

Лекция 4. (4 час)

Тема: Генетические и приспособительные изменения поведения

Вопросы

1. Типы высшей нервной деятельности

2. Развитие психической деятельности животных в онтогенезе.

Пренатальный период развития

3. Развитие психической деятельности в постнатальном периоде

В настоящее время в различных отраслях животноводства активно ведется поиск маркеров хозяйственно-полезных признаков сельскохозяйственных животных, в том числе и собак. Использование этих маркеров могло бы с достаточно высокой надежностью обеспечить высокую достоверность прогноза развития отдельных признаков животных и их потомства. Одним из таких маркеров может быть тип высшей нервной деятельности (ВНД).

Так, Э.П. Кокорина установила возможность прогнозирования молочной продуктивности и качества потомства крупного рогатого скота путем определения типов ВНД коров.

Наиболее низкой продуктивностью отличаются животные слабого типа, которых целесообразно выявлять на ранних стадиях развития и выбраковывать. Коровы сильного уравновешенного подвижного типа отличаются спокойным поведением на пастбище; они, как правило, имеют крепкую конституцию.

По данным Т.Н. Рябовой, С.Д. Омурзакова, Э.М. Пэрна лучшей работоспособностью отличаются лошади сильного уравновешенного подвижного типа, менее успешно выступают в скачках лошади слабого типа.

М.Ж. Нурушевым установлена зависимость между типами высшей нервной деятельности лошадей и мясной продуктивностью. При промышленном откорме лошади сильного уравновешенного подвижного типа расходовали на 1 кг прироста 7,8 кормовых единиц и 834 г переваримого протеина, а лошади слабого типа - 11,6 к. ед. и 1255 г переваримого протеина.

По данным В.С. Яворского, А.В. Онегова имеется прямая связь молочной продуктивности дойных кобыл с типами ВНД.

Л.Г. Анисько выявлено влияние типа ВНД на воспроизводительную способность и качество спермы хряков-производителей на промышленных комплексах.

Г.Г. Карлсен, Т.Н. Рябова сообщают о наследуемости показателей основных свойств нервной системы животных, что позволяет использовать их в племенной работе. Вместе с тем данная проблема остается мало изученной, особенно это касается практических аспектов использования типов ВНД в селекции. Одной из причин, сдерживающих использование данного признака в племенной работе, является отсутствие в существующих руководствах достаточно четких и, вместе с тем, простых для практического использования критериев тестирования животных по типам ВНД.

Теория Павлова о типах ВНД

Умение определить индивидуальные особенности животного, дает большие преимущества, как при выборе метода его дрессировки, так и при определении способности животного поступать полезным для человека образом. В экспериментальных исследованиях выявлено, что поведение животного является откликом влияния внешних и внутренних факторов на его нервную систему. Адекватное поведение животного в той или ситуации зависит от совокупности безусловных и условных рефлексов, т.е. от *наследственных особенностей* (врожденного инстинкта) и *условий обитания, выращивания* (приспособления к окружающей среде).

Изучение рефлексов у различных видов животных показало, что реакция на внешние раздражители зависит от основных физиологических процессов - проходящих в коре головного мозга - высшем отделе центральной нервной системы. Основным недостатком гуморальных и морфологических теорий объясняющих поведение животного являлось то, что они игнорировали роль центральной нервной системы в возникновении индивидуальных различий. Согласно современным морфологическим данным существуют большие индивидуальные различия в цитоархитектонике коры головного мозга.

Изучая механизм образования условных рефлексов у животных И.П. Павлов обратил внимание, что скорость их образования, прочность, выработка дифференцировки у разных собак различны. Это дало основание разделить животных на несколько типов в зависимости от индивидуальных свойств их нервной системы. Индивидуальные особенности ВНД обычно обусловлены не каким-то одним свойством, а их совокупностью. Они могут быть по-разному выражены в каждом конкретном животном, но некоторые сочетания проявляются наиболее часто. На основе этих наиболее часто встречающихся сочетаний свойств нервной системы Павлов предложил свою классификацию типов высшей нервной деятельности (ВНД) и ввел понятие о них в науку. Первоначально оно трактовалось как «картина поведения» животного, в дальнейшем стало рассматриваться как результат определенного сочетания выделенных в лаборатории Павлова свойств нервной системы — силы, подвижности и уравновешенности.

Тип высшей нервной деятельности (тип нервной системы) — это совокупность врожденных и приобретенных свойств нервных процессов, обусловленная наследственными особенностями данного организма и приобретенных в процессе индивидуальной жизни, составляющих физиологическую основу индивидуального своеобразия различий в поведении разных животных по отношению к одним и тем же внешним воздействиям.

Крупной заслугой И.П. Павлова явилось то, что он связал четыре типа темперамента, выделяемых античной классификацией, со свойствами нервной системы. Основываясь на особенностях образования и торможения

условных рефлексов И.П. Павлов выделил 3 основных свойства нервной

СИЛЬНЫЙ ТИП		СЛАБЫЙ ТИП	
НЕУРАВНОВЕШЕННЫЙ (БЕЗУДЕРЖНЫЙ)	УРАВНОВЕШЕННЫЙ ПОДВИЖНЫЙ	УРАВНОВЕШЕННЫЙ ИНЕРТНЫЙ	
ОСОБИ СИЛЬНО ВОЗБУДИМЫЕ, БЫСТРО ОРИЕНТИРУЮЩИЕСЯ. ВОЗБУЖДЕНИЕ ПРЕОБЛАДАЕТ НАД ТОРМОЖЕНИЕМ. УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНЫЕ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ ВЫРАБАТЫВАЮТСЯ БЫСТРО И ДОЛГО СОХРАНЯЮТСЯ. ТОРМОЗНЫЕ РЕАКЦИИ ВЫРАБАТЫВАЮТСЯ МЕДЛЕННО. ЖИВОТНЫЕ НЕ СПОСОБНЫ ТОНКО ДИФФЕРЕНЦИРОВАТЬ РАЗДРАЖИТЕЛИ	ОСОБИ ОТНОСИТЕЛЬНО ЛЕГКО ПЕРЕХОДЯТ ОТ ВОЗБУЖДЕНИЯ К ТОРМОЖЕНИЮ. СПОКОЙНО РЕАГИРУЮТ НА ОКРУЖАЮЩУЮ ОБСТАНОВКУ; УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ВЫРАБАТЫВАЮТСЯ БЫСТРО И ДОЛГО СОХРАНЯЮТСЯ	РЕФЛЕКСЫ ВЫРАБАТЫВАЮТСЯ БЫСТРО И ДОЛГО УДЕРЖИВАЮТСЯ. ПОВЕДЕНИЕ ОСОБИ СПОКОЙНОЕ. НЕСКОЛЬКО ПРЕВАЛИРУЕТ ТОРМОЖЕНИЕ НАД ВОЗБУЖДЕНИЕМ	ТОРМОЗНЫЕ И ВОЗБУДИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ СЛАБО ВЫРАЖЕНЫ. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ВЫРАБАТЫВАЮТСЯ ТРУДНО. ОРИЕНТИРОВОЧНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ПРОЯВЛЯЮТСЯ ЗАМЕДЛЕННО И ОТНОСИТЕЛЬНО ТРУДНО. ОСОБИ СЛАБО ПРИСПОСОБЛИВАЮТСЯ К ЖИЗНИ
			
ПО ГИПОКРАТУ			
ХОЛЕРИК	САНГВИНИК	ФЛЕГМАТИК	МЕЛАНХОЛИК

Рис. 7. Соотношение между свойствами нервной системы, общими типами ВИД и типом темперамента.

системы: сила, уравновешенность и подвижность возбуждательного и тормозного процесса.

Под *силой нервных процессов* понимается способность нейронов коры к развитию более и менее сильного условного возбуждения и торможения. В том числе - способность нейронов выдерживать длительное возбуждение без перехода в состояние запредельного торможения при действии сильного раздражителя

Под *уравновешенностью нервных процессов* - характеризуется соотношением сбалансированности процессов возбуждения и торможения. В том числе - одинаковая реактивность нервной системы в ответ на возбуждающие и тормозные влияния.

Под *подвижностью нервных процессов* - способность достаточно быстрого перехода от процесса возбуждения к процессу торможения. Особенности поведения (темперамента) определяются соотношением этих 3 основных свойств нервной системы между собой. Различные комбинации 3 основных свойств нервной системы позволили выделить четыре резко очерченных типа, отличающихся по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим факторам. Однако в дальнейшем стало ясно, что в крайнем выражении данные типы темперамента встречаются редко. Чаще всего встречаются промежуточные типы с преобладанием свойств того или иного типа темперамента.

Более того если рассматривать каждый нервный процесс отдельно, то окажется, что они чрезвычайно вариативны например:

- по силе нервных процессов можно выделить 4 типологические вариации;

- по уравновешенности 3 типологические вариации;
- по подвижности до 10 вариаций.

В результате комбинаций всех этих вариаций можно получить до 120 типов ВНД. В связи с этим в настоящее время предпочитают говорить не о типах темперамента или ВНД, а о выраженности отдельных типологических свойств нервной системы.

Четыре основных типа комбинаций этих свойств И.П. Павлов описал как четыре типа высшей нервной деятельности:

- 1) сильный, неуравновешенный (безудержный);
- 2) сильный, уравновешенный, инертный (медлительный, спокойный);
- 3) сильный, уравновешенный, подвижный (живой);
- 4) слабый.

В соответствии с этими типами ставились четыре темперамента, описанные еще в античности:

- холерический;
- флегматический;
- сангвинический;
- меланхолический.

В настоящее время считается, что тип ВНД — это природная особенность организма, но в, то, же время он не является чем-то совершенно неизменным. Тип ВНД может развиваться и в какой-то мере меняться под влиянием воспитания (например, можно путем тренировки укрепить тормозные процессы). Существуют также и возрастные изменения нервных процессов. Факторам внешней среды в формировании типа ВНД в настоящее время так же уделяется очень большое значение, последние исследования в этой области подтверждают что генотип животного формирует в основном свойства темперамента, в процессе роста и развития фенотип формируется - характер.

В современной науке принято следующее описание типов ВНД:

- Сильный, уравновешенный, подвижный тип нервной системы рассматривается как соответствующий темпераменту - сангвиник.

- Сильный, уравновешенный, инертный - характеристика темперамента флегматик.

- Сильный, неуравновешенный - соответствует темпераменту холерик.

- Слабые нервные процессы - отличительная черта меланхолика.

У животных слабого типа плохо развиты оба процесса (и возбуждение, и торможение),



Примечание. Типологическая классификация Гиппократ: сангвиник, флегматик, холерик, меланхолик.
Рис. 8. Проявление темперамента

характерна трудная выработка условных рефлексов на сигналы обычной силы, при их ослаблении выработка нередко облегчается. Пассивнооборонительная реакция развивается на все новые посторонние раздражители. Такие животные обычно суетливы, все время озираются, останавливаются (замирают, застывают), подползают на брюхе к владельцу или экспериментатору, жалобно повизгивают или скулят, не сопротивляются другому или постороннему животному. Такое поведение связано с тем, что любое раздражение оказывает на них чрезвычайное воздействие, продолжительные или сильные раздражители быстро вызывают у них перевозбуждение и истощение (запредельное торможение).

Естественно, слабые животные различаются между собой и по другим свойствам, но на фоне общей слабости эти различия оказываются несущественными, и их относят всех к одному типу.

У сильных собак неуравновешенность выражается в том, что у них возбуждение сильнее торможения (слабые тормозные процессы), поэтому при большой нагрузке, или напряженной работе у них может происходить срыв (невроз) деятельности. Чаще всего это животные агрессивные, боевые, безудержные. Характеризуются быстротой выработки условных рефлексов и медленной выработкой условного торможения рефлексов.

Сильные уравновешенные - относят их к одним или другим в зависимости от того, быстро или медленно происходит у них смена возбуждения и торможения.

- Бывают живые (быстрые, соответствуют сангвиникам) - у них быстро и легко вырабатываются положительные и отрицательные рефлексы, они быстро справляются с изменениями стереотипа условных рефлексов;

- И спокойные (медленные, соответствуют флегматикам). У них медленно вырабатываются все условные рефлексы, трудно справляются с сменой стереотипа условных рефлексов, что может привести к невротическим состояниям. Процессы возбуждения и торможения очень сильны, но подвижность нервных процессов крайне низкая, поэтому быстрая смена условно-рефлекторной деятельности представляет для них крайнюю трудность.

Выделенные в исследованиях на животных типы ВНД И. П. Павлов считал общими у человека и животных. Кроме того, им была предложена классификация специфически человеческих типов ВНД, основанная на соотношении сигнальных систем:

- 1) художественный (преобладание первой сигнальной системы);
- 2) мыслительный (преобладание второй сигнальной системы);
- 3) средний.

В лаборатории И.П. Павлова на собаках были разработаны экспериментальные методы, которые позволяли измерять основные свойства нервных процессов. Для различных животных разработана разная техника исследования условных рефлексов - соответственно особенностям их питания.

Был создан способ объективного изучения функционирования высшей нервной деятельности, разработанный И.П. Павловым на собаках (Полетаева

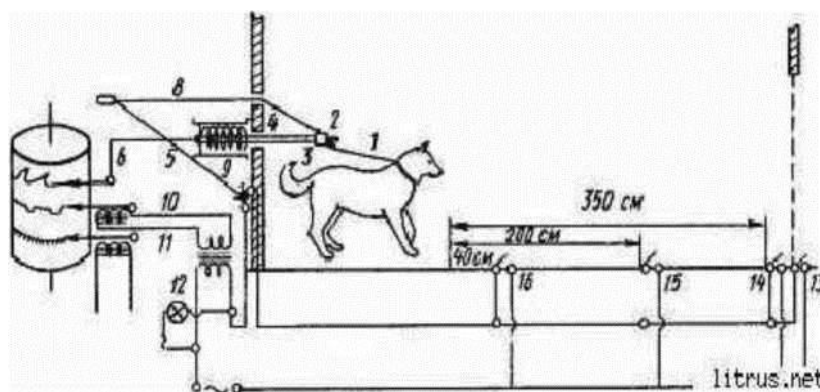
И.И. Собаки Крушинского // Природа, 1999. - №8). В основе способа лежит слюнно-экскреторная методика, состоящая из двух программы испытаний для определения типа высшей нервной деятельности у собак: «Большой стандарт» (обследование занимало около 2 лет) и «Малый стандарт» (обследование занимало около 6-7 месяцев) кропотливой работы. Суть способа заключается в фистулировании протока слюнных желез, что позволяет вести количественный учет экскреторной функции желез. В составе «Большого стандарта» сила нервных процессов - возбуждения и торможения - могла определяться несколькими методами.

Для оценки *силы возбуждения* использовали:

1. Скорость образования и упрочения условного рефлекса. Чем быстрее шел процесс, тем сильнее возбудительный процесс у собаки.

2. Методика сверхсильного раздражения. Для этого при выработке условного рефлекса в качестве условного стимула брали сверхсильный раздражитель (трещотку). Если рефлекс не вырабатывался, это означало, что развивалось запредельное торможение из-за недостаточной силы у возбудительного процесса. Определялась интенсивность условного сигнала, при котором впервые развивалось запредельное торможение.

3. Кофеиновая проба. Животному в молоко добавляли небольшую дозу



Установка для быстрой оценки типологических различий служебных собак. (по Э.А. Варухе):

1 – поводок от ошейника собаки, 2 – замок прикрепления поводка к стержню, 3 – муфта освобождения поводка, чтобы собака могла побежать за подкреплением, 4 – стержень, сжимающий пружину при рывках собаки, 5 – пружина в обойме, 6 – угловой рычаг, записывающий движение натурального условного рефлекса, 7 – кимограф, 8 – шнур для освобождения поводка с отметкой этого момента размыкателем (9), 11 – отметка времени, 13, 16 – выключатели на полудля отметки раздражений в записи (10) и сигнальной лампочки (12) при испытании натурального условного рефлекса с разных расстояний

Рис. 9. Установка для быстрой оценки типологических различий служебных собак кофеина. Это увеличивало возбудимость корковых клеток и усиливало действие условных раздражителей. Определяли дозу кофеина, при которой наблюдалось ослабление условного рефлекса. Чем больше была доза, при которой возникало ухудшение условно-рефлекторной деятельности, тем сильнее процесс возбуждения.

О силе возбуждения судили по скорости выработки условного рефлекса, но главным образом по кофеиновой пробе. Силу процесса возбуждения определяли по минимальной дозе кофеина, сопровождавшейся развитием

запредельного торможения, т.е. наблюдалось снижение условнорефлекторных эффектов.

О силе тормозного процесса судили:

- 1) по скорости выработки тонкой дифференцировки;
- 2) по скорости угасания условного рефлекса после отмены подкрепления. Считалось, что чем сильнее процесс торможения, тем быстрее идет процесс угасания или выработка отрицательных условных рефлексов;
- 3) по эффекту от удлинения действия дифференцировочного условного раздражителя до 3-5 мин, чтобы усилить напряжение тормозного процесса;
- 4) с той же целью давали малые дозы брома. Если тормозной процесс во время дифференцировочного раздражителя не выдерживал, то возникало растормаживание, нарушение дифференцировки.

О силе торможения судили по скорости выработки дифференцировочного и запаздывающего условных торможений. Если выработка дифференцировки удваивалась в пределах 20 сочетаний то такой процесс относили к сильному, если в пределах 30 и более - к слабому процессу торможения.

Подвижность нервных процессов определялась:

- 1) по скорости переделки дифференцировки, когда положительный условный сигнал переделывался в отрицательный и наоборот. Определялось время и легкость переделки;
- 2) другим приемом была «ошибка» нервных процессов, когда сразу же после дифференцировочного раздражителя дается положительный условный раздражитель. В результате столкновения возбуждения и торможения возможно появление нарушений высшей нервной деятельности. На этом основании можно судить о высокой или низкой подвижности нервных процессов.

Для определения подвижности нервных процессов использовали в основном способ двусторонней переделки навыка. Если переделка осуществлялась в пределах 25-35 сочетаний, животное относили к подвижным, если больше - к инертным.

Критерии *уравновешенности нервных процессов* оценивались:

1. По интенсивности ориентировочной реакции.
2. По скорости угасания ориентировочной реакции при многократном ее возникновении.
3. По скорости образования положительных и отрицательных условных рефлексов.
4. По скорости угасания условного рефлекса при его неподкреплении.

Уравновешенность процессов определяли по соотношению силы процессов возбуждения и торможения (что проявлялось наиболее ярко).

В составе «Малого стандарта» число методик сокращено.

I. Для оценки *силы возбуждения* определяют скорость выработки условного рефлекса и используют кофеиновую пробу.

II. *Сила торможения* оценивается по скорости выработки дифференцировки и по результату продления действия дифференцировочного

раздражителя (до 5 мин).

III. *Подвижность нервных процессов* в основном оценивается по скорости и легкости переделки сигнального значения раздражителя.

Более сложная ситуация сложилась с измерением *свойства уравновешенности*. В начале отдельно оценивалась сила процесса возбуждения и торможения. Затем эти данные сопоставлялись и делались выводы об уравновешенности по свойству силы. Таким образом, уравновешенность уже по способу измерения выступала как вторичное или производное свойство. Значительные трудности возникали, когда силы процесса возбуждения и торможения определялись различными трудно сопоставимыми методами, например, с помощью кофеиновой пробы, с одной стороны, и скоростью выработки условного рефлекса - с другой.

Поэтому чаще для измерения уравновешенности по силе нервных процессов стали использовать скорость выработки положительных и отрицательных условных рефлексов. Сравнение их давало ответ об уравновешенности по силе.

Однако несовпадение оценок силы возбуждения и торможения по показателю скорости выработки условных рефлексов с результатами кофеиновой пробы или продления действия дифференцировочного раздражителя побудило исследователей выделить способность к научению в самостоятельное свойство.

В результате исследований отечественных ученых школы Теплова и Небылицына (Г. С. Гуревич, Н. С. Лейтес, И. В. Равич-Щербо и др.) было предложено выделить дополнительные свойства нервной системы: лабильность, динамичность и др.

В лаборатории В.Д. Небылицына оно получило название *динамичности*. При равной скорости выработки положительного и тормозного условного рефлекса имеет место уравновешенность по динамичности.

Лабильность — одно из основных свойств нервной системы, характеризующее скорость возникновения и прекращения нервных процессов.

Динамичность — свойство нервной системы, характеризующееся легкостью возникновения возбуждения и торможения в ходе выработки условных рефлексов. От динамичности зависят скорость и успешность первичного приспособления индивида к новым условиям.

Для определения типов высшей нервной деятельности были также разработаны специальные методики.

Силу нервной системы часто оценивают по:

1) пределу работоспособности коры путем измерения порога запредельного торможения, которое вызывают процедурой угасания с подкреплением. После некоторого числа повторений подкрепляемого условного раздражителя происходит уменьшение условного ответа, что свидетельствует о развитии запредельного торможения, т. е. о слабости процесса возбуждения;

2) по сопротивляемости нервной системы к тормозящему действию побочных раздражителей. Известно, что абсолютная зрительная или слуховая

чувствительность при действии посторонних раздражителей понижается у особей со слабой нервной системой, а при сильной нервной системе остается неизменной или даже повышается;

3) по зрительным и слуховым абсолютным порогам, которые тем ниже, чем слабее нервная система. Обратные отношения между силой возбуждения и абсолютной сенсорной чувствительностью были подтверждены многими исследованиями;

4) измеряя чувствительность зрения к точечному раздражителю, находят ту силу побочного раздражителя, при которой вызванное им повышение чувствительности сменится ее понижением. Чем слабее нервная система, тем при меньшей силе побочного раздражителя будет происходить смена эффектов.

Дальнейшие исследования школы Теплова — Небылицына, обнаружившие сложный и многомерный характер свойств нервной системы, показали упрощенность Павловской классификации общих типов ВНД, одновременно создав предпосылки для выработки нового представления о физиологических основах индивидуально-психологических различий живых организмов. Положение о специфических типах ВНД находят подтверждение в современных психофизиологических исследованиях функциональной асимметрии мозга.

Другим аналогом изучения функционирования высшей нервной деятельности является определение двигательной-оборонительной реакции в ответ на нанесение животному болевого раздражителя в виде удара электрического тока, предложенное В.М. Бехтеревым 1907 году (Флесс Д.А. Сравнительное изучение условного рефлекса на пространственное соотношение у животных // Механизмы адаптивного поведения: Сборник науч. трудов. - Л.: Наука, 1986).

Но данный способ имеет ряд недостатков. Во-первых, электрический ток делает животное очень возбудимым, а это мешает определению нормальных свойств нервной системы. Во-вторых, эту методику невозможно использовать не в лабораторных условиях.

Следующий способ определения типов ВНД животных был, предложенный Краковским М.Э. и Аширметовым А.Х. (Краковский М.Э., Аширметов А.Х. Способ определения нервной системы животного. Патент SU 1623608 A1. - Ужгород: Производственно-издательский комбинат «Патент», 1991).

При использовании этого способа животному на нерв воздействуют электрическим током и определяют лабильность нервно-мышечной системы. Помимо этого, животному вводят в возрастающих дозах кофеин и определяют дозу, увеличивающую лабильность; затем бром в возрастающих дозах и определяют дозу, уменьшающую лабильность.

Вводят в организм дозу кофеина, увеличивающую лабильность, и дозу брома, уменьшающую лабильность, определяют время, необходимое для уменьшения лабильности. Вводят в организм дозу брома, уменьшающую лабильность и дозу кофеина, увеличивающую лабильность. По полученным

показателям определяют силу, подвижность, уравновешенность нервной системы.

Способ занимает 21-28 дней, является трудоемким, болезненным для животных, имеется необходимость использования специального оборудования, невозможно применение для мелких животных с учетом их анатомо-физиологических и этологических особенностей, необходимо наличие узких специалистов для интерпритации результатов.

Изучение типов нервной системы сельскохозяйственных животных производят главным образом при помощи двигательных пищевых рефлексов (учитывают поведение находящегося на свободе, незафиксированного животного).

Существует методика двигательно-пищевая методика определения типа ВНД, предложенная Г.В. Паршутиным и Т.В. Ипполитовой (Паршутин Г.В., Ипполитова Т.В. Типы ВНД, их определение и связь с продуктивными качествами животных. - Кыргызстан, 1973).

Определение типов нервной системы животных проводится в течение пяти дней при выработке, закреплении, переделке и угашении двигательноподвижного рефлекса (пробежек к месту кормления). Данная методика определения типов ВНД лошадей, коров требует специально оборудованных помещений (площадок) и длительна по времени (пять дней).

В первый день идет выработка условного рефлекса, во второй - закрепление, в третий - закрепление условного рефлекса и прямая переделка условного рефлекса, в четвертый - закрепление условного рефлекса, прямая и обратная переделка. В пятый день проводится акцентированная проверка силы нервных процессов - животное пугают разными способами. Последний день данной методики является стрессом для животных.

в 1960-1970-е годы лаборатория физиологии и тренинга ВНИИКа разрабатывает методику определения типов ВНД основанную на безусловных рефлексах лошади - движение в поисках пищи. Данная методика была рассчитана на 5 дней, во время которых наблюдали за выработкой условных рефлексов при движении к кормушке с пищей. В эксперименте задействовались две одинаковые кормушки: одна с пищей, вторая - пустая, на третий день эксперимента еду перекладывали из привычной кормушки в другую. Также применялись внешние раздражители, такие как звуковой раздражитель и «новый» предмет (диск диаметром 40 см, выкрашенный наполовину в белый, наполовину в черный цвета и подвешенный на стену манежа напротив кормушки на высоту полутора метров). Кроме того в испытаниях использовался эффект движущегося предмета (тот же диск начинал бесшумно вращаться). Подобная методика дала возможность в кратчайшие сроки определить степень силы, уравновешенности и подвижности возбуждательного и тормозного процесса у испытуемых лошадей.

Подразделение по типам:

I тип. Сильный, уравновешенный, подвижный. Для данного типа лошадей характерна стабильная работоспособность, они быстро привыкают к новой обстановке, спокойны как на работе, так и в деннике, легкоуправляемые

по дистанции. При грамотном тренинге они быстрее приобретают правильные и устойчивые аллюры. Как правило, лошади данного типа всех возрастов хорошо работают.

При кажущейся простоте и удобности в работе, они быстро реагируют на ошибки в тренинге, что, безусловно связано с высокой подвижностью их нервных процессов. Это самая многочисленная группа лошадей.

II тип. Сильный, уравновешенный, инертный Характерной чертой этих лошадей является медленная, а главное затрудненная перестройка полученных стереотипов. Это связано с тем, что у них тормозной процесс преобладает над возбудительным. В работе с ними надо быть предельно внимательным и осторожным, поскольку их консерватизм может дорого обойтись. Раз полученный навык они запоминают надолго и их зачастую очень трудно отучить от полученных привычек, как на работе, так и в деннике. За счет преобладания тормозного процесса, эти лошади, как правило, не показывают больших дистанционных способностей, их «конек» - не долгая активная работа.

Они - мастера старта, так как во время принятия старта действуют очень много внешних раздражителей (старт-машина, другие лошади, трибуны, обстановка приза). Они более спокойны, но по дистанции, когда в организме лошади накапливается утомление, включается еще и охранительная роль тормозного процесса (защита организма от перегрузок) такая лошадь может «встать на финише» и расшевелить ее уже будет невозможно. Соответственно, работая с данной лошастью, надо быть предельно внимательным на дорожке, чтобы лошадь не приобрела дурных привычек в виде подхватывания, манеры тянуть, закидываться.

III тип. Сильный, неуравновешенный Неуравновешенность нервной системы выражается в преобладании возбудительного процесса над тормозным. Такие лошади делятся на две очень отличные друг от друга категории. У одних над сильным тормозным преобладает сильный возбудительный процесс: они легко выходят из равновесия от любого внешнего раздражителя, при первых работах «горячатся» и могут не ходить шагом. Им показан большой объем тротовых (рысистых) работ, чем представителям других типов. Им сложно устанавливать четкую синхронность ритмов дыхания и движения, так как их возбудительный процесс стимулируется внешними раздражителями, именно из-за этого на старте они склонны к проскачкам и сбоям.

Представители этой группы, как правило, не показывают высокую резвость в двухлетнем возрасте. Они ценны своими дистанционными способностями, а также тем, что научив такую лошадь правильно принимать старт, на нем можно складывать езду так, как требует того конкретная призовая ситуация (можно водить бег, можно «ехать в спине»). Если при приеме старта на этих лошадях надо быть предельно аккуратными, то на финише они выдерживают различные посылы: как хлыстом и вожжами, так и голосом, и могут сделать бросок в предельную резвость. Соответственно, эти рысаки только с возрастом могут показать свои рекорды.

У второй группы рысаков, нервная система которых неуравновешенна за счет слабости тормозного процесса, не наблюдается такого сильного возбуждения как у представителей вышеописанной группы, они ведут себя более спокойно. Но зато они более остро реагируют на раздражители и могут (особенно кобылы) даже ударить. В их тренинге стоит делать акцент на предотвращение перевозбуждения. Хотя они принимают старт более уверенно, нежели их собратья из другой группы, их отличает отсутствие дистанционных способностей и требовательность к более грамотной и расчетливой езде в призу.

IV тип. Слабый У лошадей подобного типа ВНД очень слабы как возбудительные, так и тормозные процессы. Это самые строгие лошади, они наиболее остро реагируют на любые раздражители. Работа с ними наиболее кропотлива и опасна. При сборке такой лошади применяют максимум защитных приспособлений (наушники, муфты, закрытые уздечки и пр.). Их тренировочные работы проводят подолгу, доводя до усталости, чтобы он приучался не так болезненно реагировать на окружающий мир. Выступления в призу таких рысаков наиболее нестабильны и, как правило, такие лошади рано заканчивают свою ипподромную карьеру. |

Определение типа ВНД по методике И. Ф. Бобылева происходит в два этапа. На первом этапе животное вводят в незнакомое, необычное для нее помещение, в углу которого находится охапка сена. Наблюдают за его поведением, характером и продолжительностью ориентировочной реакции до тех пор, пока оно не начинает спокойно есть сено.

По продолжительности ориентировочной реакции и периода беспокойства животного судят о степени уравновешенности и подвижности или инертности нервных процессов. На втором этапе определяют силу нервной системы животного, путем изучения характера реакции на сильный звуковой раздражитель. Для этого в кормушку задают зерно, а через 2 минуты рядом подают звуковой сигнал. Подачу сигнала-раздражителя повторяют 3 раза через 2 минуты после того, как животное успокаивается и снова начинает есть.

Животные сильных уравновешенных типов не реагируют или слабо реагируют даже на первую подачу звукового сигнала. Неуравновешенные резко реагируют на первую подачу сигнала и не реагируют на последующие. У животных слабого типа ВНД наблюдается яркая реакция на первый сигнал, которая возрастает с каждым повтором. Они при этом совсем отказываются от корма и отходят от кормушки. Наступает запредельное торможение. По этой методике тип ВНД животного можно определить за 1 день.

Недостатками этих способов являются также большая трудоемкость, длительность наблюдений, необходимость привлечения высококвалифицированных специалистов (не менее двух человек), невозможность повышения объективности заключений в количественно сравниваемых величинах.

Современные методы определения типа ВНД

1. Методика условно-рефлекторного изменения зрительной

чувствительности

2. Методика кожно-гальванических реакций

3. Измерение абсолютных порогов зрения и слуха в обычных и в особых условиях:

а) измерение абсолютных порогов зрения при действии слуховых раздражителей и абсолютных порогов слуха при действии зрительных раздражителей;

б) измерение зрительного порога в присутствии другого зрительного раздражителя (индукционная методика);

в) измерение зрительных и слуховых порогов после приема кофеина

4. Измерение других сенсорных функций: адекватной оптической хронаксии (АОХ), критической частоты слития мельканий (КЧМ), критической частоты мелькающего фосфена при разной интенсивности электрического тока (КЧФ) и др.

5. Электроэнцефалография

Методика двигательных реакций

.2. Развитие психической деятельности животных в онтогенезе.

Пренатальный период развития

Тема 7. Развитие психической деятельности животных в онтогенезе.

Пренатальный период развития

Содержание учебного материала: онтогенез поведения и психики животных. Общее представление об онтогенезе животных. Разнообразие типов онтогенеза. Периодизация онтогенеза у высших позвоночных. Проблема онтогенеза поведения. Пренатальный (эмбриональный) период. Особенности пренатального развития животных. Общая характеристика развития моторной и сенсорной сфер зародышей. Эмбриональное научение и созревание. Возможности научения эмбрионов. Морфофункциональные основы эмбриогенеза поведения (работы И.И. Шмальгаузена). Концепция системогенеза П.К. Анохина. Принцип эмбриональной преадаптации и постнатального поведения. Эмбриональное научение и созревание (Куо, Гамбургер). Пренатальное развитие сенсорных способностей и элементов общения. Эмбриогенез и развитие психического отражения.

Краткие теоретические сведения

Термин «**онтогенез**» впервые был введен Э. Геккелем в 1866 году. В ходе онтогенеза происходит процесс реализации генетической информации, полученной от родителей.

Различают *личиночный, или непрямой, тип онтогенеза*, характерный для многих видов беспозвоночных и некоторых позвоночных животных (рыбы, земноводные). Обусловлен относительно малыми запасами желтка в яйцах этих животных, а также необходимостью смены среды обитания в ходе развития либо необходимостью расселения видов, ведущих малоподвижный или паразитический образ жизни.

Неличиночный (яйцекладный) тип онтогенеза — у ряда беспозвоночных, а

также у рыб, пресмыкающихся, птиц и некоторых млекопитающих, яйца которых богаты желтком. Зародыш длительное время развивается внутри яйца.

Внутриутробный тип онтогенеза - характерен для человека и высших млекопитающих, яйцеклетки которых почти лишены желтка. В материнском организме образуется временный орган — плацента, через который организм матери обеспечивает все потребности растущего эмбриона. Завершается этот тип развития процессом деторождения.

Онтогенез делится на два периода:

- эмбриональный — от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек;

- постэмбриональный — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

Эмбриональный, или зародышевый, период онтогенеза начинается с момента оплодотворения и продолжается до выхода зародыша из яйцевых оболочек. В эмбриональном периоде, как правило, выделяют следующие этапы: дробление, гастрюляцию и органогенез. У большинства позвоночных он включает стадии (фазы): дробления, гастрюляции, гисто- и органогенеза.

В эмбриональный период жизни происходит развитие тех функциональных систем, которые необходимы для осуществления жизненно важных функций новорожденного, приспособляющих его к окружающей среде. Эта «подгонка» функциональных систем новорожденного к экологии данного организма достигается гетерохронным созреванием различных зон мозга и связанных с ними функций. Система может функционировать прежде, чем достигнет окончательного оформления. Период активного формирования определенной системы (или структуры мозга) - это период высокой чувствительности к различным воздействиям - у млекопитающих, например, болезням или стрессам матери. Эти периоды называются критическими. У высших животных критические периоды есть как в пренатальном, так и постнатальном онтогенезе (так как у высших животных дозревание мозга происходит уже после рождения)

Индивидуальное поведение животного развивается и формируется с возрастом. В процессе онтогенеза одни формы поведения сменяют другие, животное накапливает индивидуальный опыт и постепенно приспособляется к жизни в конкретных условиях, сохраняя при этом определенный видоспецифический репертуар поведения. В развитии животных четко выделяются периоды, характеризующиеся вполне определенными изменениями в физиологии и поведении животных.

Существует целый ряд классификаций периодов развития, которые несколько отличаются друг от друга. Периодизация (продолжительность всех периодов у разных видов разная). Можно выделить два основных периода: пренатальный и постнатальный:

1. Эмбриональный (пренатальный) — с момента дробления оплодотворенной клетки и до рождения.

2. Постэмбриональный (постнатальный) — с рождения:

- ранний постнатальный (особенно продолжителен у незрелорождающихся животных; его окончание связано с созреванием).

- ювенильный (игровой) заканчивается с началом полового созревания
- половое созревание
- зрелость
- старческий период

Пренатальный период. Развитие поведения животного и человека начинается уже в эмбриональный период. Развивающийся в утробе матери или в яйце детеныш производит множество движений, которые представляют собой элементы будущих двигательных актов, но еще лишены соответствующего функционального значения. Как показали исследования, внутриутробные движения влияют на координацию физиологических процессов, связанных с мышечной активностью, и тем самым способствуют подготовке поведения новорожденного. Особенно большое значение этот процесс имеет для зрелорождающихся детенышей.

Классическими экспериментами по изучению развития поведения в эмбриональный период признаны проведенные на куриных эмбрионах опыты знаменитого американского ученого Ц.Я. Куо (цит. по: Фабри, 1976). Чтобы получить возможность непосредственно наблюдать за движениями эмбрионов, он разработал и осуществил поистине виртуозные операции: перемещал зародыш внутри яйца, вставлял окошки в скорлупу и т.д. Он сумел одним из первых убедительно показать, что уже в ходе эмбриогенеза происходит упражнение зачатков будущих органов, постепенное развитие и совершенствование двигательных функций путем накопления «эмбрионального опыта», или «эмбрионального научения».

Ученый установил, что первые движения зародыша цыпленка - это движения головы к груди и от нее. По мнению ученого, таким образом, формируются клевательные движения. «Эмбриональное научение» является развитием и видоизменением определенной генетической предрасположенности, воплощением и реализацией в индивидуальной жизни особи видового опыта, накопленного в процессе эволюции. В период эмбриогенеза происходит интенсивная подготовка к последующим, постнатальным этапам формирования поведения.

Гуморальная связь между организмом матери и плодом у млекопитающих. Постоянная связь развивающегося зародыша млекопитающего с материнским организмом посредством плаценты создает у этой группы животных совершенно особые условия для развития эмбрионального поведения, прежде всего, гуморальным путем. Многочисленные исследования показали, что введение беременным самкам мужского полового гормона способствовало появлению у родившихся самок самцового поведения в ущерб нормальному женскому поведению. Эксперименты, в которых у беременных самок регулярно вызывали состояния беспокойства, приводили к рождению более пугливых и возбудимых детенышей. Данные исследований убедительно показывают роль влияния материнского организма на формирование поведения детеныша в эмбриональном периоде.

Акустические контакты между птенцами и родителями у птиц. У многих видов птиц в последние дни насиживания мать начинает акустический

контакт с еще не вылупившимися птенцами. Так, птенцы гнездящихся на птичьих базарах кайр еще за 3-4 дня до вылупления научаются отличать голос матери от голосов других кайр, гнездящихся в тесном соседстве. Насиживающие самки в ответ на определенные сигналы, подаваемые птенцами, находящимися в яйцах, приподнимаются на гнезде, начинают перекачивать яйца с боку на бок, распушать или прижимать оперение, регулируя таким образом температуру инкубации и т.п. Показано, что взрослые птицы в нужный момент подают птенцам звуковой сигнал, стимулирующий у птенцов реакцию проклевывания и синхронность их освобождения от скорлупы. Фактически к моменту вылупления между птенцом и высиживающей особью уже существует достаточно развитая система общения.

3. Развитие психической деятельности в постнатальном периоде

Постнатальный период. После момента рождения начинается постнатальный (он же послеутробный, или постэмбриональный) период, который заканчивается естественной смертью в результате старения животного. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом и включает в себя:

- ювенальный (лат. juvenilis — юношеский, детский возраст, не достигший полового созревания) период;
- пубертатный (лат. pubertas — возмужалость, половая зрелость) период;
- период старения, который заканчивается смертью — прекращением жизнедеятельности организма.

Постэмбриональное развитие бывает прямым и непрямым.

Прямое развитие — развитие, при котором появившийся организм идентичен по строению взрослому организму, но имеет меньшие размеры и не обладает половой зрелостью. Дальнейшее развитие связано с увеличением размеров и приобретением половой зрелости. Например: развитие рептилий, птиц, млекопитающих.

Непрямое развитие (личиночное развитие, развитие с метаморфозом) — появившийся организм отличается по строению от взрослого организма, обычно устроен проще, может иметь специфические органы, такой зародыш называется личинкой. Личинка питается, растёт и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослому организму (имаго). Например: развитие лягушки, некоторых насекомых, червей.

У млекопитающих он включает в себя следующие фазы:

- новорожденности;
- смешанного вскармливания;
- ювенальную;
- полового созревания;
- морфо-физиологической зрелости;
- старения.

Постнатальное развитие поведения протекает по-разному у разных

животных и отличается специфическими закономерностями, поскольку детеныши рождаются на разных стадиях зрелости. Детеныши позвоночных рождаются на разных стадиях зрелости.

При этом необходимо отметить, что все наземные животные, имеющие самую высокоразвитую психику, млекопитающие (обезьяны, грызуны, хищные и др.), некоторые птицы (врановые птицы, попугаи, воробьиные, хищные и др., крайний случай - кенгуру- рождаются незрелыми, срок их вынашивания матерью относительно короткий. Родившиеся детеныши не могут выполнять многие жизненно важные функции, всецело завися от материнского ухода.

У незрелорождающихся животных, даже наследственно фиксированные, врожденные формы поведения выносятся далеко за пределы внутриутробного периода. Но эти детеныши, несмотря на то, что в начальный период жизни они не могут обходиться без родительской помощи, находятся в более выгодном положении. Формы их поведения в значительной степени модифицируются на основе переплетения врожденных и приобретаемых компонентов в соответствии с конкретными условиями среды.

Зрелорождающиеся (утки, куры, гуси, копытные и др.). Зрелорождающиеся детеныши имеют более протяженные сроки вынашивания, период созревания проводят в утробе матери. Сразу после рождения способны к самостоятельному пищедобывательному поведению. Развитые опорно-локомоторные функции.

По мнению Л.А. Орбели зрелорождение ограничивает возможности прогрессивного развития поведения. У зрелорождающихся животных поведение в значительной степени детерминировано к моменту рождения. Следовательно, у этих животных меньше способности к научению, меньше выражены реакции приспособления к среде, т.е. ниже пластичность поведения.

Ранний постнатальный период.

Особое значение у незрелорождающихся животных приобретает родительская забота о потомстве, т.е. действия животных, обеспечивающие или улучшающие условия выживания и развития потомства. Однако понятие «забота о потомстве» применяется лишь к постэмбриональному периоду. В ряде случаев забота о потомстве ограничивается созданием убежища и заготовкой пищи для будущего потомства, но материнская особь при этом не встречается с ним. Например, некоторые осы откладывают яйца на парализованных ими насекомых, которых прячут в специально вырытых норках, но затем уже не заботятся о вылупившихся личинках.

Более высокой формой заботы о потомстве является уход за потомством, проявляющийся в двух основных формах: *пассивной и активной*. В первом случае взрослые особи носят с собой яйца или молодых животных в специальных кожных углублениях, складках, сумках.

Молодые животные при этом иногда питаются выделениями материнской особи (отдельные виды иглокожих, ракообразных, моллюсков, пауков, рыб (морской конек, игла), земноводных (жаба-повитуха,

американская пипа), низших млекопитающих (ехидна, сумчатые).

При активной заботе взрослые особи (птицы, млекопитающие) кроме устройства убежищ, кормления, обогрева, защиты, очищения поверхности тела, также обучают свое потомство (например, находить пищу, распознавать врагов и т.д.). Именно активный уход за потомством, высокоразвитая забота о нем делают возможным незрелорождение, а тем самым и все обусловленные им особенности психического развития.

При этом эволюция заботы о потомстве знаменовалась, с одной стороны, интенсификацией и дифференциацией действий родителей по отношению к потомству, с другой стороны, усилением его зависимости от взрослых животных. Одновременно резко понизилась плодовитость таких видов животных.

Из совершенно беспомощного эмбриона незрелорождающийся детеныш относительно быстро превращается в животное, более или менее способное к самостоятельному существованию.

В первые минуты после рождения включается дыхательный центр, который уже до конца жизни регулирует снабжение организма кислородом и удаление углекислого газа. Интенсивно облизывая новорожденного, самка помогает детенышу сделать первый вдох и способствует восстановлению тонуса кровеносных сосудов.

В течение первых недель детеныши не способны поддерживать постоянную температуру тела. Необходимую температуру тела детенышей обеспечивает мать, согревая их своим телом. В отсутствие самки детеныши сползаются в компактную кучку, что помогает им сохранять тепло. Это так называемая реакция скупивания.

Всю необходимую для роста и развития энергию детеныш млекопитающего получает с материнским молоком. В соответствии с этим его пищеварительная система вырабатывает в этот период лишь ферменты, которые необходимы для его переваривания.

У новорожденных периоды сна равномерно перемежаются с периодами бодрствования, т.е. сосания. Некоторая дифференцировка периодов дня и ночи появляется лишь к концу периода, когда у детеныша хорошо открываются глаза и он понемногу начинает выходить из темного логова.

Огромные изменения после рождения происходят в нервной системе. Так, головной мозг новорожденного щенка составляет не более 12% от массы головного мозга взрослой собаки. Он интенсивно растет и к концу второго месяца щенка достигает $3/4$, а к концу шестого месяца - почти полной массы мозга взрослой собаки. Однако нервные клетки (нейроны) в первые дни после рождения еще незрелы.

К моменту рождения у детеныша функционируют обонятельный, вкусовой, кожно-температурный и вестибулярный анализаторы. Первая поведенческая реакция, которую проявляет новорожденный - положительная реакция на теплую, покрытую шерстью поверхность. Эта реакция сохраняется в течение всего периода новорожденноеTM и способствует образованию реакции скупивания. Только что родившийся детеныш начинает сосать

молоко. Эта врожденная пищевая реакция. Постепенно движения щенка совершенствуются, он учится находить наиболее молочные соски, узнает запах матери.

Для детенышей приматов характерен цеплятельный рефлекс, проявляющийся в рефлекторном сжатии кисти руки. Он способствует удержанию детеныша на теле матери. Этот же рефлекс отмечают и у новорожденных детей. Первый период жизни новорожденного детеныша характеризуется, прежде всего, быстрым ростом и совершенствованием безусловно-рефлекторных реакций.

Период смешанного вскармливания. Второй период нужно рассматривать в качестве переходного. Начало его знаменует появление интереса к пище, которую потребляют взрослые животные. Этот интерес возникает тогда, когда в пищеварительной системе появляются ферменты, необходимые для переваривания взрослой пищи и начинают прорезываться зубы. Одновременно с этим у детеныша появляются жевательные движения.

У детенышей приматов активируются хватательные движения передних конечностей; все, что им удастся схватить, они пробуют на вкус. Подобное поведение наблюдается и у детей.

Переход от молочного питания к смешанному осуществляется в период, когда обонятельный, слуховой и зрительный анализаторы детеныша уже достаточно созрели для восприятия и дифференцирования объектов внешнего мира и образования многочисленных условных рефлексов. В первую очередь у него формируются пищевые условные рефлексы, которые обеспечивают полноценный акт питания в то время, пока детеныш еще находится в гнезде.

По мере совершенствования движений, он выходит из гнезда, обследовать окружающее пространство. В это время у детеныша активно проявляются врожденные ориентировочные реакции, начинают формироваться условные оборонительные рефлексы. С момента первых выходов из гнезда он вступает в новую фазу своего развития. В этот период у детенышей уже могут вырабатываться условные рефлексы на любые сигналы внешней и внутренней среды, но скорость их образования еще невелика. Длительность этого периода также сильно отличается у представителей разных видов.

Период социализации. По мере своего развития подрастающий детеныш начинает все больше и больше контактировать с другими членами семьи и с другими животными. Этот период имеет особое значение для видов, которые сохраняют семейные отношения в течение достаточно длительного времени. У детенышей появляется ориентировочно-исследовательский рефлекс,

Манипулирование с окружающими предметами - важнейшее условие дальнейшего совершенствования разнообразных навыков. Для нормального развития детенышу необходимо получение как можно большей информации и встреч со всевозможным разнообразием окружающей среды. Ограничение движений и различного рода сенсорная депривация в этот период ведет к задержке развития и необратимым изменениям в формировании поведения.

Ювенальный период. Новый период онтогенеза - ювенальный, или как его

иначе называют, подростковый или предадультный, т.е. предшествующий взрослению. Детеныш должен хорошо усвоить нормы поведения в сложном социуме. Важную роль в становлении психики и развитии социального поведения животного имеет игровая деятельность. В ходе игры молодое животное приобретает разнообразную информацию о свойствах и качествах предметов в окружающей его среде. Это позволяет конкретизировать, уточнять накопленный в процессе эволюции видовой опыт применительно к конкретным условиям жизни особи.

Согласованность деятельности игровых партнеров основывается на обоюдной врожденной сигнализации, эти сигналы выполняют функцию ключевых стимулов игрового поведения. Сигналами могут быть - специфические позы, движения, звуки, оповещающие партнера о готовности к игре и «приглашающие» его принять в ней участие.

На примере животных разных видов показано, что детеныши, выросшие в изоляции и лишенные возможности играть, становились неспособными к социальным контактам, их поведение было сильно искажено.

Период полового созревания. К этому моменту молодые млекопитающие в основном завершают период роста. Завершается смена молочных зубов на постоянные. Совершенствуются и развиваются регуляторные механизмы и функциональные системы. Внешне взросление животных проявляется в том, что они начинают интенсивно метить территорию. К моменту полового созревания млекопитающие более или менее овладевают навыками добывания пищи, спасения от опасности, поиска убежища от непогоды.

Рассматривая поведение собаки, очень часто приходится отдельно говорить о кобелях и отдельно о суках. Это необходимо, поскольку поведение двух полов различается настолько сильно, что порой кажется, будто речь идёт о разных видах животных. Разумеется, подобный диморфизм возник неслучайно. Кобели и суки выполняют совершенно разные задачи в популяции в целом и в своей стае.

Кобели поддерживают территориальную структуру популяции, осваивают новые места обитания, исследуют незнакомые предметы и явления. Им свойственно упорство и любознательность, но одновременно и прямолинейность.

Именно кобели способны распределять в стае жизненно важные ресурсы с минимальными потерями для всех участников. Это им удаётся благодаря сложной иерархической системе. Сама же система иерархии работает, опираясь на развитый «язык» демонстративных поз, жестов, дистантных звуковых и, судя по всему, запаховых сигналов. Таким образом, в норме кобели в своих социальных взаимодействиях высокоритуализированы.

Основная задача сук — рождение и воспитание молодняка, передача традиций стаи. Для достижения этой цели поведению сук приходится быть консервативному по существу, но очень гибкому в методах. В любом конфликте для суки важно не самоутверждение, но достижение цели. Именно поэтому при высоком уровне агрессивности суки не склонны идти напролом, для них, гораздо важнее сохранить себя, в ряде случаев эту задачу они могут

решить и ценой жизни щенков. С точки зрения сохранения вида это решение безупречно: здоровая половозрелая сука принесёт помёт щенков самое большее годом позже, тогда как изувеченная, скорее всего, не сможет родить либо вырастить потомство.

Для сук поддержание иерархической системы никогда не является задачей первоочередной, поведение их гораздо менее ритуально, чем у кобелей.

Различия в поведении полов позволяют осуществлять своеобразное разделение труда. Помимо этого, наличие в стае животных со значительными различиями в стратегии и тактике поведения дают возможность этой стае гибко взаимодействовать с окружающим миром, решать значительный спектр задач.

Однако, по всей видимости, есть ещё более глубокие причины диморфизма поведения. Их очень интересно объясняет теория В. А. Геодакяна (по И. К. Акоеву и Л. В. Алексеевой, 1985), который подробно исследовал проблему неравноценности полов и показал целесообразность этого явления для существования вида.

В процессе эволюции мужские и женские организмы играют разные роли. Известно, что на всех этапах онтогенеза смертность самцов выше, чем самок. Несмотря на то, что в период эмбрионального развития мужских эмбрионов гибнет больше, чем женских, доля рождённых самцов несколько превышает долю рождённых самок. Однако уже к моменту прекращения молочного вскармливания количество кобелей и сук в помётах уравнивается.

Анализ пороков развития эмбрионов и новорождённых показал, что для самок характерны *пороки атавистического характера*, в то время как для самцов — *оригинальные пороки*, носящие футуристический характер и являющиеся как бы пробами и ошибками эволюции. В следующие возрастные периоды самцы гибнут как от подобных пороков развития, так и вследствие более высокой, чем у самок, активности.

Согласно Геодакяну, 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.

Мужским особям свойственна более высокая изменчивость, которая обеспечивает выживаемость вида и его адаптацию к условиям среды. 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 только на возможном числе потомков. Потеря наименее приспособленных к данным условиям самцов способствует изменениям качества потомства в нужном направлении, приносит пользу виду, способствуя его адаптации, обеспечивая эволюцию.

Таким образом, самцы представляют собой как бы модель, на которой

природа испытывает различные изменения, могущие иметь значение для эволюции вида. Они представляют лабильную часть популяции, её передовой отряд, продвинутый далеко вперёд навстречу факторам среды. Между ними и золотым ядром популяции — самками — существует определённая дистанция, необходимая для отбора из многих вариантов самцов наиболее удачных и достойных для включения в генофонд вида.

Принимая теорию В. А. Геодакяна и рассматривая диморфизм поведения с этой точки зрения, можно говорить о направлении эволюции поведения собаки. Похоже, что вид развивается в сторону повышения социальности, усложнения структуры стай, увеличения ритуализованности взаимоотношений.

Перечень рекомендуемых тем:

1. Сон и его механизмы Система «бодрствование—сон» как проявление циркадного биоритма. Сон как специфическое состояние организма. Стадии сна, их продолжительность и характеристики: засыпание (дремота), легкий сон (стадии сонных веретен), сон средней глубины, глубокий сон, парадоксальный сон. Проявления и длительность сна у разных видов домашних животных.

2. Инстинкты. Обучение. Рассудочная деятельность. Роль рассудочной деятельности в приспособлении к внезапным изменениям внешней среды. Роль обучения в эволюции.

3. Потребности, эмоции, мотивации поведения. Потребность как основа поведенческого акта (по П.В. Симонову, 1987). Эмоции, как форма психического отражения не самого объективного явления, а субъективного к нему отношения. Отбор мотивационных стимулов. Выбор целесообразных форм поведения, соответствующих стимулу. Конкуренция мотиваций.

4. Свойства нервных процессов сила, уравновешенность, подвижность. Способы их выявления.

5. Безусловные рефлексы. Условные рефлексы. Условия образования условных рефлексов. Совпадающий условный рефлекс. Отсроченные реакции. Возбуждение и торможение. Возбуждение и торможение. Растормаживание. Проблема наследования условных рефлексов. Условные рефлексы у собак разных пород. Сверхсильный раздражитель.

6. Онтогенез поведения и психики животных. Ранний постнатальный период. Наследуемое (генотипическое) и приобретаемое (средовое) в индивидуальном развитии поведения.

7. Период социализации. Ювенальный период и его значение для развития поведения и психического отражения. Особенности ювенального периода. Роль игры в процессе развития поведения. Период полового созревания. Период морфофизиологической зрелости. Совершенствование двигательной и познавательной активности.

8. Язык общения и половое поведение у собак разных пород. Поведение самки и самца в неонатальный период. Особенности материнского поведения. Поведение новорожденного, разрыв связи между матерью и детенышем.