскому).

РАСТОРМАЖИВАНИЕ - см. Торможение.

РЕАКЦИЯ СКУЧИВАНИЯ - стремление новорожденных детенышей в отсутствие матери сползаться в плотную кучку с целью сохранения тепла.

РЕАКЦИЯ СЛЕДОВАНИЯ - стремление детеныша зерлорождающихся видов следовать за объектом, запечатленным в качестве "матери". Особенно выражена у стадных животных, способствует сохранению целостности стада.

РЕЛИЗЕРЫ - см. Структура поведенческого акта.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ - нервная структура, расположенная вдоль всего мозгового ствола. Она состоит из клеток, отростки которых ветвятся в обширных областях мозговой коры. Ретикулярная формация состоит из двух систем: восходящей и нисходящей, которая регулирует тонус мускулатуры, необходимый для поддержания позы.

РЕФЛЕКС - (от лат. reflexus - обращенный, отраженный), реакция на возбуждение рецепторов, опосредованная нервной системой; ответная реакция живого организма, обусловленная воздействием какого-либо определенного фактора внешней или внутренней среды на анализатор, проявляющаяся в сокращении мышц, выделении секреции. Обычно выделяются условные и безусловные рефлексы.

РЕФЛЕКС БЕЗУСЛОВНЫЙ - естественная генетически запрограммированная реакция, вызываемая без какого-либо обучения специфическим раздражителем, который называют безусловным.

РЕФЛЕКС УСЛОВНЫЙ - рефлекс или поведенческая реакция, запускаемые раздражителем, который первоначально был индифферентным, после того как этот раздражитель какое-то число раз сочетается с безусловным раздражителем. При этом индифферентный раздражитель становится условным.

РЕФЛЕКТОРНЫЙ - 1) соотносящийся по знач. сущ.: Рефлекс, связанный с ним; 2) реагирующий на внешнее раздражение. Непроизвольный, машинальный.

РЕЦЕССИВНОСТЬ - (от латинского recessus - отступление), форма взаимоотношений двух аллельных генов, при которой один из них (рецессивный)

оказывает менее сильное влияние на соответствующий признак, чем другой (доминантный).

РИТУАЛИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ - эволюционный процесс, в результате которого какая-либо форма поведения изменяется таким образом, что либо становится сигналом, используемым для общения, либо усиливает свою эффективность в качестве такового сигнала. В период перехода от первоначальной функции данной формы поведения к его новой сигнальной функции происходят количественные микроэволюционные изменения, например, изменения порога, частоты, скорости, выраженности или повторности действия, (по Дьюсбери).

СЕКРЕЦИЯ - (от лат. *secretio* - отделение), образование и выделение железистыми клетками особых продуктов - секретов, необходимых для жизнедеятельности организма. Секреция свойственна также некоторыми нейронам (т.н. нейросекреторным), вырабатывающим нейрогормоны, и обычным нервным клеткам, выделяющим специфические вещества - медиаторы.

СЕНСОРНАЯ ДЕПРИВАЦИЯ - (от лат. *sensus* - чувство, ощущение и *deprivatio* - лишение), продолжительное, более или менее полное лишение животного сенсорных впечатлений, осуществляемое с

СЕНСОРНЫЙ - (от лат. *sensus* - восприятие, чувство, ощущение), 1) чувствительный, чувствующий, относящийся к ощущениям; напр., физиологию органов чувств называют сенсорной физиологией; 2) (*Sensory*) относящийся к афферентным структурам нервной системы, которые воспринимают информацию и переносят ее от рецепторов, расположенных в различных участках человеческого тела, в направлении к головному и спинному мозгу.

СИНАПС - (от греч. *synapsis* - соединение), область контакта (связи) нервных клеток (нейронов) друг с другом и с клетками исполнительных органов. Межнейронные синапсы образуются обычно разветвлениями аксона одной нервной клетки и телом, дендритами или аксоном другой. Между клетками имеется т.н. синаптическая щель, через которую возбуждение передается

посредством медиаторов (химический синапс), ионов (электрический синапс) или тем и другим способом (смешанный синапс). Крупные нейроны головного мозга имеют по 4-20 тыс. синапсов, некоторые нейроны - только по одному.

СОЦИОБИОЛОГИЯ - научное направление, изучающее биологические основы социального поведения и социальной организации у животных и человека на базе теоретических представлений и методов популяционной биологии (экологии и генетики популяций) и синтетической теории эволюции (современного дарвинизма). Основатель социобиологии - американский биолог Э. Уилсон. Социобиология изучает биологические функции поведения и социальной организации с точки зрения генетической приспособленности. В синтетической теории эволюции под приспособленностью понимается способность особи производить потомство и тем самым передавать ему свои гены.

СТРЕСС - (от англ. stress - напряжение), состояние напряжения, возникающее у человека или животного под влиянием сильных воздействий

СТРОИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - строительство животными разнообразных сооружений в качестве убежищ, для ловли добычи, привлечения особей противоположного пола и т.д.

ТАКТИЛЬНАЯ АФФЕРЕНТАЦИЯ - (тактильная чувствительность) ощущение, возникающее при действии на кожную поверхность различных механических раздражителей; разновидность осозания.

ТАКТИЛЬНАЯ КОММУНИКАЦИЯ - передача информации при помощи осозания.

ТАКТИЛЬНЫЙ - осязательный, служащий для осозания.

ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ - стратегия поведения животных, обитающих на определенной территории.

ТЕСТОСТЕРОН - основной мужской половой гормон (андроген) позвоночных животных и человека. Вырабатывается главным образом семенниками. Стимулирует функцию мужских половых органов, развитие вторичных признаков.

ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ (ВНД) - комплекс основных врожденных и приобретенных свойств нервной системы человека и животных, определяющих различия в поведении и отношении к одним и тем же воздействием внешней среды. Понятие о типах ВНД введено И.П. Павловым. В основу классификации типов легли представления о силе, уравновешенности и подвижности процессов возбуждения и торможения.

ТОРМОЖЕНИЕ - в физиологии - активный нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в угнетении или предупреждении другой волны возбуждения. Вместе с возбуждением обеспечивает нормальную деятельность всех органов и организма в целом. Имеет охранительное значение (в первую очередь для нервных клеток коры головного мозга), защищая нервную систему от перевозбуждения. Различают два вида Т. - центральное и периферическое. Центральное торможение открыто И.М. Сеченовым (1863). Это открытие оказало глубокое влияние на изучение не только нейродинамики, но и регуляции психических процессов. Периферическое Т. было обнаружено в 1840 г. братьями Эр. и Эд. Вебер, получившими задержку сердечных сокращений при ритмическом раздражении блуждающего нерва. Природа Торможения длительное время оставалась неясной. Первоначально физиологи отождествляли его с пассивным состоянием или истощением соответствующих клеток. В настоящее время выявлено два различных способа торможения клеточной активности: Т. может либо быть результатом активации особых тормозных структур, либо возникать как следствие предварительного возбуждения клетки.

УГАСАНИЕ – процесс, при котором условный рефлекс постепенно исчезает (но не стирается при этом из памяти) вследствие того, что после условного раздражителя перестает подаваться безусловный.

УЗНАВАНИЕ – одно из проявлений памяти, при котором субъект узнает предъявляемую ему информацию, вспоминает, что имел с ней дело раньше.

УЛЬТРАЗВУК – звуковые волны, частота которых выше верхнего предела восприятия человеческого уха.

УЛЬТРАЗВУКОВАЯ ЛОКАЦИЯ - см. Звуковая локация.

УЛЬРАДИАННЫЕ РИТМЫ – биологические ритмы с периодичностью короче суток; например, ритм с периодом около 90 минут, затрагивающий смену фаз сна.

УСЛОВНЫЙ РАЗДРАЖИТЕЛЬ – первоначально нейтральный раздражитель, благодаря неоднократному совпадению с безусловным раздражителем вступающий с ним во временную связь и вызывающий после этого такую же реакцию. У. р. вызывает широкие функциональные изменения во многих др. отделах подкорки и коры больших полушарий. Эти изменения особенно значительны на первых стадиях "выработки" условного рефлекса и обусловлены вовлечением в действие неспецифических активирующих образований мозга (см. *Ретикулярная формация*).

способностей животного, так и в качестве сравнительного метода.

УХАЖИВАНИЕ - обязательный компонент поведения, связанного с размножением. Носит ритуализированный характер.

ФАКУЛЬТАТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ - комплекс навыков, возникающий у животного в процессе накопления индивидуального жизненного опыта.

ФЕНОТИП - (от греч. phaino - обнаруживаю, являю и typos - отпечаток, форма, образец), 1) совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе индивидуального развития; 2) любой поддающийся наблюдению признак организма - морфологический, физический, поведенческий. Термин предложен в 1909 г. датским биологом В. Иогансеном. Фенотип является продуктом взаимодействия генотипа и среды, однако на разных уровнях организации (клеточном, органном, организменном) соотношение Ф. и генотипа различно. Совокупность социальных характеристик человека обозначать термином Ф. не принято.

ФЕРОМОНЫ - химические вещества, действующие как передатчики биологической информации между особями, в том числе играющие роль ключевых сексуальных раздражителей ("релизеров"), привлекающих индивидов

противоположного пола; вырабатываются экзокринными железами (или специальными клетками) животных; выделяясь во внешнюю среду одними особями, феромоны оказывают влияние на поведение, а иногда на рост и развитие других особей того же вида. К феромонам относятся половые аттрактанты, вещества тревоги, сбора и др. Особенно важную роль феромоны играют в жизни насекомых. У общественных насекомых регулируют состав колонии и специфическую деятельность ее членов. Феромоны и их химические аналоги применяются в борьбе с насекомыми-

ФОРМИРОВАНИЕ РЕАКЦИИ – методика, часто используемая при оперантном обусловливании; она состоит в подкреплении тех реакций, которые постепенно приближают поведение к желаемому конечному результату. Таким образом, данное поведение формируется методом последовательных приближений.

ХЕМОРЕЦЕПТОРЫ – чувствительные нервные окончания, воспринимающие химические раздражения (в т.ч. изменения в обмене веществ). Напр., хеморецепторы языка (вкусовые сосочки) реагируют на вкусовые раздражители, хеморецепторы каротидного синуса - на изменения химического состава крови; (Chemoreceptor) - афферентный нейрон, который отвечает генерацией нервного импульса на взаимодействие рецепторного белка с определенной химической молекулой на появление в организме особых химических соединений. Импульс распространяется по чувствительным нервам. Хеморецепторы в большом количестве присутствуют во вкусовых сосочках языка, а также на слизистой оболочке носа. См. также Рецептор.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА - основная часть нервной системы животных и человека, состоящая из нервных клеток (нейронов) и их отростков. Представлена у беспозвоночных животных системой связанных друг с другом нервных узлов (ганглиев), у позвоночных животных и человека - головным и спинным мозгом. В функциональном отношении периферическая и центральная нервная система представляют единое целое. Наиболее сложная и

специализированная часть центральной нервной системы - большие полушария головного мозга.

ЦИРКЛДНЫЕ РИТМЫ – биологические циклы с периодичностью, близкой к 24 часам, управляющие ежедневной активностью организма.

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ - способность живого организма воспринимать адекватные и неадекватные раздражения, отвечая на них каким-либо образом: движением, осознанным ощущением, вегетативной реакцией и т. п.; в узком смысле - способность органов чувств - анализаторов реагировать на появление раздражителя или его изменение.

Различают абсолютную дифференциальную Ч. Первую понимают как способность к восприятию раздражителей минимальной величины; вторую - как способность к восприятию изменений раздражителя или различию близких раздражителей.

ЧУВСТВО – сложное аффективное состояние, которое, в отличие от эмоций, относительно стабильно и продолжительно.

ЭКЗОКРИННАЯ ЖЕЛЕЗА – железа, выделяющая продукты своей деятельности на поверхности кожи или в какую-нибудь естественную полость тела.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ГРУППА – группа испытуемых, подвергнутых экспериментальному воздействию (в отличие от контрольной группы).

ЭКСТЕРОРЕЦЕПТОРЫ - рецепторы, воспринимающие раздражения из внешней среды. К числу их относятся кожные рецепторы, органы вкуса, обоняния, зрения и слуха.

ЭКСТРАПОЛИЯ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ - способность по начальному направлению движения раздражителя и его скорости предвидеть дальнейшую траекторию движения. (С т.з. математики под экстраполяцией понимают способность выносить функцию, известную на отрезе, за ее пределы.)

ЭМОЦИИ (от лат. *emoveo* - потрясаю, волную) - особый класс психических процессов и состояний, связанных с инстинктами, потребностями и мотивами,

отражающих в форме непосредственного переживания (удовлетворения, радости, страха и т. д.) значимость действующих на индивида явлений и ситуаций для осуществления его жизнедеятельности. Сопровождая практически любые проявления активности субъекта, Э. служат одним из главных механизмов внутренней регуляции психической деятельности и поведения, направленных на удовлетворение актуальных потребностей.

Большое значение в конкретно-научном изучении Э. имело опубликование работы Ч. Дарвина «Выражение эмоций у человека и животных» (1872), в которой была подчеркнута приспособительная роль сопровождающих Э. выразительных движений (см.). Во многих отношениях близкой к взглядам Ч. Дарвина является т. н. периферическая теория Э., выдвинутая У. Джемсом и Г. Ланге, согласно которой возникновение Э. обусловлено определенными изменениями в деятельности внутренних органов и двигательной сфере. Несмотря на серьезную критику, периферическая теория Э. в различных своих вариантах продолжала рассматриваться в психологии вплоть до исследований, проведенных У. Кенноном, Ф. Бардом и др., показавших, что эмоциональные состояния могут быть объяснены специфической активностью Ц. Н. С.

ЭМПИРИЧЕСКИЕ ЗАКОНЫ - как указывал Л.В. Крушинский, для решения элементарных логических задач животным необходимо владение некоторыми эмпирическими законами:

ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ - (железы внутренней секреции) органы животных и человека, не имеющие выводных протоков и выделяющие вырабатываемые ими вещества (гормоны) непосредственно в кровь или лимфу. К эндокринным железам относятся гипофиз, надпочечники, околощитовидные железы, половые железы (их внутрисекреторные элементы), щитовидная железа, островки поджелудочной железы. Эндокринными функциями обладают вилочковая железа и эпифиз. Во взаимодействии с нервной системой эндокринные железы регулируют все функции организма.

ЭНТОМОЛОГИЯ - (от греч. entoma - насекомые) - раздел зоологии, изучающий насекомых. Основные разделы энтомологии: общая, медицинская, ветеринарная, сельскохозяйственная, лесная.

ЭТОЛОГ – специалист, изучающий поведение животных главным образом в естественных условиях.

ЭТОЛОГИЯ - (от греч. ethos - привычка, характер, нрав, манера вести себя и logos - учение), научная дисциплина, изучающая поведение животных с общебиологических позиций.

ЭФФЕРЕНТНЫЙ - (от лат. efferens - выносящий), выносящий, выводящий, передающий импульсы от нервных центров к рабочим органам, напр. эфферентные, или центробежные, нервные волокна. Ср. Афферентный.

ЭФФЕРЕНТНЫЙ СИНТЕЗ - см. Функциональная система.

ЮВЕНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД - период онтогенеза предшествующий моменту покидания детенышами логова. Характеризуется выраженной ориентированной реакцией и интенсивной игровой деятельностью, вследствие этого его часто называют игровым. В этот же период онтогенеза происходит формирование оборонительных реакций.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Анохин, П. К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса / П. К. Анохин // Бюл. эксп. биол. мед. - 1948. - Т. 26. - № 9-10. - С. 168-185.
2. Бериташвили, И. С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы / И. С. Бериташвили. - Тифлис : Гос. изд-во Грузии «Тифлис», 1932. - 482 с.
3. Бериташвили, И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение / И. С. Бериташвили. - М. : Наука, 1974. - 212 с.
4. Биттерман, М. Е. Эволюционное развитие условно-рефлекторной деятельности. Механизмы формирования и торможения условных рефлексов / М. Е. Биттерман. - М. : Наука, 1973. - С. 13-25.
5. Воронин, Л. Г. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности / Л. Г. Воронин. - М. : Высшая школа, 1965. - 384 с.
6. Воронин, Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности / Л. Г. Воронин, Л. В. Крушинский. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1957. - 182 с.
7. Дарвин, Ч. Полное собрание сочинений. Т. II. Кн. вторая : О выражении ощущений у человека и животных / Ч. Дарвин / под ред. проф. М. А. Мензбира. - М.; Л. : Гос. изд., 1927. - 234 с.
8. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / пер с англ. / Ч. Дарвин - М. : Тайдекс Ко, 2003. - 496 с.
9. Дьюсбери, Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты / Д. Дьюсбери. - М. : Мир, 1981. - 480 с.
10. Зоокультура : терминологический словарь / сост. Н. В. Федота, Т. Р. Лотковская, П. А. Хоришко и др. - Ставрополь : АГРУС, 2008. - 116 с.
11. Зорина, З. А. Основы этологии и генетики поведения : учебник / З. А. Зорина, И. И. Полетаева, Ж. И. Резникова. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 2013. - 384 с.

12. Котляр, Б.И. Физиология центральной нервной системы / Б. И. Котляр, В. В. Шульговский. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1979. - 342 с.
13. Крушинский, Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности / Л. В. Крушинский. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1986. - 272 с.
14. Крушинский, Л. В. Формирование поведения животных в норме и патологии / Л. В. Крушинский. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1960. - 264 с.
15. Ладыгина-Котс, Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях / Н. Н. Ладыгина-Котс. - М. : МПСИ, 2011. - 575 с.
16. Ладыгина-Котс, Н. Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян / Н. Н. Ладыгина-Котс. - М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1959. - 368 с.
17. Ладыгина-Котс, Н. Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов / Н. Н. Ладыгина-Котс. - М. : Советская наука, 1958. - 240 с.
18. Левченко, И. А. Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной / И. А. Левченко. - Киев : Наукова думка, 1976. - 251 с.
19. Линден, Ю. Обезьяны, человек и язык / Ю. Линден. - М. : Мир, 1981. - 272 с.
20. Лопатина, Н. Г. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы (*Apis mellifera* L) / Н. Г. Лопатина. - Л. : Наука, 1971. - 154 с.
21. Лоренц, К. Год серого гуся / К. Лоренц. - М. : Мир, 1984. - 191 с.
22. Лоренц, К. Кольцо царя Соломона / К. Лоренц. - М. : Знание, 1980. - 208 с.
23. Лысов, В. Ф. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов, Т. В. Ипполитова / Под ред. В. И. Максимова. - М. : КолосС, 2010. - 303 с.
24. Мак-Фарленд, Д. Поведение животных : психобиология, этология и эволюция / Д. Мак-Фарленд. - М. : Мир 1988. - 519 с.
25. Менninger, О. Поведение животных : Вводный курс / О. Менninger. - М. : Мир, 1982. - 360 с.

26. Никольский, А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе / А. А. Никольский. - М. : Наука, 1984. - 199 с.
27. Никольский, А. А. Экологическая биоакустика млекопитающих / А. А. Никольский. - М. : Изд-во МГУ, 1992. - 117 с.
28. Никольский, А. А. Звуковая активность волка / А. А. Никольский, К.-Х. Фроммольт. - М. : Изд-во МГУ, 1989. - 124 с.
29. Новиков, С. Н. Феромоны и размножение млекопитающих : физиологические аспекты / С. Н. Новиков. - Л. : Наука, 1988. - 167 с.
30. Орбели, Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности : лекции и доклады 1922-1949 гг. / Л. А. Орбели. - М.; Л. : Изд-во Академии Наук СССР, 1949. - 799 с.
31. Павлов, И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных / И. П. Павлов. - М. : Наука, 1973. - 661 с.
32. Павлов, И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга / И. П. Павлов. - М. : Изд-во Акад. Мед. наук СССР, 1952. - 297 с.
33. Павлов, И. П. Павловские среды / И. П. Павлов. - М.; Л., 1949. - С. 262-263.
34. Панов, Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц : моногр. / Е. Н. Панов. - М. : Наука, 1978. - 306 с.
35. Панов, Е. Н. Общение в мире животных / Е. Н. Панов. - М. : Знание, 1970, Вып. I. - 48 с.
36. Панов, Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций / Е. Н. Панов. - М. : Знание, 1983. - 247 с.
37. Панов, Е. Н. Сигнализация и "язык" животных / Е. Н. Панов. - М. : Знание, 1976, Вып. I. - 32 с.
38. Понугаева, А. Г. Импринтинг (запечатлевание) / А. Г. Понугаева. - Л. : Наука, 1973. - 104 с.
39. Северцов, А. С. Введение в теорию эволюции / А. С. Северцов. - М. : Изд-во МГУ, 1981. - 317 с.

40. Селье, Г. На уровне целого организма / Г. Селье. - М. : Наука, 1972. - 123 с.
41. Сергеев, Б. Ф. Ступени эволюции интеллекта / Б. Ф. Сергеев. - М. : Наука, 1986. - 192 с.
42. Слоним, А. С. Инстинкт / А. С. Слоним. - Л., 1967. - 160 с.
43. Смирнова, А. А. О способности птиц к символизации / А. А. Смирнова // Зоологический журнал. - 2011. - Т. 90, № 7. - С. 803-810.
44. Смирнова, А. А. Исследование способности серых ворон к элементам символизации / А. А. Смирнова, О. Ф. Лазарева, З. А. Зорина // Журн. высш. нервн. деят. - 2002. - Т. 52, № 2. - С. 241-254.
45. Соколов, В. Е. Запаховая сигнализация и обонятельное поведение копытных / В. Е. Соколов, А. Л. Данилкин // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. - М., 1977. - С. 107-123.
46. Суворов, Я. Ф. Проблемы наследования условных рефлексов в школе И.П. Павлова / Я. Ф. Суворов, В. Н. Андреева // Журн. высш. нервн. деят. - 1990. - Т. 40, № 1. - С. 3-14.
47. Сулханов, А. В. Запаховые метки муравья *Formica sanguinea* / А. В. Сулханов // Зоол. журн. - 1979. - Т. 58. - № Д. - С. 61-68
48. Тинберген, Н. Осы, птицы, люди / Н. Тинберген. - М. : Мир, 1970. - 336 с.
49. Тинберген, Н. Поведение животных / Н. Тинберген. - М. : «Мир», 1978. - 192 с.
50. Тих, Н. А. Предыстория общества / Н.А. Тих. - Л., 1970. - 311 с.
51. Фриш, К. Из жизни пчел / К. Фриш. - М. : Мир, 1980. - 216 с.
52. Хайнд, Р. Поведение животных / Р. Хайнд. - М. : Мир, 1975. - 856 с.
53. Хорн, Г. Память, импринтинг и мозг / Г. Хорн. - М. : Мир, 1988. - 344 с.
54. Шовен, Р. Поведение животных / Р. Шовен. - М. : Мир, 1972. - 487 с.

55. Шульговский, В. В. Физиология целенаправленного поведения млекопитающих / В. В. Шульговский. - М. : Наука, 1993. - 245 с.
56. Шульговский, В. В. Физиология центральной нервной системы : учебник / В. В. Шульговский. - М. : Изд-во МГУ, 1997. - 368 с.
57. Этология животных: учебник / В. Ф. Лысов, Т. Е. Костина, В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2010. - 296 с.