

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Амурский государственный университет»

ЗООПСИХОЛОГИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ

сборник учебно-методических материалов
для направления подготовки 37.03.01 Психология

2017 г.

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
факультета социальных наук
Амурского государственного
университета

Составитель: Бадалян Ю.В..

Зоопсихология и сравнительная психология: сборник учебно-методических материалов для направления подготовки 37.03.01 – Психология – Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 20 17.

© Амурский государственный университет, 20 17

©Кафедра психологии и педагогики, 2017

© Бадалян Ю.В., составление, 2017

СОДЕРЖАНИЕ

1. Краткое изложение лекционного материала	4
2. Методические рекомендации (указания) к практическим занятиям	34
2. Методические указания для самостоятельной работы студентов	35

1. КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

Тема 1. Предмет и задачи зоопсихологии. История формирования науки

Зоопсихология – наука, изучающая различные формы психической деятельности животных. Предметом этой науки является исследование проявлений, закономерностей и эволюции психического отражения на уровне животного; изучение происхождения и развития в онто- и филогенезе психических процессов у животных и предпосылках и предыстории человеческого сознания (К. Фабри, 1999). Объектом зоопсихологии является поведение животных, которое проявляется во внешней, преимущественно двигательной активности животного, направленной на установление жизненно необходимых связей организма со средой.

Связь с другими науками. Кроме зоопсихологии, поведение животных изучают: этология, нейрофизиология высшей нервной деятельности, психогенетика, бионика и др.

Этология – наука, изучающая биологические основы поведения животных, приспособление к среде обитания. Этологические исследования основаны на наблюдениях за животными в естественных условиях среды, но также и в ходе лабораторного эксперимента. Результаты наблюдений позволяют составить этограмму – характеристику всех двигательных реакций животного. Становление этологии как самостоятельной науки относится к 30-м годам XX века и связано с именами австрийского ученого К. Лоренца и голландского ученого Н. Тинбергена (лауреаты Нобелевской премии по медицине, 1973 г., совместно с К.Фришем.). Ими разработана теория поведения животных, основанная изучении внешних и внутренних механизмов поведенческих актов, запускаемых с помощью определенных пусковых стимулов – релизеров. Н. Тинберген (Tinbergen, 1963) четко определил круг основных проблем, которые должна изучать этология. Анализ поведенческого акта, по мнению Тинбергена, можно считать полноценным, если после разностороннего описания его феноменологии исследователь получит возможность ответить на следующие 4 вопроса:

- какие факторы регулируют проявление данного поведения?
- каков способ его формирования в онтогенезе?
- каковы пути его возникновения в филогенезе?
- в чем состоят его приспособительные функции?

Эти знаменитые «4 вопроса Тинбергена» фактически являются лаконичной формулировкой теоретической основы всей современной науки о поведении.

Сравнительная психология рассматривает проблему антропогенетически значимых черт высших позвоночных, особенно приматов. Особой областью этого раздела является изучение интеллекта и рассудочной деятельности животных.

Прикладное значение зоопсихологии. Человеку необходимо знание о поведении животных с древних времен — при охоте, при одомашнивании, при содержании дома; в целях промышленного разведения животных и т. д.

Изучение зоопсихологии позволяет решать следующие задачи:

1. выявляет биологические корни психической деятельности человека и закономерности происхождения и развития его сознания;
2. позволяет понять биологические основы развития детской психики;
3. вносит вклад в педагогическую психологию: общение детей с животными имеет большое воспитательное и познавательное значение
4. без данных зоопсихологии не может обойтись антропологии при решении проблемы происхождения человека;
5. изучение особенностей психической деятельности животных позволяет понять некоторые причины психических болезней людей.

Новое направление взаимодействия человека и животного - анимотерапия — область психотерапии, где животное воздействует на человека, при этом повышается и улучшается эмоциональное состояние человека; снижается стресс. Этот метод часто используется в работе с детьми, имеющими отклонения в психическом и физическом развитии. Положительные результаты дости-

гаются, если в процессе участвуют животные (лошади - гиппотерапия, дельфины - дельфинотерапия, собаки и др.).

История формирования науки

В трудах французского натуралиста Жана Бюффона (1707—1788) систематизированы данные не только о морфологических особенностях разных видов животных, но и об их образе жизни, нравах и привычках. Ученый выступил с критикой антропоморфического подхода в трактовке поведения животных. Он указывал, что одни животные «умнее других», т.е. допускал различия в их умственных способностях. Бюффон выступил против применения понятия «разум» к более элементарным формам поведения животных и тем самым способствовал созданию основ классификации отдельных форм поведения.

Одно из первых научных определений инстинкта дал немецкий ученый Г. Реймарус (1694—1768). Он допускал наличие у животных действий, которые можно сопоставить с разумным поведением человека. Реймарус, так же как и его современники включал в эту категорию прежде всего способность к подражанию и обучению.

Систематическое изучение поведения животных начинается с середины XIX века. Одним из первых экспериментальное исследование и сравнительную оценку некоторых его проявлений провел директор Парижского зоопарка Фридрих Кювье (1773—1837). Его вклад в развитие науки о поведении животных заключался в следующем:

- он 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.

Решающее значение для возникновения и развития сравнительных и экспериментальных исследований поведения и психики животных имели труды Чарлза Дарвина (1809—1882). Дарвин впервые использовал объективный метод изучения психики, хотя и реализованный в форме наблюдения, а не эксперимента. Он впервые применил принцип объективного анализа к таким психическим явлениям как выражение эмоций, которые до того момента считались наиболее субъективными. Вклад Ч. Дарвина в проблему мышления животных состоит в следующем: впервые было введено представление о трех составляющих поведения и психики животных — инстинкт, способность к обучению и «способность к рассуждению». Дарвин полагал, что зачатки разума («способность к рассуждению» — reasoning) так же присущи многим животным, как инстинкты и способность к формированию ассоциаций (т.е. к обучению).

К проблеме сходства психики животных и человека обратился друг и единомышленник Дарвина Джон Роменс (1848-1894). Он стремился доказать единство и непрерывность развития психики на всех уровнях эволюционного процесса. Его работы представляли собой первую попытку обобщить факты разумного поведения животных.

Английский психолог Конвей Ллойд Морган (1852—1936) исследовал проблему соотношения инстинктов и обучения в поведении животных. Морган выступал против антропоморфизма в трактовке феноменов поведения животных. Он автор «правила экономии», известного как «канон Ллойда Моргана». Согласно «правилу экономии» «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». Это положение особенно важно при анализе и трактовке сложных форм поведения животных, при решении вопроса о том, можно ли их считать проявлениями разума.

В работах К. Л. Моргана были сформулированы следующие положения, важные для развития науки о поведении, в частности о зачатках мышления:

- взаимодействие инстинкта и приобретенных поведенческих реакций;
- существует биологическая предрасположенность к некоторым формам обучения;
- при изучении мышления животных необходимо следовать «правилу экономии».

Следующий этап в изучении поведения животных, наиболее сложных форм их психики, был связан с введением объективных методов исследования. В первом десятилетии XX века начинает формироваться физиология высшей нервной деятельности, заложившая фундамент изучения физиологических основ психических явлений.

Практически параллельно Э. Торндайк в США разрабатывал основы экспериментальной психологии, а в России Иван Петрович Павлов (1849-1936) создавал 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. Павлов рассматривал условный рефлекс как универсальный приспособительный механизм. В дальнейшем метод условных рефлексов послужил одним из основных способов объективного изучения физиологических механизмов поведения и психики животных.

Американский ученый Эдвард Торндайк (1874-1949) наряду с И. П. Павловым считается основателем научного метода исследования процесса обучения у животных в лабораторных условиях. Э. Торндайк в своих исследованиях применил метод так называемых «проблемных ящиков». Он сформулировал ряд законов поведения при решении животным задач, основанном на «пробах и ошибках», ввел количественные оценки этого процесса и способ его графического отображения. Впервые дал сравнительную характеристику способности к обучению животных разных видов; показал, что в основе поведения, которое можно расценить как проявление разума, во многих случаях лежат и другие, более простые по своей природе процессы.

Бихевиоризм. Работы Дж. Уотсона, Б. Скиннера и других. Создателем бихевиоризма (от англ. behavior) был американский ученый Джон Уотсон (1878-1958). Он выдвинул радикальную для своего времени (начало XX века) идею о том, что предметом психологии животных и/или человека должно быть только такое поведение, проявления которого можно зарегистрировать и оценить количественно. Основные положения бихевиоризма Дж. Уотсон четко сформулировал в программной статье в 1913 г. «Психология глазами бихевиориста». Он утверждал:

- поведение построено из секреторных и мышечных реакций организма, которые в свою очередь детерминированы действующими на животное внешними стимулами;
- анализ поведения следует проводить строго объективно, ограничиваясь регистрацией внешне проявляющихся феноменов;
- основным содержанием экспериментальной психологии является регистрация реакций в ответ на строго дозированное и контролируемое раздражение.

Эти положения произвели настоящий переворот в экспериментальной психологии. Наиболее сильно бихевиоризм затронул развитие американской психологии. Большой вклад в развитие бихевиоризма внес американский исследователь Берхаус Ф. Скиннер (1904-1990). Он создал один из наиболее известных ныне методов изучения инструментальных, или оперантных, условных рефлексов (так называемая скиннеровская камера). Некоторые из бихевиористов (Epstein, Premack, Shusterman и др.) предпринимали попытки трактовки поведения животных в терминах теории «стимул-реакция», подобно тому, как приверженцы павловского учения о высшей нервной деятельности пытались объяснять сходные факты как совокупность условных рефлексов.

Психологическую концепцию американского исследователя Эдварда Толмена (1886-1959) иногда называют необихевиоризмом. Она основывается на признании целенаправленности в поведении животного. С точки зрения Толмена, в процессе обучения животное приобретает знания обо всех деталях ситуации, сохраняет их в форме внутренних представлений и может использовать в «нужные» моменты. У животного формируется некая «когнитивная карта», или «мысленный план», всех характеристик лабиринта, а затем по нему оно строит свое поведение. Придерживаясь в целом бихевиористской схемы «стимул-реакция» для объяснения своих данных, Толмен ввел представление о так называемых промежуточных переменных, т.е. внутренних процессах, которые «вклиниваются» между стимулом и ответной реакцией, определяя характер ее течения. К промежуточным переменным он относил, в частности, мотивацию и формирование мысленных (внутренних) представлений. Представления Э. Толмена лежат в основе практически всех современных

исследований когнитивных процессов у животных. Основные результаты его работ были изложены в монографии «Целенаправленное поведение животных и человека» (1932).

В отечественной физиологии сходные представления развивал Иван Соломонович Бериташвили (или Беритов, 1884—1974), создатель Института физиологии Грузинской АН и известной грузинской нейрофизиологической школы. Еще в конце 20-х годов XX в. Бериташвили начал оригинальные экспериментальные исследования способности животных к отсроченным реакциям. На их основе была создана гипотеза о «психонервных образах», согласно которой поведение собаки, поставленной в ситуацию решения задачи, определяется не действующими в данный момент стимулами, а мысленными представлениями о них, или их образами. Труды школы И. С. Бериташвили, наравне с работами Э. Толмена, стоят у истоков современных исследований когнитивных процессов у животных. Ученики Бериташвили исследуют нейрофизиологические механизмы отсроченных реакций у животных и закономерности пространственной памяти. В них подтверждается его гипотеза о существовании у животных «психонервного процесса представления».

Тема 2. Методы зоопсихологических исследований

Ведущим методом изучения поведения животных является метод наблюдения, как в естественных условиях, так и при проведении эксперимента. Психологический анализ поведения животного основан на подробном изучении движений животного в процессе решения конкретных задач.

Применение метода «открытого поля» позволяет оценить ориентировочно-исследовательскую и нервно-психическую реакцию животного. Исследователь учитывает количество пересеченных квадратов, вставание на задние конечности, умывание (груминг), времена нахождения в центре поля, количество болюсов. Все показатели оцениваются по балльной шкале.

Метод лабиринта позволяет оценить способности животного к научению, возможности пространственной ориентации. Самый простой лабиринт имеет вид Т-образного коридора, в одном конце которого животное получает награду, а в другом – наказание. Результаты оцениваются по числу совершенных ошибок и скорости достижения цели.

Метод обходного пути предполагает прохождение одной или нескольких преград на пути к цели. Оценивается скорость и траектория движения животного при прохождении преграды.

Метод проблемного ящика (проблемной клетки) позволяет исследовать сложные формы научения и элементарную рассудочную деятельность животного. Перед животным ставятся задачи, как выйти, или, проникнуть в клетку, где находится приманка; достать приманку, находящуюся в малодоступном месте с помощью различных приспособлений – палки, составленных ящиков и др.

Метод выбора по образцу – животное должно выбрать среди различных объектов один, ориентируясь на определенный образец. Методика "Выбор по образцу" разработана Н.Н. Ладыгиной-Котс, позволила детально изучить зрительные восприятия шимпанзе. Было установлено, что они различают все цвета спектра и тонкие оттенки цветов; различают геометрические плоскостные и объемные фигуры: треугольники, многоугольники, шары, пирамиды, конусы и т.п. Эта методика получила большую популярность у исследователей поведения и рассудочной деятельности животных.

Метод дифференцировочной дрессировки направлен на выявление способности животного к различению нескольких объектов или признаков. Правильный выбор животного вознаграждается, совершение ошибки – наказывается. Метод используют для изучения формирования памяти, способностей к обобщению, формирования необходимого поведения.

Метод депривации – ограничение естественного поведения, изоляция от привычной среды. Д. Сполдинг в 1872г. содержал ласточек в тесных клетках, а затем выпустил на волю, и видел, что их полет ничем не отличался от полета нормальных ласточек. На основании своих экспериментов ученый высказал предположение, что наряду с поведением, которое формируется путем обучения, существуют и врожденные его формы, проявляющиеся в соответствующий период развития без специального опыта или обучения.

Этограмма – метод описания всех двигательных реакций животного, отражающих его психическое состояние.

Тема 3. Основные формы поведения животных

К. Лоренца о структуре поведенческого акта В основу своей первоначальной концепции Лоренц положил деление поведения на две категории: врожденное (собственно инстинктивное) и приобретенное (сформированное за счет индивидуального опыта, обучения). Каждая последовательность поведенческих актов рассматривалась К. Лоренцом, как сложное взаимодействие инстинктов и обучения.

Первой стадией поведенческого акта является поисковое поведение. На данной стадии животное, пришедшее в состояние специфической готовности к какому-то виду деятельности (например, готовности к размножению), активно ищет стимулы, при действии которых эта деятельность могла бы осуществиться. Так, в начале сезона размножения самцы некоторых видов птиц выбирают место для гнезда и охраняют занятый участок, ожидая появления самки. Пение самца около дупла привлекает к нему самку того же вида, поисковое поведение которой направлено именно на поиск поющего самца. Лоренц называет эту фазу поведенческого акта поисковой (или аппетентной - *appetitive*). Поисковое поведение может широко варьировать, часто представляет собой сложный комплекс реакций и характеризуется "спонтанностью", так как оно проявляется главным образом под влиянием внутренних стимулов. Поисковая фаза строится на врожденной основе, но в ходе онтогенеза эта основа дополняется приобретенными реакциями. Именно поисковое поведение является средством индивидуального приспособления животных к окружающей среде, причем это приспособление бесконечно разнообразно по своим формам. Основу формирования поискового поведения в онтогенезе составляют такие процессы, как привыкание и обучение во всех его многообразных формах. Именно к поисковой фазе поведенческого акта относятся и проявления элементарной рассудочной деятельности животных, когда для достижения цели животное в новой для него ситуации оперирует ранее сформировавшимися у него понятиями и уловленными им эмпирическими законами, связывающими предметы и явления внешнего мира (Крушинский, 1986). Окончание этой фазы наступает, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций.

Завершающий акт. В отличие от варибельного по форме поискового поведения непосредственное осуществление стоящей перед животным цели, удовлетворение руководившего им побуждения происходит в виде видоспецифических фиксированных комплексов действий. Они лишены приобретенных элементов и могут совершенствоваться в онтогенезе только за счет созревания 18 ответственных за них структур мозга, но не за счет обучения. Типичные примеры таких действий - различные формы угрожающего и полового поведения. Подчеркивая тот факт, что реакции типа завершающих актов у всех представителей вида (или более крупной систематической категории) одинаковы и проявляются у молодых животных без специального обучения, Лоренц назвал их эндогенными движениями. Именно реакции типа завершающих актов и представляют собой, по Лоренцу, инстинкт в чистом виде, как он был определен выше. Как уже указывалось, такие реакции могут быть более устойчивыми в филогенезе, чем многие морфологические признаки.

Простая схема "поисковое поведение – завершающий акт", которую обычно используют для описания поведения, в чистом виде наблюдается только при выполнении относительно простых поведенческих актов. Чаще же всего каждый акт поведения, развивающийся по классической схеме, оказывается включенным в более сложную систему. Так, например, в некоторых случаях поисковое поведение приводит не к завершающему акту, а к такому сочетанию раздражителей, которое стимулирует следующую фазу поискового поведения. Для определения таких форм многостадийного поискового поведения ученик Н. Тинбергена, Берендс ввел понятие "иерархии поискового поведения".

Оборонительное поведение

С точки зрения физиологии ВНД у животных существует две основные формы оборонительных реакций: активно-оборонительная и пассивно-оборонительная. Их наличие и степень проявления у животных зависит как от генотипических факторов, так и от условий окружающей среды. Пассивно-оборонительная реакция проявляется в виде боязни новых раздражителей, людей, животных. Животное старается убежать или спрятаться. Если это не удастся, то оно может

замереть в неподвижной позе, прижаться к земле. Степени проявления пассивно- оборонительной реакции могут быть различны.

Активно-оборонительная реакция выражается в виде агрессии, направленной на представителей своего или другого вида, человека или на другие раздражители. Она заключается в демонстрации угроз или непосредственном нападении. Оборонительные реакции имеют колоссальное значение в жизни животного. Своевременно проявленная осторожность или боязнь опасности способствует сохранению жизни животного.

Агрессия - это действия животного, адресованные другой особи и приводящие к ее запугиванию, подавлению или нанесению ей физических травм. Обычно агрессивное поведение рассматривается как составная часть внутривидового агонистического поведения, но иногда говорят и об агрессивности хищника по отношению к жертве и т.п. Под агонистическим поведением понимается сложный комплекс действий, наблюдаемый во время конфликтов между особями одного вида и включающий взаимные угрозы, нападения на соперника, бегство от него, преследования и демонстрации подчинения. Фактически агрессия представляет собой некую мотивацию, имеющую врожденный компонент, обогащаемую и трансформируемую в течение всей жизни животного. Она может обслуживать различные потребности, более того, может становиться наиболее легко реализуемой мотивацией. Агрессия самым тесным образом связана с эмоциональной сферой животного. Можно выделить разные типы агрессии, например: внутривидовая, территориальная, межвидовая.

Внутривидовая агрессия. Данная группа объединяет половую, материнскую, а также иерархическую агрессии, т.е. проявляется в контексте социо-полового поведения. Объектами данной агрессии являются другие члены стаи. Этот тип агрессии всегда направлен на социального партнера, носит в сильной степени ритуализированный характер и часто прекращается после того, как один из них принимает позу подчинения или уходит. Позы доминирования и подчинения отрабатываются при общении с другими животными в процессе онтогенеза.

Территориальная агрессия. Агрессия этого типа направлена вовне, объектом такой агрессии могут быть не только особи того же вида, но и представители других видов, а также в определенной ситуации любые движущиеся объекты, нарушающие границы высокоценных зон территории. Размеры этой зоны зависят от многих факторов. Характерным свойством территориальной агрессии является то, что наиболее сильно она проявляется в центре личной территории животного и ослабевает по мере приближения к ее границам. Достаточно часто эта агрессия носит межгрупповой характер, когда одна стая собак охраняет свою территорию от посягательств на нее другой.

Разумеется, территориальная агрессия сопровождается ритуальными демонстрациями, она может сдерживаться демонстрациями подчинения, но блокируется лишь бегством нарушителя с охраняемой территории. Проявление данных типов агрессии у собаки начинается по мере взросления и формирования понятий "свой" и "чужие". Именно после завоевания места на взрослой иерархической лестнице, с получением социального статуса, животное оказывается перед необходимостью охраны территории своей стаи от вторжения чужаков, особенно из соседней группы.

Межвидовая агрессия может проявляться по отношению к животным других видов в самых разных ситуациях. Это, прежде всего, агрессия на вторжение чужака на личную территорию данной особи. В данном случае это фактически проявление территориальной агрессии.

Гормонально обусловленная агрессия. Возникновение агрессии в большой степени связано с гормональным статусом организма. Многочисленные исследования веществ, вызывающих агрессию, не дали однозначного ответа на вопрос, есть ли универсальное, хотя бы для млекопитающих, вещество, ответственное за развитие агрессии. Безусловно, среди гормонов с агрессией непосредственно связан тестостерон. В работах лаборатории Д.К. Беляева было показано уменьшение его уровня у животных, селектируемых на низкую агрессию. Однако тестостерон связан далеко не со всеми типами 20 агрессивных реакций. Отсутствие данного гормона отменяет только половые и социальные потребности и удовлетворяющие их мотивации.

Адреналин-зависимая агрессия. Фактически каждая агрессивная реакция сопровождается выделением в кровь адреналина, а иногда и возникает на фоне его выбросов. В тех случаях, когда речь идет о социо- половой агрессии, на ее проявление, как мы уже указывали, оказывает серьез-

ное влияние тестостерон, дополняющий действие адреналина. К данной категории можно отнести, например, агрессию, вызванную страхом, которую К. Лоренц называет критической реакцией. В данном варианте агрессивная мотивация обеспечивает удовлетворение потребности в самосохранении. Агрессия тем сильнее, чем сильнее страх.

Переадресованная агрессия. В случае невозможности вступить в непосредственный контакт с другой собакой или человеком, животное может переадресовать агрессию окружающим предметам или более слабым особям. Подобное поведение часто демонстрируют молодые кобели, у которых не хватает уверенности в своих силах, чтобы навязать конфликт «высокоранговому» животному. В такой ситуации они нападают на какой-нибудь более безопасный объект. Подобная стратегия, несомненно, является выигрышной, поскольку, с одной стороны, дает выход возбуждению, с другой стороны, позволяет его излить в безопасных формах.

Агрессия вызванная помехой охватывает значительный круг ситуаций. Она обслуживает или подготавливает возможности для удовлетворения практически любой потребности. Убедимся на примерах. Выделяемая многими исследователями пищевая агрессия, борьба за пищу - всего лишь частный случай агрессии на помеху: некто, будь то другая собака или человек, мешает получить голодной собаке кусок. Агрессия устраняет помеху и способствует удовлетворению пищевой потребности. Говоря об агрессии на помеху, следует разобрать очень важный ее вариант, когда помехой является неодушевленный предмет и животное на него нападает, часто с угрожающим рычанием.

Немотивированная агрессия. В ряде случаев агрессивная реакция является явно немотивированной. Она выражается в том, что собака, только что миролюбиво настроенная, внезапно начинает кусать окружающих и своего хозяина, в первую очередь. Вспышки этой агрессии происходят в момент возбуждения, совершенно несвязанного с конфликтной ситуацией, например, в игре или при встрече с хорошо знакомым человеком. Считается, что немотивированная агрессия связана со спонтанными выбросами адреналина, способствующим резкой иррадиации возбуждения.

Роль агрессии во взаимоотношениях животных. Агрессия играет огромную роль в социальных отношениях животных. Ее биологическое значение широко обсуждается учеными. К. Лоренц (1963) считает ее ведущим фактором, определяющим формирование сообщества. Он указывает, что в индивидуализированном сообществе дружеские отношения между отдельными его членами встречаются только у животных с высокоразвитой агрессией и что степень групповых связей между животными тем прочнее, чем агрессивнее внутривидовые отношения. Л.В. Крушинский (1978) ставит под сомнение ряд обобщений Лоренца. Он утверждает, что у животных с высокоразвитой психикой на многообразие отношений в сообществах, а тем самым и на эволюционные процессы, несомненно, большое значение оказывает рассудочная деятельность, взаимопомощь и сотрудничество между особями.

Тема 4. Зоосоциальное поведение

Роль химической коммуникации в размножении. Во всех процессах, связанных с размножением, важнейшую роль играет химическая или ольфакторная коммуникация.

1. Индивидуальный запах. Как мы уже говорили, запах представляет собой своеобразную "визитную карточку" животного. Он сугубо индивидуален, но, в то же время, видоспецифичен. 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 и секретов специфических желез. Источниками запаха служат продукты неполного анаэробного окисления секретов, выделяемых животным. Огромную роль в создании индивидуального запаха играет микробный пейзаж. У многих видов млекопитающих самец во время гона приобретает очень сильный специфический запах (олени, антилопы, козы, кабаны). При спаривании он сообщает "самцовый запах" и самке, чем предупреждает покрытие другими самцами.

2. Феромоны и их роль в половом поведении. Микроорганизмы, обитающие в организме животного, принимают активное участие в синтезе феромонов. В период размножения у самок усиливается секреция мускусных желез, одновременно в составе их секрета появляются половые гормоны и специфические половые феромоны. В еще большем количестве во время течки эти ве-

щества содержатся в моче. Они способствуют созданию запаха, привлекающего самцов, у которых в этот период резко усиливается восприимчивость к соответствующим феромонам. Так, в этот период реакция на мускус у млекопитающих оказывается положительной, в другое время она бывает отрицательной, что способствует равномерному распределению особей на территории. Секретция желез и маркировочная активность усиливается не только у самок, но и у самцов. Например, в период размножения препуциальные железы кабанов-самцов начинают обильно выделять густую жидкость, оставляющую на следу резкий запах. У бобров задерживающаяся в особых мешках в области гениталий моча в результате соответствующих биохимических процессов приобретает темный цвет и специфический очень стойкий запах. Оставляемые представителями обоих полов на возвышенных участках берега порции этой так называемой "бобровой струи" служат одним из средств, облегчающих встречи самцов и самок. Огромную роль играет обоняние и феромоны в жизни насекомых. Так, самцы некоторых бабочек улавливают специфический запах самки при наличии нескольких молекул в кубическом метре воздуха. Кроме привлечения представителей противоположного пола, феромоны оказывают огромное влияние на социальное и половое поведение и регулируют функции размножения. Моча агрессивных самцов содержит специфический феромон агрессии, в состав которого входят метаболиты мужских половых гормонов, который может способствовать возникновению агрессии у доминирующих самцов и реакции подчинения у низкоранговых особей. Лабораторные исследования показали, что запах мочи самцов домашних мышей помимо агрессии вызывает у особей того же вида много других поведенческих и физиологических реакций. Запах незнакомого самца подавляет исследование новой территории другими самцами, привлекает самок.

В природе очень важным фактором для размножения является плотность популяции и степень напряженности иерархических отношений в ней. Иерархия в популяции способствует стабилизации численности и препятствует беспредельному размножению. В стабильной популяции размножаются, как правило, только высокоранговые животные. Животные, находящиеся на низшей ступени иерархии обычно проявляют высокую степень стресса, который обычно возникает в результате любых неблагоприятных физических или психических воздействий. У таких животных происходит угасание половой активности, задержка созревания половых продуктов и др.

3. Психологическая кастрация. Как утверждает Е.Н. Панов (1983), низкий уровень рождаемости в стаях волков существует из-за открытого деспотизма наиболее высокоранговых особей. Хотя в большой группе волков может быть несколько готовых к репродукции животных, обычно размножается только одна пара. Доминирующая самка в период гона изгоняет других половозрелых самок. Жесткое иерархическое ранжирование наблюдается в волчьей стае и среди самцов. Поведенческий ритуал главного самца дает ему почти исключительное право участия в размножении. Важно отметить, что при нарушении сложившейся иерархической структуры (например, при удалении из группы главного самца или главной самки) рождаемость увеличивается. Способность доминантов одним своим присутствием устранять половых конкурентов, получило название психологической кастрации. Аналогичные ситуации описаны у волков, гиеновых собак, некоторых видов приматов и многих других видов животных.

4. Синхронизация размножения. Гормоны и феромоны способствуют синхронизации размножения у разных особей в популяции. Очевидно, что самцы и самки должны быть готовы к размножению одновременно. Под действием гормонов, секретия которых зависит от времени года и особенно от длины светового дня, у самки наступает состояние эструса. Но окончательная "пригонка" происходит, когда самец и самка оказываются вместе, так, половое созревание самки ускоряет одно только присутствие самца, даже если он заключен в клетку.

5. Неравноценность полов в эволюции. В процессе эволюции мужские и женские организмы играют разные роли. Проблему неравноценности полов подробно исследовал российский ученый В.А. Геодакян, который показал целесообразность этого явления для существования вида. На всех стадиях полового процесса мужской пол подвергается более жесткому воздействию естественного отбора. Известно, что на всех этапах онтогенеза смертность самцов выше, чем самок. Этот процесс начинается фактически с момента оплодотворения, в процессе которого участвуют миллионы сперматозоидов и считанные единицы яйцеклеток. Показано, что среди эмбрионов ран-

них стадий развития значительно преобладают мужские. Даже, несмотря на то, что в период эмбрионального развития мужских эмбрионов гибнет больше, чем женских, доля рожденных самцов млекопитающих несколько превышает долю рожденных самок. Анализ пороков развития эмбрионов и новорожденных показал, что для самок характерны пороки развития атавистического характера, в то время как для самцов характерны оригинальные пороки, носящие футуристический характер и являющиеся как бы пробами и ошибками эволюции. К моменту прекращения молочного вскармливания количество самцов и самок в пометах обычно уравнивается. В следующие возрастные периоды самцы гибнут как от разнообразных пороков развития, так и вследствие более высокой, чем у самок, активности.

Таким образом, женский пол обеспечивает количественную сторону процесса - чем больше самок, тем выше для вида шансы для выживания и размножения. Женский пол сохраняет консервативные программы вида и обеспечивает их передачу потомству. Поэтому биологически выгодно, чтобы женские особи были менее изменчивы и более устойчивы ко всяким воздействиям. Этому же способствует и то, что у подавляющего большинства видов самки не имеют яркой окраски и других украшений, характерных для самцов, что делает их менее заметными для конкурентов и хищников. Мужским особям свойственна более высокая изменчивость, которая обеспечивает выживаемость вида и его адаптацию к условиям среды обитания. Самцы первыми реагируют на неблагоприятные воздействия, часть из них погибает. Оставшиеся в живых передают свои признаки, оказавшиеся полезными в данных условиях, потомству. Потеря самок сказывается главным образом на возможном числе потомков. Элиминирование наименее приспособленных к данным условиям особей способствует изменению качества потомства в нужном направлении и приносит пользу виду, способствуя его адаптации, обеспечивая эволюцию.

Соответственно, самцы представляют собой как бы модель, на которой природа испытывает различные изменения, могущие иметь значение для эволюции вида. Они представляют лабильную часть популяции, ее передовой отряд, продвинутый далеко вперед навстречу факторам среды. Между ними и золотым ядром популяции - самками существует определенная дистанция, необходимая для отбора из многих вариантов самцов наиболее удачных и достойных для включения в генофонд вида. Именно поэтому в размножении принимает участие лишь малая толика самцов от числа родившихся. Основная часть самцов в природе обречена на безбрачие. В популяциях стадных животных кроме основных, активно участвующих в размножении, всегда существует некий резерв самцов, которые обычно держатся на периферии или несколько поодаль от основного стада. Так, на лежбищах морских котиков и моржей, кроме самцов, владеющих "гаремами" самок, всегда присутствует довольно много холостых самцов, называемых периферийными. Когда владельцы гаремов, истощенные голоданием, драками и спариванием, через 20-30 дней бросают самок и уходят в холостяцкие стада, их места тотчас занимают периферийные самцы. Жестокая конкуренция за право оплодотворения существует между самцами. При этом отбор идет в двух направлениях. С одной стороны, самцы ожесточенно сражаются друг с другом, отстаивая право сильнейшего, а с другой стороны, самки выбирают наиболее привлекательных, здоровых и осуществляющих самую правильную стратегию ухаживания. В брачный период многие животные образуют массовые скопления, которые способствуют ожесточению полового отбора.

• Репродуктивная изоляция. Разные биологические, даже весьма близкие, виды при нормальных условиях в природе практически никогда не скрещиваются. Это происходит за счёт изоляции, обусловленной рядом причин:

- о географической;
- о экологической;
- о репродуктивной.

Географическая изоляция, которая еще называется пространственной, заключается в невозможности спаривания разных видов из-за возникновения непреодолимых географических препятствий (образования гор или рек). Экологическая изоляция - это изоляция, при которой животные не имеют возможности скрещиваться из-за неодинаковых сезонов или мест размножения. Так, два весьма обычных для средней полосы и обитающих в одних и тех же биотопах вида лягушек, в природе никогда не скрещиваются. Это происходит благодаря тому, что лягушки зимуют в раз-

личных местах, травяная - на дне водоемов, а остромордая - на суше. В силу этого травяные лягушки просыпаются и отправляются метать икру в водоемы на несколько недель раньше. К тому моменту, когда в те же самые водоемы приходят остромордые лягушки, у травяных период размножения заканчивается.

Репродуктивная изоляция обусловлена различием в ритуалах ухаживания и строении половых органов. Сигналы, служащие для выполнения всех функций брачного поведения, и ответная реакция на них строго видоспецифичны. Особи одного вида реагируют на сигналы, свойственные только данному виду. Однако отдельные компоненты комплексных сигналов разных видов могут быть весьма похожи. Так, например, самцы бабочки сатира, которых изучал Н. Тинберген, могут преследовать в полете других бабочек, мух, птичек. Преследование - это реакция самца на появление самки. Эту реакцию могут запускать любые удаляющиеся предметы, даже листочки или собственная тень. Второй этап брачного поведения сатира - приземление. Если летящий предмет или животное другого вида приземляются, то брачное поведение самца продолжается, если полет затягивается - самец переключается на другой летящий объект. Самка другого вида не может продемонстрировать правильную серию реакций на полную последовательность действий по ухаживанию, поэтому межвидового спаривания не происходит.

Типы брачных отношений

В мире животных существует несколько типов брачных отношений.

1. Моногамия, при которой животные образуют более или менее стойкие супружеские пары.

2. Полигамия, при которой один самец спаривается с несколькими, иногда с несколькими десятками самок.

3. Полиандрия, при которой одна самка спаривается с несколькими самцами.

Моногамия. Чаще всего моногамия встречается у птенцовых птиц и незрелорождающих млекопитающих, чьи птенцы или детеныши рождаются голыми и слепыми, с несовершенной терморегуляцией и поэтому первое время нуждаются в постоянном обогреве и практически непрерывном кормлении. Выжить такие птенцы или детеныши, особенно в суровых климатических условиях, могут только тогда, когда один из родителей согревает их своим телом, а другой доставляет пищу. Таким образом, эволюция моногамии основана на выгоде заботы о потомстве со стороны обоих родителей. Встречается моногамия и среди выводковых птиц, то есть среди таких, у которых птенцы выходят из яиц зрячими, покрытыми густым пухом и способными почти сразу же следовать за родителями, постепенно обучаясь добывать пищу. Таковы, например, гуси, лебеди или куропатки. Несмотря на то, что пары некоторых видов птиц сохраняются в течение нескольких лет, совместную жизнь они ведут только в период гнездования. После распада выводков птицы практически перестают узнавать друг друга. Восстановление пары происходит только на следующий сезон размножения. Это связано с тем, что птицы имеют обыкновение из года в год возвращаться на место прежнего гнездования. Устойчивые пары, сохраняющиеся вне сезона размножения, известны у очень малого числа видов птиц, например, у некоторых видов гусей и врановых.

У одних видов млекопитающих существование пары ограничивается только временем совоплощения, после которого самец оставляет самку. Для других видов характерно сохранение пары на протяжении одного сезона размножения. Наконец, редкое явление составляют постоянные пары, не распадающиеся на протяжении всей жизни животных. Существует и целый ряд переходных форм. Так, у причисляемых обычно к моногамам лосей пары очень неустойчивы, самцы нередко меняют самок или удерживают возле себя несколько самок. Бобры в разных географических областях ведут себя либо как полигамы, либо как моногамы. Моногамные лисицы проявляют иногда явно полигамные наклонности.

Как показывает статистика, склонность к моногамии преобладает примерно в 150 семействах птиц и отсутствует или выражена в слабой степени только у представителей 20 семейств. Среди примерно четырех тысяч видов млекопитающих, обитающих на нашей планете, моногамия или, по крайней мере, некоторая склонность к ней отмечается не более чем у 200 видов, что составляет всего лишь 5 процентов от общего числа видов млекопитающих. Причина столь резких

различий между этими классами заключается в том, что у млекопитающих самка, имея при себе ею самой вырабатываемый запас пищи для детенышей, в известном смысле независима в своих действиях и при достатке корма может пренебречь помощью со стороны себе подобных. Что касается птиц, то здесь мамаша-одиночка вынуждена одновременно обогревать яйца и добывать пропитание, что зачастую оказывается задачей невыполнимой.

Существует предположение, что моногамия может возникать у животных с небольшими численными ресурсами. Чем меньше животных данного вида, тем быстрее происходит переход к моногамной семье.

Единичные случаи моногамии наблюдаются у низших позвоночных. Так, отмечено сохранение устойчивых пар у некоторых видов рыб семейства цихлидовых. Отмечены и отдельные проявления моногамии у ряда беспозвоночных, например, у пустынных мокриц и некоторых видов жуков.

У некоторых видов глубоководных рыб-удильщиков самцы, найдя самку, которая превышает его размерами в 100, а иногда и 200 раз, впиваются в ее кожу острыми зубами и остаются в таком положении до конца своей жизни. Потеряв способность самостоятельно добывать и переваривать пищу, самец очень скоро утрачивает глаза, ротовое отверстие и кишечник. Его кровеносные сосуды соединяются с сосудами самки, и лишь питательные вещества, поступающие с кровью из организма самки, способны поддерживать отныне существование полностью утратившего свою индивидуальность самца. Подобное явление, представляющее собой крайнюю степень моногамии, является приспособлением к существованию видов с низкой численностью в глубинах океана, где простая вероятность встречи самца и самки достаточно мала. Однако, иногда одна самка удильщика носит на себе не одного, а двух, трех и более паразитических самцов.

Полигамия. Полигамия является наиболее распространенной формой половых отношений у животных. Различают полигамию общую, самочью и самцовую. Под общей принято понимать склонность самцов и самок вступать во время периода размножения в бессистемные копуляции, которые повышают вероятность удачного оплодотворения. Самочья полигамия встречается относительно редко, она состоит в том, что самцы предпочитают одну самку, а самка стремится спариваться со многими самцами. Эта форма полигамии встречается у креветок, самки которых вынуждены спариваться с доминантными самцами с маленькими сперматофорами. После копуляции они спариваются повторно с молодыми самцами, имеющими сперматофоры больших размеров. Отмечена способность к самочьей полигамии у жука-чернотелки. У коралловых рыб найдена полная полигамия с доминированием самочьей полигамии. Исследование нерестового поведения меченых самок (*Amblyglyphidodon leucogaster*) показало, что 84% самок откладывают икру с одним самцом. Однако некоторые самки (16%) нерестятся одновременно с 2-3 самцами. При этом большинство самок нерестятся каждый день и за нерестовый сезон меняют от 3 до 15 самцов. (Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. М., 1998. С. 238). Самочья полигамия не так уж редко наблюдается и у млекопитающих. Это явление характерно для летучих мышей, некоторых видов обезьян, копытных и др. У птиц довольно широкое распространение имеет похожее явление, получившее название полиандрии.

При самцовой полигамии один самец за период размножения оплодотворяет несколько самок. Явление, названное С.А. Савельевым общей полигамией, обычно принято обозначать термином «промискуитет». Характер брачных отношений у животных, принадлежащих к полигамам и моногамам, имеет существенные отличия. Число полигамных видов у всех групп животных значительно выше, чем представителей других биологических групп.

Самцы основной массы полигамных видов млекопитающих после спаривания не удерживают самок возле себя; таким образом, у них не образуются постоянные пары или существование их ограничивается немногими днями. В некоторых случаях оплодотворенная самка, начиная строить семейное гнездо или расширять нору, где она принесет детенышей, сама настойчиво и решительно отгоняет самца. Он ищет другое пристанище, и обычно находит другую неоплодотворенную самку. Во многих случаях это не может помешать ему через некоторое время вернуться к первой самке, успевшей выкормить детенышей и готовой к новому спариванию. Классические примеры полигамии представляют собой стада копытных животных или "гаремы" морских котиков.

ков, моржей или сивучей. Полигамия часто встречается у птиц, что позволяет представить себе механизм половой эволюции, приводящий к столь общим формам поведения.

Период спаривания и связанные с ним явления сильно истощают самцов-полигамов, которые при большой затрате энергии на непрерывную половую деятельность, длительное время почти или вовсе не принимают пищи ("брачный пост" секачей, котиков, оленей и др.). Отсюда значительный процент гибели самцов, принимавших участие в размножении, что наблюдается, например, у оленей и сайгаков в зимние месяцы. Большая, связанная с гоним подвижность, утрата обычной осторожности вызывают повышенную смертность самцов от хищников, что наблюдается у полевок, мышей и др.

Как указывает С.В. Савельев: "Полигамия у высших млекопитающих находится под социальным контролем. Специальные исследования короткохвостых макаков показали, что в стандартном стаде имеются несколько самцов, стоящих чуть ниже самок и находящихся на самом низу иерархической лестницы. Достижение половой зрелости самцы начинали занимать второе место снизу в иерархии, а достигшие половой зрелости самки всегда находились в этой иерархии ниже своих матерей. Половое созревание животных проявлялось в разнообразных формах поведения. Общественные игры, агрессия, мастурбация и акты копуляции свободно допускались у молодых самцов в возрасте от одного года и до половой зрелости. После наступления половой зрелости поведение молодых самцов становилось объектом общественного контроля, а попытки спаривания строго пресекались старшими самцами. Социальный контроль над молодыми самками проявляется значительно слабее. У самок акты копуляции также впервые происходят очень рано, однако частая их повторяемость и копуляция со взрослыми партнерами начинаются лишь в возрасте трех лет. Аналогичное поведение наблюдали и у макаков-резусов. В больших социальных группах взрослые животные отслеживают поведение молодых самцов и самок. Это позволяет полагать, что половые различия в паттернах общественного поведения у взрослых обезьян закладываются уже в раннем возрасте." (Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. М., 1998. С. 240).

Полиандрия. Как уже отмечалось, при полиандрии, также как при самочьей полигамии одна самка спаривается с несколькими самцами. При полиандрии, характерной для птиц, самка откладывает яйца в несколько гнезд, построенных разными самцами. Высиживание яиц и дальнейшая забота о птенцах производится самцами. У видов, обладающих полиандрией, роли самок и самцов изначально перемещены. Самки этих видов имеют более яркую окраску и другие вторичные половые признаки, обычно характерные для самцов. Половое поведение подобных самок также с самого начала в корне отличается от обычных. Они устраивают брачные турниры за обладание самцами, занимают и охраняют гнездовые участки и т.д. Так, самки тропических птиц-якан, отвоевывают от посягательств других самок того же вида, и удерживают за собой площадь, на которой располагаются гнездовые участки 2-4 самцов. Каждый из этих самцов строит свое собственное гнездо, в которое откладывает яйца самка. Если какая-нибудь из кладок погибает, хозяйка территории откладывает в пострадавшее гнездо новую порцию яиц. Полиандрия описана и у некоторых видов куликов, обитающих на территории России, например куликов-плаунчиков. Их повадки во многом сходны с повадками яканы, однако самки не занимаются ни охраной территории, ни гнезд насиживающих яйца самцов. Самки этих куликов выбирают себе самцов и соблазняют их с помощью брачного танца. После спаривания самец, под защитой активно охраняющей его самки, приступает к строительству весьма простого гнезда. После откладки яиц самка отправляется на поиски нового самца. После выполнения своей миссии продолжения рода, самки плаунчиков собираются в стаи и кочуют по тундре в поисках мест кормежки. Реверсия половых ролей у плаунчиков сопровождается и соответствующими физиологическими изменениями. Так, у самок отмечается повышенное содержание мужского полового гормона - тестостерона, способствующего возникновению у них соответствующего поведения. У самцов же в крови накапливается гормон пролактин, способствующий насиживанию яиц и дальнейшему "материнскому" поведению.

Роль разных форм брачных отношений в эволюции. Полигамия и полиандрия, так же как половое размножение, способствует расширению генофонда вида и естественному отбору. Так, например полиандрия и самочья полигамия чаще отмечается у видов птиц, обитающих в сложных

экологических условиях: крайнем Севере, пустынях и т.п. То, что одна самка при этом откладывает яйца или рождает детенышей от разных самцов, повышает шанс выживания ее потомков с определенными генотипами. Более жесткому прессу естественного отбора подвергаются и самцы-полигамы. Брачные турниры между ними оказываются весьма серьезными и часто сопровождаются нанесением друг другу серьезных травм. В отношении к самкам они часто применяют принуждение, удары рогами и т.п., иногда наносят травмы. Самцы-моногамы если и дерутся, то менее ожесточенно, в их отношениях с самкой чаще проявляются элементы "ухаживания". При полиандрии самцы вовсе не враждуют между собой, эту функцию выполняют самки. Коммуникации в половом поведении.

Сигналы. Важную роль при встрече особей разного пола играют противоположного рода сигналы: звуки, запахи и т.п. Эти сигналы можно разделить на две большие группы: адресованные противникам и направленные на привлечение особей другого пола. Ритуализированные сигналы, адресованные противникам, по сути, не отличаются от тех, которые используются в агрессивных столкновениях. Это разнообразные угрожающие звуки и позы; преувеличение размеров тела, впечатление которого создается за счет взъерошивания оперения и шерстных покровов, растопыривания плавников, надувания живота и т.п.

Сигналы, используемые в половом поведении животных, зависят от средства коммуникаций, предпочитаемых разными таксономическими группами. Так, для насекомых, основными сигналами являются звуковые и обонятельные; для рыб, амфибий и птиц - звуковые и зрительные; для млекопитающих - обонятельные, звуковые и в меньшей степени зрительные. Для привлечения особей противоположного пола используются сигналы специального назначения, не применяющиеся в обычной жизни. Особое место занимают хорошо ритуализированные сигналы и действия, используемые в турнирных боях животных. Взаимодействия животных во время турнирных боев отличаются от обычных драк. В это время животные обычно не наносят друг другу травм, опасных для жизни.

Ритуализация полового поведения

Поведение играет ведущую роль как для самого процесса размножения, так и для полового отбора. Отбор идет по пути жесткой выбраковки партнеров, которые ведут себя не совсем "правильно" или недостаточно активно. Так, например, в ритуал ухаживания одного из видов морских птиц - крачек входит подношение самцом самке дара в виде небольшой рыбки, которую самка тут же съедает. При этом оказалось, что самки оказывают явное предпочтение лишь тем самцам, которые преподносят самкам рыбок строго определенного размера: не слишком маленьких, но и не слишком больших. Половое поведение строится главным образом на инстинктивных компонентах и поражает своей консервативностью и стереотипностью. Фактически оно представляет собой комплекс видоспецифических ритуалов, проявляемых в турнирных сражениях и брачных играх.

Половое поведение и агрессия. Готовый к размножению, но еще не имеющей подруги самец свирепо защищает свои владения от всякой попытки вторжения на его территорию. Все поведение самца в этот период агрессивно по самой своей сути, и часть этой бьющей через край агрессивности неизбежно приходится на долю неожиданно появляющейся самки. Поведение самца и самки территориального вида в момент их первой встречи внешне выглядит как территориальный конфликт между двумя самцами. Такую картину мы наблюдаем и у насекомых, и у рыб, и у птиц, и у млекопитающих, ведущих вне сезонов размножения одиночный образ жизни. Особенно сложны взаимоотношения партнеров в этот первый момент образования пары у тех видов, у которых отсутствует половой диморфизм, т.е. самка внешне не отличается или очень слабо отличается от самца. Итак, первая фаза сексуального поведения у самца, в сущности, есть не что иное, как агрессивное поведение. Как указывает Е.Н. Панов, в этом заключается одна из причин того, почему старое деление демонстраций на агрессивные и сексуальные сейчас почти полностью оставлено этологами.

Ход дальнейших взаимоотношений в очень большой степени зависит от поведения самки, поскольку самец в это время то и дело нападает на столь желанную, казалось бы, подругу и ей все время приходится увертываться от него. Самка в это время проявляет максимальную терпимость ко всем злобным выходкам своего кавалера. Наблюдая за воронами, сначала бывает трудно ре-

шить, кто из них самец, а кто самка. Обе особи вначале настроены очень враждебно и внешне неотличимы. Ходят одинаково, угрожают одинаково: встают нос к носу с распушенными на голове перьями и клювами, готовыми к бою. Но потом самка потихоньку уступает и подставляет самцу самое слабое место - затылок. От одного удара в затылок ворона может умереть, и поэтому это является тормозящим жестом. Самец не бьет её, а просто перебирает клювом перья на её затылке. Проходит несколько дней, прежде чем в новообразовавшейся паре наступает равновесие. Однако если самец чересчур агрессивен, а самка недостаточно терпима, то пара распадается, не успев окончательно образоваться. Для самки в этот период более характерно так называемое "умиротворяющее поведение", которое направлено на то, чтобы как можно скорее свести агрессивность самца до минимума. Весь этот сложный процесс стабилизации отношений двух индивидуумов идет по типу цепной реакции с обратной связью.

Высокая степень ритуализации полового поведения имеет огромное значение для осуществления самого процесса спаривания, при котором особи противоположного пола вступают в непосредственный физический контакт. В то же время непосредственное физическое взаимодействие между особями в мире животных чаще всего наблюдается в случаях крайних степеней агонистического поведения: при драках, нападениях с целью убийства и т.п. Кроме того, не лишним будет напомнить, что доминантные особи часто демонстрируют крайнюю степень своего превосходства над подчиненными, имитируя спаривание. В брачном поведении фактически используются те же самые приемы, поэтому, во избежание ответной агрессивной реакции, прежде чем вступить в половой контакт, животные вынуждены и должны прибегать к умиротворяющим демонстрациям. Таким образом, брачный ритуал - это набор инстинктивных действий, образованных путём ассимиляции основных инстинктов: продолжения рода, агрессии и обороны.

При половом поведении происходит трансформация агрессии в ритуальные движения и жесты, что находит свое выражение в брачных турнирах и танцах. Сложное брачное поведение необходимо, таким образом, прежде всего, для подавления активно и пассивно оборонительных реакций, которые могут проявлять особи обоих полов.

Ухаживание. Основная функция процесса ухаживания заключается именно в умиротворении агрессивного партнёра. Самки животных многих видов при первых попытках самца спариться с ними проявляют реакции страха или агрессии, которые проходят только после определенного периода ухаживания. Сам процесс ухаживания всегда сопровождается определенными ритуалами, например, в форме брачных танцев, подношения "даров" и т.п. "В качестве примера приведем описание взаимоотношений между самцом и самкой южноафриканских скорпионовых пауков. Эти мелкие членистоногие лишены внешнего полового диморфизма. Встреча самца и самки, готовых вступить в связь, внешне неотличима от встречи двух враждебно настроенных самцов. Сначала самец и самка наносят друг другу удары очень длинными передними ногами (истинное опасное оружие - хелицеры и педипальпы, так же как и в стычке между самцами, никогда не пускаются в ход). Спустя некоторое время самка принимает "позу покорности" - она ложится на землю, складывает педипальпы, распластывает ноги в стороны и погружается в полную неподвижность. Чтобы убедиться в том, что самка действительно пассивна, самец время от времени трогает ее удлинненными лапками, толкает раскрытыми педипальпами. Иногда самка приходит в движение и проявляет некоторую агрессивность, что заставляет кавалера испуганно отскочить в сторону. Все это продолжается несколько часов кряду, пока самец окончательно не убедится в том, что самка впала в состояние полной пассивности и что ее можно уже оплодотворить. Тогда самец изготавливает сперматофор в виде особой студенистой чашечки и наполняет его спермой. Самка встает, забирает сперму в семяприемник, а сперматофор тут же съедает. Что касается самца, то он не дожидается дальнейшего развития события и поспешно ретируется" (Панов Е.Н., 1970. С. 6). Период ухаживания длится до тех пор, пока самка не перестанет противиться спариванию. Так, самец колюшки должен исполнять зигзагообразный танец до тех пор, пока самка не окажется в гнезде. Однако, и находясь уже в гнезде, он, в течение всего процесса икрометания, должен стимулировать её постоянным подталкиванием, иначе самка не сможет выметать икру. Н. Тинберген показал, что зигзагообразный танец на первой стадии ухаживания в той или другой форме присутствует у многих видов животных и способствует синхронизации брачного поведения самца и самки.

1. Умиротворение. В течение периода ухаживания самки определяют, насколько адекватно при этом поведение самца, что является одним из важных факторов полового отбора. Как было показано выше, у многих видов животных в период размножения бывают особенно агрессивными самцы. Они устраивают поединки, функции которых - выбор защитника семьи для охраны потомства. Поскольку один самец может оплодотворить нескольких самок, самка должна привлечь к себе внимание самца и умиротворить его. Если самка не демонстрирует соответствующего поведения, то агрессия самца может быть направлена и на нее. Таким образом, основная задача самки - преподнести себя так, чтобы не быть атакованной агрессивным самцом. Приспособлений для этого несколько:

- Специфический облик и окраска. У некоторых животных узнавание цвета, отличающего самку от самца, является врожденным; другим же свойственно половое запечатление в раннем постнатальном периоде. В основном половое запечатление наблюдается у самцов, которые в определенном периоде онтогенеза запоминают отличительные признаки самок своего вида. Этому способствует и тот факт, что в молодом возрасте у животных отсутствует половой диморфизм, и все особи данного вида выглядят как самки.

- Умиротворение. Оно может осуществляется несколькими путями. Один из них - демонстрация самкой поз подчинения, в том числе и позы, приглашающей к спариванию. Другой путь - проявление самкой инфантильного поведения, что стимулирует у самца появление по отношению к ней родительского поведения. Так, самки многих птиц, подобно птенцам, выпрашивают корм, а самцы их кормят.

- Способы привлечения половых партнеров. В большой степени ритуализированы и способы привлечения половых партнеров. Для этой цели животные используют самые разные приемы, среди них наиболее обычны:

- звуковые демонстрации;
- запаховое привлечение;
- зрительное привлечение.

- Значение для полового поведения элементов, приобретенных в процессе жизни. Вместе с тем для его нормального развития необходима выработка целого комплекса натуральных условных рефлексов, в частности половое и материнское запечатление. Огромное значение имеет нормальное общение с представителями своего вида, особенно со сверстниками в процессе онтогенеза животного. Консервативность поведенческих реакций в половом поведении оказывается очень важной для репродуктивной изоляции вида. Половой отбор также строится на участии в размножении особей, поведение которых наиболее правильно, а соответственно стереотипно. Дикие животные имеют обычно достаточно четко фиксированный ритуал полового и материнского поведения. Малейшее отклонение от нормы благодаря действию естественного отбора неизбежно приводит к исключению таких особей из числа производителей. Как показывает практический опыт разведения животных в неволе, нарушения полового поведения в дальнейшем сказываются на родительском поведении самок и выживании молодняка. Именно половое и родительское поведение первыми претерпевают разнообразные нарушения в процессе одомашнивания и, поэтому, эти процессы у домашних животных нуждаются в самом пристальном контроле, а зачастую, и в оказании помощи со стороны человека.

Родительское поведение

Типы заботы о потомстве. В животном мире встречаются самые разные формы заботы о потомстве: от полного отсутствия до сложнейших и длительных взаимоотношений между детьми и родителями. В простейшем виде забота о потомстве имеется у всех организмов и выражается в том, что размножение происходит только в условиях, благоприятных для потомства, - при наличии пищи, подходящей температуре и т.д. В самых общих чертах можно выделить следующие группы родительского поведения:

- выращивание потомства одной самкой или одним самцом;
- выращивание потомства обоими родителями;
- выращивание детенышей в сложной семейной группе;
- отсутствие заботы о потомстве.

1. Полное отсутствие заботы о потомстве. Большинство беспозвоночных и рыб не проявляют заботы о потомстве. Успешность существования подобных видов обеспечивает массовость их размножения. В просторах океана множество видов беспозвоночных и рыб, собираясь гигантскими стаями, откладывают миллионы яиц, которые тут же поедаются огромным количеством разнообразных плотоядных существ. Единственным спасением для подобных видов является колоссальная плодовитость, позволяющая все же выжить и дожить до половозрелого состояния минимальному и необходимому для существования популяции количеству потомков. Сотнями и миллионами исчисляется количество икринок у множества видов рыб, откладывающих икру в толще воды. Так, самка обитающей в северных морях крупной морской щуки - мольвы выметывает за один сезон до 60 миллионов, а гигантская морская рыба-луна, достигающая веса полутора тонн, выбрасывает в толщу океанских вод до 300 миллионов икринок. Представленные воле случая оплодотворенные яйцеклетки, смешиваясь с планктоном или опускаясь на дно, гибнут в неслетных количествах. Та же участь постигает и выведшихся из икры личинок.

2. Вынашивание отложенных яиц на теле одного из родителей. Самки многих морских животных прикрепляют отложенные яйца непосредственно к своему телу и вынашивают их, а также выведшуюся молодежь, до обретения ими самостоятельности. Подобное поведение наблюдается у многих водных животных: морских звезд, креветок и других ракообразных. Такое поведение представляет собой следующую ступень усложнения заботы о потомстве, но в целом оно не отличается особой изобретательностью. Количество отложенных яиц обратно пропорционально уровню родительской заботы. Эту закономерность хорошо подтверждают морские звезды, среди которых наблюдаются как виды, выметывающие яйца непосредственно в воду, где они оплодотворяются спермой нескольких самцов, так и виды, вынашивающие яйца на своем теле. У видов первой группы число созревающих в организме самки яйцеклеток достигает 200 миллионов, тогда как у морских звезд, проявляющих заботу о потомстве, количество отложенных яиц не превышает нескольких сотен.

3. Откладка яиц в предварительно подысканную или специально подготовленную самкой среду. Следующим этапом усложнения родительского поведения является откладка яиц в подходящую среду. Так, перед тем как отложить яйца, мухе необходимо найти труп животного или кусок полуразложившегося мяса, которым смогут питаться выведшиеся личинки. Бабочка-крапивница, павлиний глаз или адмирал, для обеспечения своих гусениц необходимой пищей должны найти заросли крапивы, а жук-носорог - кучу прелой листвы. Подобного же рода заботу о потомстве проявляет и большинство рептилий. Их основной задачей является подыскивание для инкубации своих яиц места с подходящим уровнем влажности и температуры. Чаще всего для этого им приходится выкопать яму или нору. У всех представителей данной группы забота о потомстве на этом заканчивается, и дальнейшая судьба отложенных яиц их уже не волнует. Как ни странно на первый взгляд, но к этой же группе можно отнести и одиночных ос и пчел, а также наездников, демонстрирующих сложнейшие комплексы инстинктивного поведения, связанного с обеспечением необходимых условий для развития отложенных яиц. Самки этих насекомых, прежде чем отложить яйца, находят насекомых или пауков определенных видов, парализуют их, ужалив в необходимые нервные ганглии. Парализованное насекомое, таким образом, представляет собой своеобразные живые консервы, которыми будет питаться личинка насекомого-паразита до момента окукливания. Некоторые осы затаскивают парализованную добычу в предварительно вырытую норку, вход в которую после того, как яйцо отложено, тщательно заделывают.

4. Строительство гнезд и их охрана до рождения потомства. Более совершенным типом заботы о потомстве можно считать строительство гнезда, откладку туда яиц или икры и его охрану до того момента, пока подрастающая молодежь его не покинет. Такое поведение характерно для ряда видов рыб, пауков, осьминогов, некоторых многоножек и т.д. К подобному же уровню заботы можно отнести и вынашивание икры и мальков во рту самцами некоторых рыб, а также икры и головастиков на задних ногах жабы-повитухи. В данном случае ротовая полость выполняет функции гнезда. Для данного уровня характерно отсутствие всяческого интереса со стороны родителей к молодежи, чуть обретающей самостоятельность.

5. Забота о потомстве до обретения ими самостоятельности. Длительная забота о потомстве отмечается у некоторых видов беспозвоночных и рыб. Большого совершенства достигает забота о потомстве у общественных насекомых. Множество примеров разных типов родительского поведения демонстрируют амфибии. У высших позвоночных наблюдаются разные способы заботы о потомстве, которые зависят, прежде всего, от уровня зрелости новорожденных.

Тема 5. Игровое поведение животных и человека

Игровая активность большинства животных проявляется в ювенильном периоде, когда нет необходимости в других формах поведения, существенных для выживания, таких как питание или спасение от хищников. Игру обычно противопоставляют утилитарно-практической деятельности, но, очевидно, она необходима для выживания вида и, кроме того, доставляет удовольствие её участникам. Значение игры, по мнению ряда ученых, заключается в возможности детенышей практиковаться и совершенствоваться в выполнении двигательных актов, формировании общественных взаимодействий, которые будут необходимы им во взрослой жизни. Кроме того, игра обогащает животное информацией об окружающей среде. Многие формы игры сходны с исследовательским поведением, другие – с социальным, охотничьим, половым и репродуктивным.

Фундаментальный теоретический анализ представлений об игре животных был проделан Д.Б. Элькониным, который подробно рассмотрел ранние теории игры (Гроос, 1916; Спенсер, 1987; Buytendijk, 1933). Эльконин определяет игру как «особую форму поведения, характерную для периода детства», в которой «складывается и совершенствуется управление поведением на основе ориентировочной деятельности». Именно игнорирование природы игры как развивающейся деятельности, составляло, по его мнению, основной недостаток ранее существовавших теорий. Эльконин подчеркивал, что игра как особая форма поведения, связана с возникновением в эволюции особого периода индивидуального развития особи – периода детства. К.Э. Фабри осуществил подробный анализ психологических теорий игры животных. Он предложил собственную концепцию, согласно которой игра представляется не какой-то особой категорией поведения, а совокупностью ювенильных проявлений «обычных» форм поведения. Иными словами, «игра это не образец взрослого поведения; а само поведение в процессе своего становления». При всем многообразии проявлений игры у животных большинство исследователей выделяют следующие ее формы.

Подвижные игры (неманипуляционные игры) есть практически у всех видов. Как правило, они включают погони, преследование, подкрадывание, бег, прыжки и все элементы охоты за добычей. Важным компонентом подвижных игр являются игровые схватки, игра-борьба (трофейные, охотничьи игры).

Игры с предметами (манипуляционные игры) некоторые авторы считают наиболее «чистым» проявлением игры животных. В работах К.Э. Фабри описаны видовые особенности манипуляционных игр хищных (лисы, медведи, еноты, кошки) и некоторых других млекопитающих. В ходе игры с предметами формируются, упражняются и совершенствуются важные компоненты охотничьего, гнездостроительного, пищевого и других форм поведения взрослых животных.

Манипуляционные игры характерны не только для млекопитающих, но и для некоторых видов птиц. Показано, что и в природе, и в условиях неволи молодые врановые птицы активно манипулируют разнообразными непищевыми объектами. Особый вариант таких игр – манипуляции с добычей, они составляют важнейший компонент становления охотничьего поведения молодых хищных млекопитающих. Детеныши разных видов кошачьих играют и с живой, и с мертвой, и с искусственной жертвой. Интересно, что, в отличие от многих других животных, кошачьи продолжают активно играть и став взрослыми. Имеются наблюдения и о роли игры в формировании охотничьего поведения других хищных – волков, медведей. Манипуляционные игры – одна из важнейших категорий игры детенышей человекообразных обезьян. Как уже указывалось, эта форма игры обеспечивает ознакомление со свойствами окружающих животных предметов. И в неволе, и в природе шимпанзе и другие антропоиды часто, подолгу и весьма разнообразно, зачастую творчески, играют с предметами. Для этих обезьян свойственны гораздо более многочисленные, чем для всех остальных животных, способы фиксации предмета и формы совершаемых с ними действий.

Животные могут играть в одиночку, но, пожалуй, более распространены коллективные, или социальные, игры с разным составом участников (сверстники, родители). В процессе таких игр отрабатываются будущие социальные взаимодействия. Совместные игры, которые требуют согласованных действий партнеров, встречаются у животных, которые живут в сложноорганизованных сообществах. В ходе социальных игр используются элементы агонистического поведения и закладываются основы иерархических отношений между участниками. И одиночные, и групповые игры детенышей антропоидов зачастую включают элементы хитрости и обмана. Как пишет Н.Н. Ладыгина-Котс, и ребенок, и детеныш шимпанзе применяют разные приемы и проявляет предусмотрительность, чтобы заставить партнера избрать окольный путь для выполнения желаемого действия или невыполнения нежелаемого. Как и дитя человека, детеныш шимпанзе (в любых условиях воспитания) с азартом отдается играм, включающим элементы соревнования, будь то бег, перехватывание предметов, преодоление препятствий. В онтогенезе ребенка стремление к соревнованию, основанное на самолюбии и честолюбии, проявляется очень рано и властно, и оно-то в большей степени, чем другие виды деятельности, совершенствует психические и физические силы и способности ребенка. При этом детеныш шимпанзе оказывается более выносливым, чем ребенок, который при неудаче огорчается гораздо сильнее, чем шимпанзе. Эта большая психическая ранимость ребенка, которая обнаруживается в актах, не имеющих жизненно важного значения, указывает на дивергенцию развития психики обеих малышей в более тонких психических чертах при сходе основного диапазона и характера игрового поведения.

Наряду с функцией становления и совершенствования поведения (в какой бы форме и степени оно ни происходило) и физической тренировки игра выполняет познавательные функции, способствует исследованию среды, приобретению знаний об «элементарных законах, связывающих предметы и явления внешнего мира» (Л.В. Крушинский). Участие в играх приводит к накоплению обширного индивидуального опыта, который позже найдет применение в разнообразных жизненных ситуациях.

По поводу игровой деятельности животных существует несколько гипотез. Можно выделить два основных комплекса гипотез по игровой деятельности. Первый комплекс гипотез постулирует, что игровая деятельность - это специальный механизм созревания координационно-двигательных актов, то есть особый механизм научения. Второй комплекс гипотез говорит о том, что игра - это шлифовка видоспецифических форм поведения, то есть здесь предполагается собственно инстинктивная природа игровой деятельности.

В игровой деятельности можно обнаружить представительства самых различных форм поведенческой деятельности:

- 1) социальный элемент (отношения с сородичами);
- 2) брачное поведение;
- 3) элементы гнездостроения;
- 4) элементы заботы о потомстве;
- 5) элементы пищедобывательного поведения;
- 6) элементы реакций защиты и нападения и т.д.

При анализе игровой деятельности можно обнаружить в ней элементы всех поведенческих программ, свойственных данному виду животных. При этом для каждого вида существует иерархическая соподчиненность различных форм деятельности, отражаемая в игре. Игра необходима индивиду как биологическая функция, играют животные, играют маленькие дети. Основным отличием игр детей от игр животных является социальный характер и опосредованность речевым сопровождением человеческих игр. Игра - вид непродуктивной деятельности, мотив которой заключается не в результатах, а в самом процессе. Как и ритуал, игра представляет собой существование в некой виртуальной реальности, в которой знак и объект полагаются тождественными.

Значение игры в жизни человека и общества подробно рассмотрено нидерландским культурологом Йоханом Хейзингой в книге «Homo Ludens» (1938) - «Человек Играющий». По мнению Хейзинги, «культура возникает в форме игры, культура первоначально разыгрывается. Священный ритуал и праздничное состязание - вот две 38 постоянно и повсюду возобновляющиеся формы, внутри которых культура вырастает как игра в игре. Состязание, как и любую другую игру, следу-

ет считать до некоторой степени бесцельным. Исход игры либо состязания важен лишь для тех, кто в качестве игрока или зрителя включается в игровую сферу и принимает правила игры.

С игрой связано понятие выигрыша, отсутствующее в одиночной игре и вступающее в силу только тогда, когда игра ведется одним против другого либо двумя противными партиями. Значение превосходства, завоеванного в результате выигрыша, имеет тенденцию разрастаться в иллюзию превосходства вообще. А с этим значение выигрыша выходит за рамки данной игры. Завоеванный в игре успех легко переходит с отдельного человека на целую группу.

В играх-состязаниях в игровом инстинкте далеко не в первую очередь проявляется жажда власти или воля к господству. Первичным является стремление превзойти других, быть первым и на правах первого удостоиться почестей. И только во вторую очередь встает вопрос, расширит ли вследствие этого личность или группа свою материальную власть", - пишет Хёйзинга.

Отечественный культуролог П.С.Гуревич перечисляет следующие черты игровой деятельности, важные для становления человеческой культуры. В архаическом обществе те виды деятельности, которые прямо направлены на удовлетворение жизненных потребностей (например, охота), принимают игровую форму. Прежде, чем древний человек научился изменять окружающую среду посредством труда, он сделал это в собственном воображении, в сфере игры. Проиграв проекты собственной фантазии, проделав манипуляционные движения с вещами обихода в воображаемой ситуации, архаический человек проецирует движения заново уже в реальной, рабочей ситуации.

Социуму игра нужна в силу заключенного в ней смысла. От игр животных культура как игра отличается человеческим смыслом символов и текстов, задействованных в культурных феноменах. В качестве выигрыша человек, в отличие от животных, использует общественное признание. Даже в тех играх, которые люди ведут наедине с самими собой, не посвящая других в содержание этих игр, выигрыш или проигрыш признаётся внутренним идеалом, сформированным под воздействием социума.

Тема 6. Инстинктивное поведение

Описание и научная характеристика инстинктивных актов поведения у животных дается в XVIII в. в работах Бюффона, Реймаруса. Последний дает весьма четкое для своего времени определение: все акты поведения, которые предшествуют индивидуальному опыту и исполняются животными одинаковым образом, должны быть рассматриваемы как инстинкты. Вполне материалистическое объяснение зависимости происхождения инстинкта от условий жизни животного в начале XIX в. было дано Ламарком. В первой половине прошлого столетия Ф. Кювье произвел ряд экспериментов по изучению формирования сложных инстинктов у животных. Его известные опыты, посвященные "строительному" инстинкту бобров, не потеряли значения и до настоящего времени. Большой интерес для учения о поведении и инстинктивной деятельности животных имели взгляды К. Рулье. В самом начале 40-х гг., он выступил против широко распространенной то время среди психологов точки зрения, что инстинкт и психическая деятельность животных непознаваемы и не подлежат научному анализу. Рулье полагал, что основным подходом к объяснению причин инстинктивного поведения должно быть решение вопроса о причинах, определяющих историческое развитие данной формы деятельности животных. Эту причину он, так же как и Ламарк, видел в том образе жизни, в тех условиях существования, в которых на протяжении своей истории пребывал тот или другой вид. Важным этапом в исследовании инстинктов явилось учение Ч. Дарвина. Он дал достаточно четкое определение инстинкта: "Такой акт, который может быть выполнен нами лишь после некоторого опыта или одинаково многими особями без знания с их стороны цели, с которой он производится, обыкновенно называют инстинктом". Так же как и для морфологических признаков, главную причину формирования инстинкта Дарвин видел в естественном (или искусственном) отборе наследственной изменчивости врожденных актов поведения. Таким образом, его учение внесло принципиально новую идею в вопрос о происхождении инстинктов. Дарвин указывал, что инстинкт животных отныне" ...не нарочно дарованные или созданные инстинкты, а только следствие одного общего закона, обуславливающего развитие всех органических существ, именно размножения, изменения, переживания наиболее сильных и гибели слабых".

Дальнейшее изучение инстинкта пошло по двум основным руслам. С одной стороны, по линии детального изучения многообразия и адаптивного значения инстинкта у различных животных. Представителем этого направления работ за рубежом был Ллойд Морган, у нас - В. Вагнер. Вагнер собрал и обобщил большое количество наблюдений за инстинктивным поведением животных и изучил изменчивость и адаптивное значение ряда инстинктов. Позже разработку этого направления весьма плодотворно продолжили этологи.

Другое направление в развитии учения об инстинкте в России связано с физиологией. С первых шагов объективного изучения высшей нервной деятельности И.П. Павлов поделил все рефлексy, лежащие в основе поведения животных, на условные и безусловные. Сложные безусловные рефлексy он отождествлял с инстинктами.

Немецкий зоолог Г. Э. Циглер (1914) дал следующее определение инстинкта. Он считал, что инстинктивное поведение характеризуется следующими признаками:

1. Инстинктивное поведение наследственно обусловлено и является характерным свойством определенного вида или расы.
2. Не требует предварительного научения.
3. Выполняется по существу одинаково у всех нормальных индивидуумов вида или расы.
4. Инстинктивное поведение соответствует анатомическому строению животного, т. е. находится в связи с нормальным функционированием его органов.
5. Приспособлено к естественным условиям жизни вида и находится в связи с регулярными естественными изменениями условий жизни, например, с временами года.

Таким образом, определение инстинкта, предложенное Циглером, по существу не отличается от павловского определения безусловного рефлексy и достаточно четко формулирует его не только с физиологической, но и с биологической стороны.

Характерной чертой большинства инстинктов является приуроченность их к определенным возрастным или сезонным периодам. При этом проявление многих инстинктов коренным образом изменяет весь стереотип жизни животного. Миграционные, пищедобывательные инстинкты, а также инстинкты размножения занимают определенные длительные периоды в жизни животных. В основе этого стационарного инстинктивного поведения, несомненно, лежит появление в центральной нервной системе стойких очагов повышенной возбудимости - доминанты. Впервые на возникновение доминантных отношений обратил внимание и описал их как один из наиболее общих принципов работы нервных центров известный русский физиолог А.А. Ухтомский (1945). Под этим термином понимают временное существование в центральной нервной системе очагов повышенной возбудимости, которые могут усиливаться под влиянием различных раздражителей, воздействующих на организм извне или возникающих в нем самом, в то время как многие другие центры оказываются заторможенными. Ухтомский подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, обусловившая снижение порогов возбудимости одних реакций и торможение других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животных соответственно основным биологическим фазам его жизни. При этом огромную роль играют гуморальные факторы, которые являются причиной стационарных изменений возбудимости ЦНС, они и оказываются непосредственной причиной различной реактивности нервных центров, ответственных за развитие определенного инстинкта. Половые инстинкты со всей совокупностью характерных для каждого вида реакций реализуются на фоне повышенной активности половых желез. Родительские инстинкты млекопитающих и птиц обуславливаются определенными гормональными сдвигами, при которых существенную роль играет усиленная секреция передней долей гипофиза гормона пролактина. В головном мозге существуют определенные центры, являющиеся врожденными компонентами инстинктивных реакций, функциональное состояние которых имеет существенное значение для осуществления того или иного инстинкта. Особенно большое значение в этом отношении имеет гипоталамическая область. Повреждение этого отдела промежуточного мозга приводит к серьезным нарушениям ряда инстинктивных актов.

Значительный вклад в изучение инстинктивного поведения внесли этологи. Их несомненным достижением является последовательное и объективное изучение реакций животного и среды

обитания, регулирующие соответствующие двигательные акты. Ведущая роль в создании современного учения об инстинктах в этологии принадлежит классикам этой науки К. Лоренцу и Н. Тинбергену.

Лоренц подразумевал под инстинктом специфичный для данного вида животных комплекс фиксированных действий (КФД). Слово “фиксированный” подчеркивает стереотипный и законченный характер инстинктивных движений животных.

Охарактеризуем комплексы фиксированных действий. (по Р.Дьюсбери).

1) Комплексы фиксированных действий (КФД) - сложные комплексы движений. Сложность отличает их от простых рефлексов. При всей сложности инстинкты чрезвычайно стереотипны. Нормы реакции некоторых инстинктивных движений чрезвычайно узки.

2) Комплексы фиксированных действий вызываются простыми, но высокоспецифичными стимулами. Например, реакцию “выпрашивания корма” у птенцов серебристой чайки вызывает красное пятно на клюве у родителей.

3) Комплексы фиксированных действий являются самопроизвольно истощающимися реакциями. Само осуществление КФД ведет к тому, что его становится труднее вызвать вновь.

4) В случае комплексов фиксированных действий внешние раздражители необходимы лишь в качестве “пусковых” стимулов. Будучи однажды вызваны, КФД продолжаются, даже если в среде возникнут изменения, в результате которых это поведение перестанет быть уместным. Например, серый гусь и многие другие птицы, гнездящиеся на земле, возвращают яйца, выкатившиеся из гнезда. При этом птица встает и движением клюва направляет яйцо в гнездо. Уже начатое движение клюва, направляющее яйцо к гнезду, не зависит от дальнейших внешних раздражителей. Если убрать яйцо, то движение, тем не менее продолжится, словно ничего не изменилось, до тех пор, пока клюв не коснется шеи птицы.

5) В ряде случаев, комплексы фиксированных действий могут начаться самопроизвольно, без всякой внешней стимуляции. Так, самка канарейки особыми “ткацкими” движениями проталкивает полоски материала в стенки своего гнезда. Если птице не предоставить ни места для гнезда, ни гнездового материала, то она будет выполнять эти движения “вхолостую”, сидя на дне клетки. По своему характеру эти движения не отличаются от тех, которые она выполняет в нормальной ситуации. Это означает, что раздражители, получаемые от гнезда или гнездового материала, играют незначительную роль в регуляции этих движений.

6) Комплексы фиксированных действий независимы от прошлого опыта. Они осуществляются практически полностью с первого раза. Наблюдая поведение животных, К.Лоренц и его последователь, голландский этолог Николаус Тинберген, заметили, что животные реагируют инстинктивно на специфические стимулы, поступающие из внешней среды. Стимулы, запускающие КФД, в этологии называют “знаковыми стимулами”, “стимул-объектами”, “релизерами”, или “сигнальными раздражителями”. Многие инстинктивные действия проявляются только в ответ на строго определенные раздражители, получившие название ключевых, или знаковых. Важно отметить, что ключевые раздражители животные опознают уже при первом предъявлении, без всякого индивидуального опыта. Эти стимулы снимают блокирующие механизмы в нервной системе самца и самки и способствуют проявлению соответствующей инстинктивной реакции в виде процедуры ухаживания, спаривания, строительства гнезда и т.д. Этот механизм снятия блока Лоренц назвал “врожденной схемой реагирования”. В настоящее время чаще встречается предложенный английскими этологами термин “врожденный разрешающий механизм”. Для пояснения принципа его действия часто пользуются аналогией с ключом и замком. Знаковый стимул сравнивают с ключом, идеально соответствующим замку - врожденному разрешающему механизму, который снимает торможение с центров, обеспечивающих осуществление соответствующей реакции.

Таким образом, “ключевыми” оказываются такие раздражители, при действии которых происходит срабатывание “врожденного разрешающего механизма”. Они весьма разнообразны по своей природе и могут быть адресованы любому из анализаторов. Специфические вещества - половые аттрактанты, феромоны, улавливаемые готовыми к размножению половыми партнерами, выступают как ключевые раздражители в половом поведении многих насекомых, амфибий и ряда млекопитающих. У многих животных и птиц в качестве ключевых стимулов полового поведения

выступают морфологические признаки - особенности окраски тела, рога оленей, гребни и хохлы у птиц, яркая окраска кожи "лица" и ягодиц павиана и т.д. Этот вид зрительно воспринимаемых ключевых стимулов принято называть релизерами.

Ключевыми раздражителями для фиксированных комплексов инстинктивных действий у животных могут быть характерные для каждого вида звуковые стимулы - пение, крики угрозы или ухаживания. Особую категорию ключевых стимулов составляют видоспецифические комплексы движений. Примером могут служить брачные демонстрации, позы угрозы и подчинения, приветственные ритуалы и т.д. В качестве ключевых раздражителей могут выступать и определенные факторы среды.

Особую группу ключевых стимулов составляют такие, для опознавания которых требуется специфический тип обучения – запечатление или импринтинг. В отличие от обычных форм обучения, происходящего на протяжении всей жизни животного, эта форма приобретения индивидуального опыта приурочена к строго определенному "чувствительному" периоду онтогенеза. В этот период животное "фиксирует", "запечатлевает" раздражитель, на который впоследствии будет осуществляться та или иная врожденная реакция. К. Лоренц первый полно описал, а главное - определил его роль в формировании поведенческого акта.

Классический пример запечатления - формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц, или, по современной терминологии, запечатление привязанности. Сама по себе реакция эта врожденная, но в течение первых часов после вылупления из яйца молодые птицы должны "запечатлеть" облик матери. Помимо запечатления привязанности, которое обеспечивает контакт детенышей с матерью в ранний период онтогенеза, существует и так называемое половое запечатление, которое в дальнейшем обеспечивает правильный выбор полового партнера.

Описав явление запечатления, Лоренц привлек к нему пристальное внимание исследователей многих специальностей, которые изучили его роль в формировании поведения животных разных систематических групп, уточняли продолжительность и значение чувствительных периодов, влияние параметров запечатлеваемого стимула, сопоставляли свойства запечатления и ассоциативного обучения и т.д.

Итак, как уже говорилось выше, сложный инстинктивный акт можно представить в виде целой цепочки более простых поведенческих актов, состоящих из поисковой стадии и завершающего акта. Интересно, что если подобная цепочка прерывается, то дальнейшее развитие поведения зависит от того, на какой стадии инстинктивного акта, поисковой или завершающей, произошел этот обрыв.

Согласно Тинбергену, инстинкт представляет собой завершенную иерархическую организацию поведенческих актов, реагирующую на определенный раздражитель четко координированным комплексом действий.

Тинберген полагает, что изменение возбудимости центров под влиянием внешних и внутренних воздействий происходит в определенной последовательности. Сначала повышается возбудимость "центра" поисковой фазы поведения, и голодное животное начинает поиск пищи. Когда пища будет найдена, произойдет "разрядка" центра, стоящего на более низком уровне иерархии и контролирующего осуществление завершающего акта (поедание пищи).

Тема 7. Способы коммуникаций животных

Для нормальной жизни каждой особи необходима точная информация обо всем, что ее окружает. Получение этой информации происходит посредством систем и средств коммуникации. Животные принимают информацию о внешнем мире с помощью физических чувств - зрения, слуха и осязания, а также химических чувств - обоняния и вкуса. В зависимости от степени развития у животных тех или иных органов чувств, при общении могут использоваться разные способы коммуникаций: химической, акустической, оптической, тактильной или иной, особой для определенного вида животных – эхолокация, электрорецепция и др.

Хемокоммуникация

Восприятие вкуса. Ощущение вкуса имеет большое значение для животных. По вкусу они определяют съедобность или несъедобность продукта. Вкусовое ощущение возникает в результате

воздействия растворов химических веществ на хеморецепторы вкусовых образований языка и слизистой оболочки ротовой полости.

Ольфакторная коммуникация, обоняние. Обоняние - восприятие животными посредством соответствующих органов определённого свойства (запаха) химических соединений в окружающей среде. Обоняние служит животным для поиска и выбора пищи, отслеживания добычи, спасения от врага, для биоориентации и биокommunikации (мечение территории, отыскание и узнавание полового партнёра и т.д.). 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).

Острота обоняния (абсолютный порог) измеряется минимальной концентрацией пахучих веществ, вызывающей обонятельную реакцию. Чувствительность обоняния к одному и тому же запаху у животного может меняться в зависимости от его физиологического состояния. Она снижается при общем утомлении, насморке, а также при утомлении самого обонятельного анализатора, при слишком длительном действии достаточно сильного запаха на обонятельные клетки животного. Для определения направления источника запаха имеет значение влажность носа животного.

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, 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. Общение с помощью феромонов обычно рассматривают как сложную систему, включающую в себя механизмы биосинтеза феромона, его выделения в окружающую среду, распространения в ней, восприятия его другими особями и анализа полученных сигналов. Наиболее известны следующие феромоны: "феромоны любви" или половые аттрактанты; "путеводные нити", указывающие дорогу к дому или к найденной добыче, они же и метки на границах индивидуальной территории; феромоны страха и тревоги; феромоны полового созревания и др.

Индивидуальный запах представляет собой своеобразную "визитную карточку" животного. Он сугубо индивидуален, но в то же время и видоспецифичен. 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.

Мечение территории. Огромную роль играет обоняние в территориальном поведении животных. Практически все животные маркируют свои участки с помощью специфического запаха. 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 к увечьям, получают достаточно полную информацию о "хозяине", а половые партнеры легче находят друг друга. Млекопитающие метят территорию путем оставления на видных местах своих следов; меток в виде выделений пахучих желез, экскрементов, затесов или царапин на коре деревьев, камнях или сухом грунте, сохраняющих запах выделений подошвенных желез.

Зрительная коммуникация. Зрение играет огромную роль в жизни животных. Это один из важных сенсорных каналов, связывающих с внешним миром. 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. Интересно отметить, что цветовое зрение практически универсально для всех групп животных. У позвоночных особенно важную роль зрительная коммуникация получила для процесса общения между особями.

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.

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. Большое значение имеет акустическая коммуникация для размножения. Так, рев оленей-быков оказывает стимулирующее воздействие на половую сферу самок, это обеспечивает синхронизацию полового созревания. У оленей в брачный период ревут только самцы. У лисиц, кошек голос подают как самцы, так и самки. У лосей первой сигнализирует храпом о месте своего нахождения самка, а потом на него откликается самец.

Средства акустической коммуникации, характерные для представителей семейства собачьих делятся большинством исследователей 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.

Тактильная чувствительность. Осязание - это способность животных к восприятию различных внешних воздействий осуществляемая рецепторами кожи и опорно-двигательного аппарата. В основе осязания лежит раздражение специализированных рецепторов и преобразование в центральной нервной системе поступающих сигналов в соответствующий вид чувствительности (тактильную, температурную, болевую). Это главный из каналов коммуникации почти для всех видов живой материи, отвечающих на физический контакт. Тактильная коммуникация сохраняет свое значение у многих позвоночных, в частности у птиц и млекопитающих, наиболее общественные

виды которых проводят значительную часть времени в физическом контакте друг с другом. Важное место во взаимоотношениях занимает так называемый груминг, или уход за перьевым или шерстным покровом. Он заключается во взаимной чистке, вылизывании или просто перебирании перьев или шерсти. Груминг, осуществляемый самкой в процессе выращивания потомства, и взаимный груминг детенышей в помете играет важную роль для их физического и эмоционального развития. Телесный контакт между отдельными особями у общественных видов служит необходимым звеном в регулировании взаимоотношений между членами сообщества.

Межвидовая коммуникация. Среди приматов широко распространена межвидовая коммуникация. Лангуры, например, внимательно следят за тревожными криками и перемещениями павлинов и оленей. Пастбищные животные и павианы реагируют на предупреждающие крики друг друга, так что у хищников мало шансов на внезапное нападение.

Языки животных представляет собой достаточно сложное понятие и не ограничивается только звуковым каналом связи. Важную роль в обмене информацией играет язык поз и телодвижений. Язык большинства животных - это совокупность конкретных сигналов - звуковых, обонятельных, зрительных и т.д., которые действуют в данной ситуации и непроизвольно отражают состояние животного в данный конкретный момент. Сигналы языка животных строго специфичны для каждого вида и генетически обусловлены. 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;
- сигналы-"намерения", предшествующие какой-либо реакции: например, птицы перед взлетом производят особые движения крыльями;
- сигналы, связанные с выражением агрессии;
- сигналы миролюбия;
- сигналы неудовлетворенности (фрустрации).

Большая часть сигналов животных строго видоспецифична, однако среди них есть и такие, которые могут быть вполне информативны и для представителей других видов. Это, например, крики тревоги, сообщения о наличии пищи или сигналы агрессии. Наряду с этим сигналы животных и очень конкретны, то есть сигнализируют сородичам о чем-то определенном. Животные хорошо различают друг друга по голосу, самка узнает самца, детенышей, а те, в свою очередь, прекрасно различают голоса родителей. Язык животных всегда конкретен, то есть сигнализирует о конкретной окружающей обстановке или состоянии животного. В этом принципиальное отличие языка животных от речи человека, свойства которой предопределены необычайно развитыми способностями мозга человека к абстрактному мышлению.

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.

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.

Язык человека возник отнюдь не на голом месте. В настоящее время накапливается все больше сведений о том, что языки приматов и, по- видимому, других высокоорганизованных животных иногда выходят за рамки видоспецифической коммуникационной системы. Было даже высказано предположение, что естественная коммуникативная система шимпанзе является промежуточной между языком человека и коммуникативными системами других животных (ее иногда называют "протоязыком").

Тема 8. Социальное поведение животных

Социальное, или общественное, поведение животных составляет обширный раздел науки о поведении. Изучение характера иерархических взаимоотношений животных и развитие социального поведения в онтогенезе играет важную роль для понимания поведения человека. В настоящий момент достаточно подробно описаны внутригрупповые отношения у большого числа видов практически всех таксономических групп животных.

Традиционно принято делить все виды животных на одиночных и живущих группами. На деле такой взгляд достаточно далек от истины. Как показывают многочисленные наблюдения, строго одиночных видов практически не существует. В определенные периоды жизни все животные, так, или иначе, контактируют с представителями своего и чужих видов, а часто образуют более или менее устойчивые и организованные сообщества. Биологические преимущества группового образа жизни несомненны. Животные, образующие стада или стаи, легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на пищедобывательную деятельность. Чрезвычайно велико значение группового образа жизни в защите от хищников. Своевременное обнаружение опасности и сигнализация о ней обеспечивает эффективное избегание нападения хищника (рассредоточение, убежание и пр.), а в ряде случаев вызывает и активно-оборонительное поведение. При этом возможности непосредственной обороны в составе стаи, несомненно, выше. Одиночные особи часто просто не в состоянии защититься от хищника, от которого стадо (стая) обороняется вполне успешно. Это широко известно в отношении рыб, птиц, копытных млекопитающих и многих других животных.

Для того, чтобы группа животных была названа организованным сообществом, должны выполняться пять правил. Характеристика организованных сообществ:

1. Все организованные сообщества обладают сложной системой коммуникаций (то есть системой непосредственного общения путем передачи друг другу различных сигналов - звуков, жестов, мимики, положения тела и др.).

2. Разделение функций, основанное на специализации (имеется вождь, на поведение которого ориентируются все остальные животные).

3. В поведении членов организованных сообществ наблюдается когезия - стремление особей держаться в более или менее тесной близости друг к другу.

4. Постоянство состава. Миграции в сообществах почти не происходят. "Уважительной причиной" для миграций служит периодическая смена самцов, оставляющих больше всего потомства. Особи, составляющие сообщество, знают друг друга "в лицо", т.е. индивидуально распознают друг друга.

5. Затрудненный доступ для особей того же вида, не являющихся членами данной группы. Сообщество сопротивляется иммиграции "чужаков".

Сообщества организованы по двум главным факторам - доминированию и территориальности. Во всех случаях, когда особь в своем поведении не ориентируется на других особей, а остальные на неё ориентируются, можно сказать, что первая особь является доминантом.

Выделяют две системы иерархии:

а) относительная иерархия - основана на закреплении территории за какой-либо особью. Особь которая находится на своей территории, всегда является доминантом, даже если “чужак” (своего вида) физически сильнее. Территорию можно определить как область, в пределах которой ее постоянный обитатель пользуется в отношении права доступа к ограниченным ресурсам преимуществом, не принадлежащим ему в других областях.

На границах территориальных участков две соседские особи испытывают противоречивые стремления - борьбы и бегства. По мере продвижения вглубь своей территории особь-хозяин проявляет агрессивные реакции, а “чужак” - реакции подчинения и убегания. Такое поведение обеспечивает лучшее распределение ограниченных ресурсов - пищи, мест отдыха, поэтому территориальное поведение и закреплялось в процессе эволюции как высокоадаптивное. Животные очень редко применяют насилие к особям своего вида, чаще всего дело заканчивается демонстрациями угроз и демонстрациями подчинения. Из приматов территориальными являются многие полуобезьяны (лемуры), игрунки и мармозетки (обезьяны Южной Америки), гиббоны и орангутанги. Территориальные полуобезьяны метят свои территории запахом. Территориальные игрунки и гиббоны “защищают” территории пронзительным криком, отпугивающим чужаков;

б) абсолютная иерархия - это иерархия в группе. Формы абсолютной иерархии:

1) деспотическая иерархия (тонкотелы, лангуры, долгопяты). Есть только один доминант - единственный половозрелый самец;

2) семейная иерархия. Кроме самца-доминанта у самок также имеется линейная иерархическая структура. Доминируют более старшие самки в “гареме”. Самец-доминант не позволяет подчиненным самкам удаляться, если они отходят, например, за пищей, самец сначала угрожает им, а затем их кусает. Как правило, до укусов дело не доходит, самки возвращаются, стоит только самцу “пристально” посмотреть на них. Также самец кусает “ссорящихся” самок.

3) линейная иерархия. В случае линейной иерархии, кроме доминанта имеется вторая по иерархическому уровню особь - субдоминант, который ориентируется только на доминанта, а на поведение остальных особей не обращает внимания. Третья особь - субсубдоминант - ориентируется на доминанта и субдоминанта и т.д. Такой строгий иерархический порядок описан у бербериных макаков, обитающих в Марокко. Агрессия доминанта распространяется, как правило, только на субдоминанта и т.д. В линейную иерархию макаков включены все особи, кроме младенцев-сосунков, им никто не угрожает;

4) круговая иерархия встречается в животном мире только у куриных птиц, но наблюдается иногда в замкнутых группировках людей. Особь А доминирует над особью В, В - над С, а С - над А. Имеется также особь, которую клюют все;

5) сквозная иерархия: доминант доминирует над всей группой у павианов, гамадрилов, мандрилов, толстотелов и др. приматов. Кроме обезьян этот тип иерархии встречается у грызунов, у волков, у антилоп и др.;

6) ролевая иерархия: самка, имеющая детеныша, у приматов доминирует над самкой, не имеющей детеныша. У павианов самец низкого ранга, который начинает выполнять роль няни, сразу повышает свой ранг. Роль няни часто у приматов выполняют неразмножающиеся самки - “тётушки”;

7) доминирование по определенному поведенческому акту - одна особь первая пьет, вторая - первая ест, третья - первая размножается. (Встречается, например, у собак. У этих животных главное поведение - пищевое, поэтому пищевой доминант будет “основным” доминантом).

Образование сообществ животных происходит на основе взаимодействия следующих факторов:

1) общественного инстинкта, побуждающего их объединяться с сородичами и поддерживать с ними постоянные контакты;

2) внутривидовой агрессивности, которая позволяет установить и поддерживать определенный порядок в сообществе.

Индивидуальная дистанция между отдельными особями в сообществе представляет собой некоторый отдаленный аналог охраняемой территории одиночного животного. Будучи членом стаи, каждая особь пытается оградить себя от всяческих случайностей, например, от неожиданно-

го нападения одного из своих собратьев. Поэтому она сохраняет вокруг себя некоторый вакуум пространства. Величина индивидуальной дистанции изменяется в зависимости от разных факторов.

Во-первых, она минимальна в период совместной жизни выводка. Мать обогревает своих детенышей и кормит их молоком. Детеныши, с еще не совершенной терморегуляцией, держатся вплотную друг к другу, создавая тем самым для себя более постоянную температуру. То же самое происходит и в семье одиночных птиц. Однако по мере того как птенцы вырастают, в семье возникают явные признаки взаимного антагонизма, который позднее приводит к ее распаду и к восстановлению типичного для вида одиночного способа существования.

Второй период, когда животные пренебрегают индивидуальными дистанциями, охватывает время образования пар. У многих видов самец и самка вступают в телесный контакт только в моменты совокупления. Все остальное время они держатся поодаль друг от друга, и всякая попытка со стороны одного из супругов нарушить индивидуальную дистанцию наталкивается на недвусмысленную угрозу. В разных ситуациях дистанции между особями определенного вида могут быть неодинаковыми, но у каждого вида существует некоторая минимальная дистанция, попытка нарушить которую всегда вызывает явное противодействие. Между отдельными особями в группе всегда устанавливается определенная дистанция, которая необходима для их нормального взаимодействия. Это хорошо заметно и на людях.

Разное поведение требует разного расстояния между животными. Оpozнaвание матери и детеныша друг друга, ухаживание самца за самкой, угрозы двух соперников производятся с расстояния индивидуальной дистанции. А слежение за перемещением членов соседней стаи или чужаком, вторгающимся на территорию, занятую стаей, - с расстояния групповой дистанции. Существует и видовая дистанция - расстояние, на котором животное способно отличить представителя своего вида от других.

Одним из важнейших факторов поддержания структуры сообществ является агрессия. Изучению феномена агрессии уделял большое внимание К. Лоренц. Этой проблеме посвящена его книга "Агрессия - так называемое зло", написанная в 60-е гг. и переведенная на русский язык в 1994 г. Как указывает К. Лоренц, существование групп с тесными индивидуальными связями между особями возможно только у животных с достаточно развитой способностью к направленной агрессии, у которых объединение двух или большего числа особей способствует лучшему выживанию. В процессе образования и поддержания стабильных общественных группировок, основная доля приходится на внутривидовую агрессию. Внутривидовая агрессия противодействует проникновению в данное сообщество чужих особей, а также ограничивает число производителей путем изгнания части самцов. Благодаря этому возникает резерв мигрирующих особей, за счет которого пополняется недостаток производителей в других популяциях. Колоссальную роль играет внутривидовая агрессия в формировании и поддержании структуры индивидуализированных сообществ, поскольку способствует установлению упорядоченных иерархических отношений между животными. Одним из показателей общего уровня агрессивности у того или иного вида может служить минимальная величина индивидуальной дистанции. У видов более агрессивных отдельные особи обычно сохраняют между собой большие дистанции, нежели у видов менее агрессивных.

Таким образом, переход к общественному образу жизни неразрывно связан с уменьшением внутривидовой агрессивности, и одним из главных показателей такого ее уменьшения служит сокращение нормальных индивидуальных дистанций между отдельными особями. У одиночных видов непосредственный телесный контакт является своего рода исключительным явлением и возможен лишь в некоторые моменты жизни, взаимоотношения между взрослыми особями одного пола построены в целом на взаимном антагонизме. В то же время у социальных видов между собой легко могут тесно контактировать как особи разных, так и особи одного пола. Но тем не менее несмотря на относительное уменьшение уровня агрессивности у социальных видов, именно агрессия способствует упорядочению отношений в их сообществах и возникновению ритуализированных демонстраций.

В эволюции агрессивного поведения можно отметить две основные тенденции. Первая, более характерная для видов общественных, состоит в снижении общего уровня агрессивности или в повышении порога проявления агрессивных реакций. Вторая, наблюдающаяся у тех видов, в жизни которых важную роль играют территориальные отношения, выражается преимущественно в ритуализации агрессивного поведения.

Ритуалы и демонстративные акты поведения, проявляемые животными в конфликтных ситуациях, можно разделить на две группы: ритуалы угрозы и ритуалы умиротворения, тормозящие агрессию со стороны более сильных сородичей. К. Лоренц (1994) выделил несколько основных особенностей таких ритуалов.

1. Демонстративное подставление наиболее уязвимой части тела. Весьма интересно, что подобное поведение часто демонстрируют доминантные животные. Так, при встрече двух волков или собак, более сильное животное отворачивает голову и подставляет своему сопернику область сонной артерии, выгнутую навстречу укусу. У многих животных умиротворяющим сигналом служит приглашение к грумингу. Так, у многих видов грызунов подчиненное животное позволяет доминирующему вылизывать свой мех. Разрешая высокоранговой особи дотрагиваться до себя, низкоранговая тем самым проявляет свою покорность и переводит потенциальную агрессивность доминанта в другое русло.

2. Воспроизведение некоторых элементов детского поведения. Распространенный вариант ритуала умиротворения у птиц - это имитация позы птенца, выпрашивающего корм. У представителей семейства собачьих часто встречается демонстрация, при которой подчиненное животное, издавая характерные звуки, стремится лизнуть доминанта в углы рта. Эта поза напоминает щенячьи действия, направленные на выпрашивание корма у взрослого животного. Описанная выше демонстрация "отдавания себя на волю сильного" у собак и волков также в большой степени является воспроизведением детского поведения. Подобные же демонстрации имеют весьма широкое распространение в брачных играх животных.

У общественных видов животных основной системой регулирования взаимоотношений внутри сообщества является система иерархии. Первая встреча животных редко обходится без некоторой напряженности, без взаимного проявления агрессивности. Однако после того как отношения выяснены, драки возникают редко. Вновь встречаясь, животные беспрекословно уступают более сильному сопернику дорогу, корм или другой предмет конкуренции. Порядок подчинения животных в группе называют иерархией. Подобная упорядоченность взаимоотношений в группе оказывается весьма функциональной, так как ведет к уменьшению энергетических и психических затрат, возникающих при постоянной конкуренции и выяснении отношений. Животные, находящиеся на нижних ступенях иерархии, подвергающиеся агрессии со стороны других членов группы, психически чувствуют себя угнетенными, что вызывает и важные физиологические изменения в их организме, в частности возникновение повышенной стресс-реакции. Именно такие особи чаще всего становятся жертвами естественного отбора.

Поддержание иерархической организации осуществляется, прежде всего, благодаря феномену доминирования и подчинения. В процессе установления иерархии, происходит выделение наиболее жизнеспособных особей, что обеспечивает преимущественный успех их потомства в процессе естественного отбора. Так, у большинства видов более крупные животные, как правило, доминируют над особями меньшего размера. Поэтому у многих видов с более крупными и активными самцами именно они являются доминантами. Впрочем, это связано и с половой активностью самцов.

Социальный статус животного в сильной степени зависит от его физиологических особенностей; сильное влияние, в частности, на него оказывает уровень гормонов в крови. Высокораанговые животные - всегда сильные, здоровые звери с высоким уровнем гормонов. Конечно, большое значение имеет и личный опыт животного, способность выходить самому и выводить группу из трудных ситуаций.

Роль территориальности в установлении иерархии. Каждая стабильная группа животных обитает обычно на более или менее четко очерченной территории. Владелец территории, находясь в ее пределах, пользуется полным доминированием. Граница территории означает место, начиная

с которого он уступает доминирование своему соседу. Территории, занятые соседними группами, обычно перекрываются, образуя своего рода "нейтральные воды", в которых животные пользуются одинаковыми правами. Однако проникновение вглубь чужой территории чревато серьезным конфликтом

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ (УКАЗАНИЯ) К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ

Практические занятия имеют целью оказать помощь студентам в усвоении наиболее важных и сложных тем курса, а также способствовать выработке у студентов умений и навыков. Для наиболее плодотворного проведения занятий студентам необходимо самостоятельно заранее (дома), до аудиторных занятий, изучить учебную литературу и подготовить краткие ответы на теоретические вопросы соответствующей темы. При подготовке к занятиям рекомендуется использовать конспекты лекций, учебники, методические указания по курсам, учебные пособия, которыми можно пользоваться и на практических занятиях. Особое значение имеют конспекты лекций, поскольку, учебная литература не успевает отразить его развитие, а на лекциях даётся самый важный и новый материал.

На практических занятиях заслушиваются и обсуждаются также доклады и рефераты студентов, подготовленные ими по соответствующим вопросам, согласованным предварительно с преподавателем.

Тематика практических занятий представлена в Рабочей программе.

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

Самостоятельная работа студентов является обязательной для каждого студента, а её объём определяется учебным планом. Формы самостоятельной работы студентов определяются содержанием учебной дисциплины, степенью подготовленности студентов.

Самостоятельная работа — одна из важнейших форм овладения знаниями. Самостоятельная работа включает многие виды активной умственной деятельности студента: слушание лекций и осмысленное их конспектирование, глубокое изучение источников и литературы, консультации у преподавателя, написание реферата, подготовка к семинарским занятиям, экзаменам, самоконтроль приобретаемых знаний и т.д.

Изучение дисциплины следует начинать с проработки настоящей рабочей программы, особое внимание уделяя целям и задачам, структуре и содержанию курса.

Студентам рекомендуется получить в научной библиотеке университета учебную литературу по дисциплине, необходимую для эффективной работы на всех видах аудиторных занятий, а также для самостоятельной работы по изучению дисциплины.

Теоретический материал курса становится более понятным, когда дополнительно к прослушиванию лекции и изучению конспекта, изучаются и книги. Легче освоить курс, придерживаясь одного учебника и конспекта. Рекомендуется, кроме «заучивания» материала, добиться состояния понимания изучаемой темы дисциплины. С этой целью рекомендуется после изучения очередного параграфа выполнить несколько простых упражнений на данную тему. Кроме того, очень полезно мысленно задать себе следующие вопросы (и попробовать ответить на них): о чем этот параграф?, какие новые понятия введены, каков их смысл?, что даст это на практике?

При организации самостоятельной работы студенты особое внимание должны уделяться анализу учебно-методической литературы по дисциплине.

Процесс организации самостоятельной работы студентов включает в себя следующие этапы:

1. Подготовительный (определение целей, составление программы, подготовка методического обеспечения, подготовка оборудования).

2. Основной (реализация программы, использование приемов поиска информации, усвоения, переработки, применения, передачи знаний, фиксирование результатов, самоорганизация процесса работы).

3. Заключительный (оценка значимости и анализ результатов, их систематизация, оценка программы и приемов работы, выводы о направлениях оптимизации труда).

Тематика заданий для самостоятельной работы представлена в Рабочей программе.