

**МІНІСТЕРСТВО ВНУТРІШНІХ СПРАВ УКРАЇНИ  
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ВНУТРІШНІХ СПРАВ**

*Факультет № 6  
Кафедра соціології та психології*

**ТЕКСТ ЛЕКЦІЇ**

навчальної дисципліни «**Зоопсихологія та порівняльна психологія**»  
обов'язкових компонент  
освітньої програми першого (бакалаврського) рівня вищої освіти

*053 Психологія (практична психологія)*

**Тема № 5. Інстинктивна поведінка**

**Харків 2023**

**ЗАТВЕРДЖЕНО**

Науково-методичною радою  
Харківського національного  
університету внутрішніх справ  
Протокол від 30.08.2023 № 7

**СХВАЛЕНО**

Вченою радою факультету № 6  
Протокол від 25.08.2023 № 7

**ПОГОДЖЕНО**

Секцією Науково-методичної ради  
ХНУВС з гуманітарних та соціально-  
економічних дисциплін  
Протокол від 29.08.2023 № 7

Розглянуто на засіданні кафедри соціології та  
психології Протокол від 15.08.2023 № 8

**Розробники:**

1. Доцент кафедри соціології та психології, кандидат психологічних наук  
Філоненко В.М.

**Рецензенти:**

1. Доцент кафедри педагогіки та психології Харківської державної академії  
фізичної культури, кандидат психологічних наук, доцент Павлик О.М.

2. Доцент кафедри соціології та психології факультету № 6 Харківського  
національного університету внутрішніх справ, кандидат психологічних наук,  
доцент Шиліна А.А.

## План лекції

1. Історія вивчення інстинктів.
2. Основні положення концепції К. Лоренца.
3. Деякі фізіологічні механізми інстинктивної поведінки.
4. Розвиток концепції К. Лоренца в роботах Тінбергена.
5. Методи вивчення інстинктів.

## Рекомендована література:

### Основна

1. Доценко В.В. Зоопсихологія та порівняльна психологія : навч. посібник Х. : ХНУВС, 2011. - 254 с.
2. Ільєнко М.М., Савелюк Н.М. Зоопсихологія з елементами порівняльної психології : навч. Посібник Київ : Ліра-К, 2017. - 207 с.
3. Москалець В. П. Зоопсихологія і порівняльна психологія [текст] : підручник К. : «Центр учбової літератури», 2014. – 200 с.
4. Туриніна О.Л., Сердюк Л.З. Порівняльна психологія: навч. посібник К.: МАУП, 2005. - 228с.

### Додаткова:

1. Коляденко Н. В. Зоопсихологія та порівняльна психологія: підручник / Н. В. Коляденко. — Київ : ДП «Вид. дім «Персонал», 2019. — 508 с.

## Текст лекції

### Вступ

#### **Історія вивчення інстинктів**

Поняття "інстинкт" з'явилося в працях античних філософів ще в III в. до н.е. Цьому поняттю давалося таке визначення: інстинкт - це несвідоме внутрішнє спонукання, доцільність якого обумовлена божеством. Пізніше поняття інстинкту стало предметом запеклої суперечки між матеріалістами та ідеалістами. Філософи-ідеалісти продовжували дотримуватися поглядів древніх мислителів, у той час як багато філософів-матеріалістів XVIII ст., взявши за основу матеріалістичну сторону вчення Декарта про рефлекторний принцип дії нервової системи, пояснювали інстинктивні потяги як результат певних змін, що відбуваються в тій чи іншій системі організму. Опис і наукову характеристику інстинктивних актів поведінки у тварин в тому ж XVIII ст. давали в своїх роботах Ж. Бюффон, Р. Реомюр, Ж. Леруа, А. Галлер, Г. Реймарус.

Цілком матеріалістичне пояснення залежності походження інстинкту від умов життя тварини на початку XIX ст. було дано Ж. Б. Ламарком. У першій половині XIX ст. Ф. Кюв'є провів ряд експериментів з вивчення формування складних інстинктів у тварин. Його відомі досліді, присвячені "будівельному" інстинкту бобрів, не втратили значення і до теперішнього часу. Великий інтерес для навчання про поведінки і інстинктивної діяльності тварин мали погляди К. Рулье. На самому початку 1840-х рр. він виступив проти широко розповсюдженої в той час серед психологів точки зору, що інстинкт і психічна діяльність тварин непізнавані і не підлягають науковому аналізу. Рулье вважав, що основним підходом до пояснення причин інстинктивної поведінки повинно бути вирішення питання про причини, що визначають історичний розвиток даної форми діяльності тварин. Цю причину він, так само як і Ламарк, бачив в тому способі життя, в тих умовах існування, в яких протягом своєї історії перебував той чи інший вид.

Найважливішим етапом в дослідженні інстинктів з'явилося учення **Ч. Дарвіна**. Він дав досить чітке визначення інстинкту: "Такий акт, який може бути виконаний нами лише після деякого досвіду або однаково багатьма особинами без знання з їх боку мети, з якою він виробляється, зазвичай називають інстинктом" [1].

Так само як і для морфологічних ознак, головну причину формування інстинкту Дарвін бачив в природному (або штучному) відборі спадкової мінливості природжених актів поведінки. Таким чином, його вчення запропонувало принципово нове вирішення питання про походження інстинктів. Дарвін вказував, що інстинкт тварин віднині "не навмисно даровані або створені інстинкти, а тільки наслідок одного загального закону, що веде до розвитку всіх органічних істот, саме розмноження, зміни, переживання найбільш сильних і загибелі слабких" [2].

Подальше вивчення інстинкту пішло в двох основних напрямках:

- 1) детальне вивчення різноманіття і адаптивного значення інстинкту у різних тварин. Представником цього напрямку робіт за кордоном був Ллойд Морган, у нас - В. Вагнер. Вагнер зібрав і узагальнив велику кількість спостережень за інстинктивною поведінкою тварин і вивчив мінливість і адаптивне значення ряду інстинктів. Пізніше розробку цього напрямку досить плідно продовжили етологи;
- 2) вивчення фізіологічних основ інстинкту. Основоположником цього напрямку в Росії був І. П. Павлов. З перших кроків об'єктивного вивчення вищої нервової діяльності він розділив всі рефлекси, що лежать в основі поведінки тварин, на дві групи: умовні та безумовні. Складні безумовні рефлекси він фактично ототожнював з інстинктами. І. П. Павлов виділяв наступні основні рефлексорні (інстинктивні) реакції організму: харчові, оборонні, статеві, орієнтовні, батьківські. Ці групи інстинктивних реакцій є загальними для всіх видів тварин. Однак окремі види мають специфічні, характерні лише для них інстинкти,

наприклад, будівельні інстинкти бобрів, міграційні - птахів, "полоскання" - єнота-полоскуна і т.д.

Вельми ґрунтовна спроба дати точне визначення інстинкту була зроблена німецьким зоологом Г. Е. Циглером (1914). Цей вчений вважав, що інстинктивна поведінка характеризується наступними пунктами:

- 1) спадково обумовлена і є характерною властивістю певного виду або раси;
- 2) не вимагає попереднього навчання;
- 3) виконується по суті однаково у всіх нормальних індивідуумів виду або раси;
- 4) відповідає анатомічній будові тварини, тобто знаходиться в зв'язку з нормальним функціонуванням її органів;
- 5) пристосоване до природних умов життя виду і знаходиться в зв'язку з регулярними природними змінами умов життя, наприклад, з порами року.

Таким чином, визначення інстинкту, запропоноване Циглером, нічим по суті не відрізняється від павлівського визначення безумовного рефлексу і досить чітко формулює його не тільки з фізіологічного, а й з біологічної боку.

Складність самого поняття інстинкту як спадково детермінованого акту поведінки, межі мінливості цього акту, значення, трактування його в природі і т.д. - Все це змусило багатьох натуралістів неодноразово повертатися до перегляду і уточнення самого терміну. Очевидно, що послідовність рухових актів, їх залежність від впливу середовища, фізіологічного стану, пристосованість до умов життя даного виду є незмінними супутниками інстинктів. У процесі розвитку організму інстинкти формуються і зникають, замінюючись один іншим.

Характерною рисою більшості інстинктів є приуроченість їх до певних вікових або сезонних періодів. При цьому прояв багатьох інстинктів докорінно змінює весь стереотип життя тварини. Міграційні, інстинкти здобування їжі, а також інстинкти розмноження займають певні тривалі періоди в житті тварин. В основі цього стаціонарної інстинктивної поведінки, безсумнівно, лежить поява в центральній нервовій системі стійких очагів підвищеної збудливості - домінанти. Вперше на виникнення домінантних відносин звернув увагу і описав їх як один з найбільш загальних принципів роботи нервових центрів відомий російський фізіолог **А. А. Ухтомський** (1945). **Домінантою називають** тимчасове існування в центральній нервовій системі очагів підвищеної збудливості, які можуть посилюватися під впливом різних подразників, які впливають на організм ззовні або виникають в ньому самому, в той час як багато інших центри виявляються загальмованими.

Ухтомський підкреслював, що накопичується тривала стаціонарна активність центрів нервової системи, що зумовила зниження порогів збудливості одних реакцій і гальмування інших, є механізмом, що забезпечує стабільність поведінки тварин відповідно основним біологічним фазам їх життя. При цьому величезну роль грають гуморальні фактори, які є причиною

стаціонарних змін збудливості ЦНС, вони і виявляються безпосередньою причиною різної реактивності нервових центрів, відповідальних за розвиток певного інстинкту.

Статеві інстинкти зі всією сукупністю характерних для кожного виду реакцій реалізуються на тлі підвищеної активності статевих залоз. Батьківські інстинкти ссавців і птахів обумовлюються певними гормональними зрушеннями, при яких істотну роль відіграє посилена секреція гормону пролактину передньою долею гіпофіза.

У головному мозку існують певні центри, в яких відбувається замикання дуг безумовних рефлексів, які є вродженими компонентами інстинктивних реакцій, функціональний стан яких має суттєве значення для здійснення того чи іншого інстинкту. Особливо велике значення в цьому відношенні має гіпоталамічна область. Пошкодження цього відділу проміжного мозку призводить до серйозних порушень ряду інстинктивних актів, і навпаки, роздратування гіпоталамуса слабким електричним струмом за допомогою імплантації електродів призводить до прояву певних інстинктів. Стаціонарні зміни збудливості (домінанта) нервових центрів безумовно-рефлекторних компонентів інстинкту визначають напрямок біологічної адаптації організму в різні періоди його життя. Положення Н. А. Ухтомського близькі до уявлень Н. Тінбергена про ієрархічні ролі інстинкту.

Закономірності механізмів рефлекторної діяльності вивчалися в експериментах І. П. Павлова. Харчовий, статевий, оборонний, материнський і деякі інші рефлекси є, згідно з положенням павлівської школи, тієї вродженою основою, на якій будується вся подальша поведінка. Це чітке виділення групи вроджених рефлексів абсолютно необхідно і виправдано при вивченні рефлекторної діяльності. Однак, коли ми переходимо від вивчення закономірностей рефлекторної діяльності нервової системи до вивчення закономірностей поведінки, то проводити чіткий поділ актів поведінки на умовні та безумовні виявляється неможливим.

Таким чином, інстинкти можуть бути визначені як складні безумовні рефлекси, що "обростають" умовно-рефлекторними компонентами в результаті пристосування тварин до конкретних для кожної особини умов проживання. Стаціонарні зміни збудливості нервових центрів безумовно-рефлекторних компонентів інстинкту (виникнення домінанти) визначають напрямок біологічної адаптації організму в різні періоди його життя. Основним критерієм, який вирізняє інстинктивну поведінку від не інстинктивної, є, таким чином, велика частка безумовно-рефлекторних компонентів в порівнянні з умовно-рефлекторними у формуванні даного типу поведінки.

Сучасне уявлення про фізіологічну природу інстинктів пояснює ряд сторін інстинктивної діяльності тварин. Перш за все, стає зрозумілою вражаюча на перший погляд "доцільність" інстинктивних актів поведінки, так як вона визначається не тільки результатом природного відбору вроджених компонентів

інстинкту в попередніх поколіннях, а й результатом індивідуального досвіду кожної особини, яка пристосовує свій вроджений шаблон поведінки до конкретних умов життя.

Колосальний внесок у вивчення інстинктивної поведінки внесли етологи, оскільки ця наука з самого початку була орієнтована на вивчення переважно інстинктивної поведінки тварин в природному середовищі. Їх безсумнівним досягненням є те, що від загальних міркувань вони перейшли до послідовного і об'єктивного вивчення реакцій тварин з якісної і кількісної їх реєстрацією. Одночасно з цим ретельному аналізу піддається і середовище проживання, що надає активуючий або, навпаки, гальмівний вплив на відповідні рухові акти. Провідна роль в створенні сучасного вчення про інстинкти в етології належить класикам цієї науки К. Лоренцу і Н. Тінбергену.

## **Основні положення концепції К. Лоренца**

### **Структура поведінкового акту**

У процесі створення своєї "робочої гіпотези поведінки" К. Лоренц не тільки спирався на власний експериментальний матеріал, але творчо осмислив і привів в єдину систему представлення своїх попередників. Його безперечною заслугою було уточнення і уніфікація термінології, яку застосовували для опису поведінки його попередниками. Крім цього, їм була введена і ціла низка нині застосовуваних термінів.

В якості одиниці інстинктивної поведінки Лоренц виділяє **спадкові координати**, або, як він пізніше називав їх, **ендогенні рухи**, тобто видоспецифічні, вроджені, шаблонні рухові акти - фіксовані комплекси дій (**Fixed action patterns**).

**Фіксовані комплекси дій (ФКД)** - це видоспецифічні (однакові у всіх особин даного виду), вроджені (тобто проявляються в готовому вигляді, без попереднього тренування), шаблонні (тобто стереотипні своєю чергою і у формі виконання) рухові акти.

К. Лоренц в основу своєї початкової концепції поклав поділ поведінки на дві категорії: вроджене (власне інстинктивне) і придбане (сформоване за рахунок індивідуального досвіду, навчання). Однак він вказував, що таке дроблення в більшості випадків буває умовним. Кожна послідовність поведінкових актів розглядалася Лоренцем як складна взаємодія інстинктів і навчання.

При вивченні формування поведінки етологи спираються на уявлення про **структуру поведінкового акта**, запропоновану ще на початку 1920-х рр. американським дослідником У. Крегом і отримало свій подальший розвиток в роботах К. Лоренца.

Поведінковий акт складається з декількох послідовних етапів. Спочатку у тварини в певний період розвивається стан тієї чи іншої **специфічної мотивації** (харчової, статевої та інших.). Під їх впливом формується так

звана **пошукова поведінка**, в результаті якої тварина відшукує **ключовий подразник**, реакція на який у вигляді **завершального акту** закінчує даний етап ланцюга поведінкових дій.

Найчастіше інстинктивна поведінка є цілий ланцюжок поведінкових актів, що розвиваються за схемою пошукова фаза - ключовий подразник - завершальний акт.

Розглянемо це положення докладніше на прикладі поведінки, пов'язаної з розмноженням звичайної для середньої смуги птиці - мухоловки-форель (мал. 1). Ці птахи гніздяться в дуплах і охоче займають різноманітні штучні пташині будиночки. Мухоловки-форель прилітають навесні з місця зимівлі і через деякий час приступають до розмноження. Найважливішим фактором для початку цієї поведінки є запуск процесу вироблення статевих гормонів, що в свою чергу, регулюється через відповідні структури центральної нервової системи, а саме через гіпоталамо-гіпофізарний комплекс. У цьому комплексі за допомогою гіпоталамічних нервових структур здійснюється регуляція діяльності найважливішої ендокринної залози організму - гіпофіза, "що керує", активністю статевих залоз.

Збільшення довжини світлового дня і підвищення температури повітря стимулюють гіпоталамо-гіпофізарний комплекс, що і сприяє початку процесу вироблення статевих гормонів. Коли концентрація статевих гормонів в крові птиці досягає певної величини, у неї в мозку формується "домінанта інстинкту" (по Ухтомському), яка і запускає відповідну поведінку, розвивається відповідно до схеми структури поведінкового акта.

На його першій стадії тварину, що прийшла в стан специфічної готовності до якогось виду діяльності (наприклад, готовності до розмноження), активно шукає стимули, при дії яких ця діяльність могла б здійснитися. Так, самець мухоловки-форель відправляється на пошуки дупла. Це дупло може бути як природним, так і штучним - скворечником або дуплянки. Знайшовши дупло, самець мухоловки-форель починає біля нього співати, демонструючи іншим самцям свого виду, що це місце зайняте. Спів самця близько дупла привертає до нього самку того ж виду, пошукова поведінка якої направлена саме на пошук співаючого самця. Лоренц називає цю фазу поведінкового акту **пошуковою** (або апетентною - від англ, **appetitive**). Пошукова поведінка може широко варіюватися, часто вона являє собою складний комплекс реакцій і характеризується "спонтанністю", так як проявляється головним чином під впливом внутрішніх стимулів.

Наприклад, вибір самцем мухоловки-форель гніздової території іноді обмежується перельотом в певне, раніше вже використане місце, а в інших випадках вимагає і тривалих пошуків, боротьби з іншими самцями, а при ураженні - вибору нової ділянки. На думку Лоренца, саме пошукова фаза поведінкового акта належить до категорії цілеспрямованої поведінки, так як здійснюються дії підпорядковані певній меті, яка може бути досягнута різними



шляхами.

Пошукова фаза будується на вродженій основі, яка в ході онтогенезу доповнюється придбаними реакціями. Пошукова поведінка є засобом індивідуального пристосування тварин до навколишнього середовища, причому це пристосування нескінченно різноманітне за своїми формами. Основу формування пошукової поведінки в онтогенезі складають такі процеси, як звикання і навчання в усіх його різноманітних формах. Саме до пошукової фази поведінкового акта належить більшість проявів розумової діяльності тварин, коли для досягнення мети тварина в новій для неї ситуації оперує раніше сформованими у неї поняттями і уловлену нею емпіричними законами, що зв'язують предмети і явища зовнішнього світу [1].

У мухоловки-форель роль навчання може проявитися, наприклад, в тому, що ділянки і місця для гнізд, які обираються дорослими досвідченими самцями, як правило, краще, ніж у птахів, що вперше беруть участь в розмноженні.

Закінчення цієї фази настає, коли тварина досягне ситуації, в якій може здійснитися наступна ланка цього ланцюга реакцій. Так, стадія пошукової поведінки самця мухоловки-форель закінчується тоді, коли він знаходить підходяще дупло. З цього моменту починається друга стадія даної ланки поведінкового ланцюжка процесу розмноження.

Ця фаза інстинктивної поведінки проявляється тільки у відповідь на певні подразники, що отримали назву **ключових**. В даному випадку ключовим подразником для самця мухоловки-форель є дупло, а для самки - співаючий близько дупла самець. Ключові подразники сприяють прояву у птахів інстинктивної реакції у вигляді залицяння і спаровування, які здійснюються у суворій відповідності до видоспецифічного стереотипу. Таким чином, вся друга стадія розвитку інстинктивної поведінки розвивається за певним шаблоном - **фіксованим комплексом дій**. Ця стадія називається **завершальною фазою**. Вона завершує собою першу ланку складного ланцюжка поведінки, пов'язаного з розмноженням.

Парування птахів призводить до зміни їх гормонального фону, що стимулює початок нової інстинктивної поведінкової ланки. Першою - пошуковою стадією цієї ланки є будівництво гнізда. Кожен вид птахів будує гніздо за певною схемою і з більш-менш постійного матеріалу. Тому досвідчений натураліст по знайденому порожньому гнізду практично безпомилково може визначити видову приналежність його господарів. Мухоловки-форель основу гнізда в дуплі роблять з невеликих і м'якого сухого листя, плівок кори сосни та берези. Внутрішнє вистилання гнізда будується з сухих травинок і волосся тварин. Будівельний матеріал для гнізда птахи збирають в різних місцях. Важливу роль в цьому процесі відіграє їх колишній досвід. Сам матеріал теж може дещо змінюватись, тому що птахи можуть використовувати і не зовсім типові матеріали. Так, наприклад, в середині минулого століття було досліджено велику кількість гнізд мухоловок-

зозулястих в московському лісопарку Лосиний Острів. Виявилося, що в якості будівельного матеріалу для гнізд, розташованих поблизу від кінцевої зупинки трамвая, птиці часто використовували трамвайні білетики. У гніздах, що знаходяться неподалік від місць зимових новорічних гулянь, були виявлені шматки стрічок серпантину.

Завершується будівництво гнізда завжди виготовленням внутрішньої вистилки гнізда. До цього моменту на черевці самки утворюється так звана насідна пляма (ділянка гіперемійованої шкіри), яка в подальшому має сприяти кращому обігріву яєць в гнізді. Нервові закінчення насідної плями сигналізують центральній нервовій системі самки про завершення процесу будівництва гнізда. Готове внутрішнє вистилання служить ключовим подразником для наступної, завершальної фази - відкладання яєць і їх насиджування. Відкладання яєць проводиться до моменту заповнення ними чаші гнізда. Заповнене яйцями гніздо служить сигналом до закінчення яйцекладки і початку насиджування. Цікаво, що якщо після відкладання першого яйця гніздо заповнити іншими яйцями або навіть їх муляжами, то самка приступить до насиджування, а сам процес відкладання яєць загальмується. Цей факт підтверджує роль заповненого гнізда в якості ключового подразника. Насиджування завершує другу ланку ланцюга інстинктивних актів, складового комплексу поведінки, пов'язаної з розмноженням.

Ми простежили розвиток тільки двох перших етапів цього комплексу. Далі можна виділити ланки, пов'язані з вигодовуванням пташенят в гнізді, потім з вигодовуванням слетков і т.д.

Н. Тінбергеном була запропонована зведена таблиця, що показує вплив різних природних факторів на розмноження канарки. Дана таблиця (мал. 2) демонструє повну аналогію з розвитком інстинктивної поведінки мухоловки-форель.

### **Природжений механізм дозволу**

Отже, багато інстинктивних дій виявляються тільки під впливом строго визначених **ключових**, або **знакових**, подразників, які тварини пізнають вже при першому пред'явленні, без жодного індивідуального досвіду. Дані стимули знімають механізми блокування в нервовій системі самця і самки і сприяють прояву відповідної інстинктивної реакції у вигляді процедури залицяння, спарювання, будівництва гнізда і т.д. Цей механізм зняття блоку Лоренц назвав **вродженою схемою реагування** (нім. **Angeborene auslosende Schema**).

В даний час частіше зустрічається запропонований англійськими етологами термін **"природжений механізм дозволу"** (англ. **Innate releasing mechanism**). Для пояснення принципу його дії часто користуються аналогією з ключем і замком. Знаковий стимул порівнюють з ключем, що ідеально відповідає замку - природженому механізму дозволу, який знімає гальмування з центрів, що забезпечують здійснення відповідної реакції.

Таким чином, ключовими виявляються такі подразники, при дії яких

відбувається спрацьовування вродженого механізму дозволу. Вони дуже різні за своєю природою і можуть бути адресовані до будь-якого з аналізаторів. Специфічні речовини - статеві аттрактанти, феромони, що вловлюються готовими до розмноження статевими партнерами, виступають як ключові подразники в статевій поведінці багатьох комах, амфібій і ряду ссавців. У багатьох тварин і птахів в якості ключових стимулів статевої поведінки виступають морфологічні ознаки - особливості забарвлення тіла, роги оленів, гребені і хохли у птахів, яскраве забарвлення шкіри обличчя і сідниць павіана і т.д. Цей вид ключових стимулів які сприймаються зорово, прийнято називати **релізерами**.

Ключовими подразниками для фіксованих комплексів інстинктивних дій у тварин можуть бути характерні для кожного виду звукові стимули - спів, крики загрози або залицяння. Особливу категорію ключових стимулів складають видоспецифічні комплекси рухів. Прикладом можуть служити шлюбні демонстрації, пози загрози і підпорядкування, привітальні ритуали і т.д. В якості ключових подразників можуть виступати і певні фактори середовища. Так, наприклад, широко відомо, що стимулом до розмноження хвилястих папужок, що добре розмножуються в неволі, є поява в клітці дуплянки. В даному випадку в якості ключового подразника виступає все те же дупло. Ключовими подразниками для розмноження деяких видів акваріумних риб служить переміщення в акваріум каміння певної форми, керамічних трубок, рослин певного виду, а також зміна рівня води або її температури.

Особливу групу ключових стимулів складають такі, для впізнання яких потрібно специфічний тип навчання - **закарбовування**, або **імпринтинг**. На відміну від звичайних форм навчання, що відбувається протягом усього життя тварини, ця форма придбання індивідуального досвіду приурочена до певного "чутливого" періоду онтогенезу. У цей період тварина фіксує, "знімає" подразник, на який згодом буде здійснюватися та чи інша вроджена реакція. Це явище найбільш повно описав, а головне - визначив його роль у формуванні поведінкового акту К. Лоренц.

### **Завершальний акт**

На відміну від варіабельної за формою пошукової поведінки здійснення мети, що безпосередньо стоїть перед твариною, спонукання задоволення якої керувало нею, відбувається у вигляді видоспецифічних фіксованих комплексів дій. Вони позбавлені придбаних елементів і можуть удосконалюватися в онтогенезі тільки за рахунок дозрівання відповідальних за них структур мозку, але не за рахунок навчання. Типові приклади таких дій - різні форми загрозливої і статевої поведінки. Підкреслюючи той факт, що реакції типу завершальних актів у всіх представників виду (або більш великої систематичної категорії) однакові і виявляються у молодих тварин без спеціального навчання, Лоренц назвав їх **ендогенними рухами**. Саме реакції

типу завершальних актів і являють собою, по Лоренцу, інстинкт в чистому вигляді, як він був визначений вище. Як уже зазначалося, такі реакції можуть бути більш стійкими в філогенезі, ніж багатоморфологічні ознаки.

### **Розвиток інстинктивної поведінки в природних умовах**

Проста схема "пошукова поведінка - ключові стимули - завершальний акт", яку зазвичай використовують для опису поведінки, в чистому вигляді спостерігається тільки при виконанні відносно простих поведінкових актів. В якості подібного простого поведінкового акту можна привести приклад гігієнічної поведінки кішки. Пошукова стадія даного поведінкового акту починає розвиватися в той момент, коли у кішки виникає потреба в сечовипусканні або випорожненні, і полягає в тому, що тварина відправляється шукати ділянку з досить рихлим ґрунтом, щоб в ньому викопати ямку. У природних умовах таке місце може розташовуватися на деякій відстані від місцезнаходження кішки в даний момент, ґрунт може бути найрізноманітнішим, велике значення в пошуку має і попередній досвід кішки. Коли необхідне місце, що грає роль ключового подразника, знайдено, вступає в силу завершальний акт, у вигляді фіксованого набору дій. Кішка викопує ямку, мочиться або випорожнюється і потім закопує її. У природних умовах ця дія направлена на те, щоб не залишати після себе специфічного запаху.

Однак в умовах квартири, кішки часто виробляють процедуру закапування в кюветі, позбавленої будь-якого субстрату, або взагалі на голій кахельній підлозі. Подібна "безглуздість" даного поведінкового акту якраз і показує жорстку інстинктивну обумовленість фіксованого комплексу дій, що представляє собою його завершальний акт.

Подібні прості акти поведінки із загального поведінкового репертуару тварини вдається виокремити досить рідко. Найчастіше ж кожен акт поведінки, що розвивається за класичною схемою, виявляється включеним в більш складну систему. Так, наприклад, в деяких випадках пошукова поведінка призводить не до завершального акту, а до такого поєднання подразників, яке стимулює наступну фазу пошукової поведінки. Так, в нашому прикладі з мухоловкою-форель після створення пари у птахів, завершальному акту у вигляді спарювання передують період залицяння. Після спарювання починається наступна стадія пошукової поведінки - будівництво гнізда, потім відкладання яєць, насиджування, вигодовування пташенят і т.д. Для визначення таких форм многостадійної пошукової поведінки учень Тінбергена, Берендс ввів поняття "ієрархія пошукової поведінки".

Отже, як уже говорилося, складний інстинктивний акт можна представити у вигляді цілого ланцюжка простіших поведінкових актів, що складаються з пошукової стадії і завершального акту. Цікаво, що якщо подібний ланцюжок переривається, то подальший розвиток поведінки залежить від того, на якій стадії інстинктивного акта, пошуковій або завершальній, стався цей обрив. Для

того щоб пояснити цю думку, звернімося до хрестоматійних дослідів французького ентомолога Фабра, проведених з поодинокими осами сфекс (мал. 3).

Самки цих ос відкладають яєчка в черевну порожнину цвіркунів певного виду. Протягом всього періоду зростання і розвитку личинка сфекса харчується таким паралізованим, але живим цвіркуном, який зберігає необхідні для розвитку личинки поживні якості, починаючи поїдати його з найменш життєво важливих органів. Фабр з подивом описує точність, з якою оса знаходить ганглії у цвіркунів, як ніби вона знайома з анатомією комах. Трохи пізніше було показано, що орієнтиром для проколу служить малюнок на спинці комах.

Поведінка ос розвивається, але за цілком визначеною схемою, що складається з ланцюжка послідовних дій:

- 1) оса викопує нірку;
- 2) відправляє на пошуки цвіркуна;
- 3) знайшовши цвіркуна потрібного виду, оса паралізує його, проколовши жалом три ганглії;
- 4) паралізованого цвіркуна оса залишає біля входу в нірку і спускається в неї;
- 5) вилазить з нірки і затягує туди цвіркуна;
- 6) в нірці оса відкладає в черевну порожнину цвіркуна яйце;
- 7) замурує ґрунтом вхід в нірку.

Фабр провів серію експериментів з самкою сфекса. Йому було відомо, що оса затягує цвіркуна в вириту нірку тільки за вусики. Поки самка сфекса перевіряла нірку, Фабр обрізав такому паралізованому цвіркуну вусики. Оса, що вилізла з норки, виявлялася абсолютно безпорадною і навіть не робила ніяких спроб втягнути цвіркуна в нірку, захопивши його за будь-яку іншу частину тіла. В результаті оса знову вирушила на пошуки цвіркуна. Фабр повторював цю процедуру кілька разів, перед норкою росла гірка з цвіркунів з відрізними вусиками, але змінити стереотип своєї поведінки, а саме витягти цвіркуна в нору, захопивши його за іншу частину тіла, оса не намагалася. Фактично їй довелося заново здійснювати всю послідовність дій. Коли Фабр перестав втручатися в діяльність ос, їй вдалося здійснити інстинктивний акт.

В іншому експерименті Фабр на очах у ос витягнув паралізованого цвіркуна з відкладеним яйцем з норки, але вона повернулася до норки і, незважаючи на відсутність там цвіркуна, замурувала її. Личинка, що вилупилася, мала неминуче загинути, але це було вже поза дією інстинкту сфекса. Що механічно повторює одні й ті ж маніпуляції протягом тисяч поколінь.

Таким чином, в першому випадку розрив ланцюжка інстинктивних дій призвів до того, що тварина почирала всю процедуру спочатку. У другому ж, оскільки основна послідовність дій осою вже була виконана, вона довела до кінця завершальний акт поведінки.

### Спонтанний прояв інстинктів

К. Лоренц звернув увагу, що поряд зі строго рефлекторним проявом інстинктивних дій у відповідь на ключовий стимул, іноді відзначаються випадки їх спонтанного прояву.

Так, шпаки при лові на льоту комах здійснюють специфічні рухи дзьобом, що супроводжуються характерним клацанням, потім умертвляють свою здобич і ковтають її. У природних умовах для розвитку подібної поведінки необхідно перш за все наявність видобутку. К. Лоренц спостерігав за поведінкою ручного шпака, вирощеного в ізольованих умовах. Птах отримував їжу з годівниці і не мав можливості виконувати стереотипну видоспецифічну реакцію, тобто завершальний акт поведінки для здобування їжі, що полягає в затриманні на льоту комах.

Поступово шпак став намагатися переслідувати будь-які подразники, що з'являлися поблизу клітини, при цьому при відсутності комах він здійснював повну послідовність рухів, необхідних для їх затримання. Шпак несподівано злітав, клацав дзьобом в порожнечі, повертався на жердинку, виконував характерні рухи, якими зазвичай вбиває комах, і, нарешті, "ковтав муху". За висловом Лоренца, реакція відбувалася в цьому випадку "вхолосту". Подібна цьому поведінка була описано Р. А. Хайндом на прикладі канарки. Позбавлений матеріалу для будівництва гнізда, птах переносив і влітав неіснуючі травинки в неіснуюче гніздо. Подібним же прикладом може служити "копання" собакою підлоги і кружляння на місці, перед тим, як лягти спати: спочатку собака як би "викопає собі ямку в ґрунті", потім як би "приминає траву".

Дані приклади ілюструють можливість істотного зниження порога інстинктивних дій, якщо вони довго не здійснювалися в силу якихось причин.

Подальший аналіз показав, що всі складні поведінкові акти в тій чи іншій мірі містять як спонтанні, так і рефлекторні елементи. У реальності встановити, до якої міри окремі елементи поведінки спонтанні або ж викликаються зовнішніми стимулами, яких просто не може вловити спостерігач, буває досить складно. Постійні зовнішні умови самі по собі через деякий час можуть ставати зовнішніми стимулами для виникнення відповідних реакцій.

Наявність фактів спонтанності інстинктивної поведінки зіграла важливу роль у формуванні уявлень К. Лоренца про внутрішні механізми поведінкового акту.

### Гіпотеза К. Лоренца про внутрішні механізми інстинктивних дій

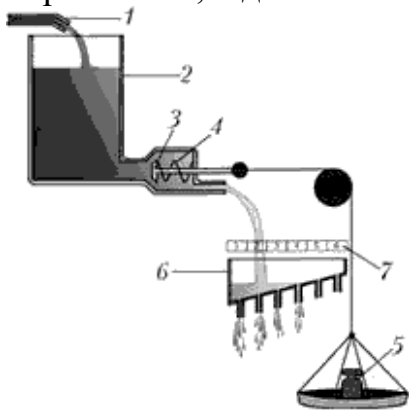
Лоренц висунув ряд положень про внутрішні механізми інстинктивних дій. Згідно з його уявленням під дією ряду зовнішніх і внутрішніх факторів (гормони, температура, освітленість і т.п.) у відповідних нервових центрах відбувається накопичення "енергії або потенціалу дії", специфічних щодо певного спонукання (голод, спрага, статеві потреби і т. п.). Зростання цієї активності вище деякого рівня призводить до прояву пошукової фази

поведінкового акту, яка, як уже говорилося, характеризується широкою мінливістю виконання як у даної особини, так і у різних представників одного виду. Пошукова фаза полягає в активному пошуку ключових подразників, при дії яких може бути задоволено спонукання, що виникло у тварини. Коли ці подразники знайдені, здійснюється завершальний акт - фіксований комплекс дій.

Цей комплекс дій видоспецифічний і характеризується високим ступенем генотипичної обумовленості. При надмірному накопиченні "специфічної енергії дії" завершальний акт може здійснитися спонтанно, тобто за відсутності відповідних подразників (реакція "вхолосту"). Термін "специфічна енергія дії" застосовувався в значній мірі як метафора і повинен був підкреслити, що внутрішні мотивуючі чинники впливають тільки на певні системи поведінкових реакцій, пов'язані, наприклад, з добуванням їжі і не пов'язані з розмноженням.

### Гідравлічна модель К. Лоренца

Лоренц запропонував гіпотетичну модель здійснення реакцій типу завершальних актів, загальні принципи якої були запозичені з гідравліки. Хоча свого часу модель активно використовувалася для трактування механізмів поведінкового акту, а покладені в її основу принципи ніколи не були спростовані, в даний час вона представляє лише історичний інтерес (мал. 4).



**Мал. 4. "Гідравлічна модель" Лоренца**

При підвищенні мотивації, наприклад при позбавленні тварини їжі, накопичується "специфічна енергія дії", тобто енергія, яка відноситься тільки до почуття голоду і не пов'язана ні з якими іншими типами поведінки. У моделі це представлено як поступове накопичення води в резервуарі (2), куди вона надходить через кран (1). Витікання води з резервуара є активність тварини, зокрема рухова активність. У нормі вихід з резервуара закритий клапаном (3), який забезпечений пружиною (4). Клапан відкривається двома способами. Перший - це приміщення на тарелі терезів вантажів різної ваги (5), що відповідає дії різних зовнішніх подразників. Поступово наростаючий тиск води в резервуарі і вантаж на чашці терезів діють в одному напрямку: відкривають клапан. Чим вище рівень води, тим менший тягар необхідно додати на тарелю

терезів, а іноді відкривання клапана забезпечує тільки тиск води - це буде відповідати активності вхолосту. Різні типи активності тварини представлені в моделі у вигляді різних отворів в градуйованому ( 7 ) нахиленому лотку ( 6 ). При злегка відкритому клапані води виливається мало, вона потрапляє лише на начало, на найнижчий отвір лотка. Це відповідає формі активності, що має найнижчий поріг, тобто однією з форм пошукової поведінки. Якщо клапан відкривається сильніше, вода виливається і через інші отвори лотка, що відповідає активності з більш високим порогом. Якщо вся вода вилася, поведінкова реакція не проявляється, як би не були сильні стимули, діючі на тварину. Поняття "**виснаження рухового акту**", яке використовується в класичній етології, відноситься саме до цього випадку.

Запропонована Лоренцем модель добре описує феноменологію інстинктивних дій, а також циклічні зміни, що відбуваються в реактивності нервової системи тварини до зовнішніх подразників - зниження порога вчинення дії, якщо воно довго не виконувалося, відновлення готовності до інстинктивних дій після перерви і можливість появи реакцій на неспецифічні подразники. Протягом деякого часу модель Лоренца була стимулом до розвитку нових досліджень. Однак поряд з цим дана модель неодноразово піддавалася критиці, почасти необґрунтованою, але почасти й справедливою (наприклад, за механістичність побудови). При створенні моделі приймалися в розрахунок лише найзагальніші риси, що відображають схему роботи модельованої системи, а також її відповідність відомим з досвіду фактам. Добре ілюструючи багато з відомих феноменів, гідралічна модель Лоренца була все ж не в змозі пояснити все різноманіття поведінки. Однак це свідчило лише про те, що уявлення про запасання "специфічної енергії дії" має обмежене застосування і відповідні терміни і поняття не універсальні.

Сучасна оцінка концепції Лоренца про природжений дозвільний механізм спирається на велику кількість експериментальних фактів, отриманих в останні роки. Очевидно, що і "специфічна енергія дії" і "ключові стимули" - це поняття, які в перекладі на мову сучасної нейрофізіології виражаються такими термінами, як специфічне спонукання, активація тієї чи іншої мотиваційної системи, а також видоспецифічна вибірковість перцепторного апарату.

### **Вплив гормонів на інстинктивну діяльність**

Роль "специфічної енергії" в здійсненні інстинктивних дій в значній мірі виконують гормони. Вони, зокрема, відіграють велику роль в сезонних змінах поведінки тварин. Останні ж, як показують численні сучасні дослідження, тісно пов'язані з сезонним циклом діяльності залоз внутрішньої секреції, таких як надниркові, гіпофіз, щитовидна залоза, статеві залози. При цьому залози внутрішньої секреції визначають рівень стану організму, його **домінантний** стан або стан **аппетенції**. Під цими станами розуміють особливу спрямованість діяльності організму, коли будь-який подразник із



зовнішнього або внутрішнього середовища викликає певний цикл реакцій: діяльність при здобуванні їжі, статеві поведінка, гніздобудування, прагнення до міграції і т.п.

Гормональні зміни в організмі багато в чому залежать від дії зовнішніх чинників: температури середовища, харчування, наявності особин іншої статі, ландшафту і т.д., але проявляються циклічно незалежно від факторів зовнішнього середовища. Так, наприклад, зміст більшості видів диких тварин в приміщеннях з постійною температурою протягом року не усуває у них властивих весняному сезону змін обміну речовин. Однак виділення **гіпофізом** і **статевими залозами** гормонів, що визначають поведінку тварини в період розмноження, у великій мірі залежить від довжини світлового дня.

У багатьох хребетних, що мешкають в помірній зоні північної півкулі, при штучному утриманні в умовах характерного для зими короткого світлового дня не виявляється нормальної весняної активності цих залоз, навіть якщо весна давно настала. Але якщо тих же тварин утримувати при довжині дня, що поступово збільшується, або при постійній добі з 16-годинним днем і 8-годинною ночью, їх гіпофіз і статеві залози почнуть виділяти гормони - тварини стануть розмножуватися навіть серед зими.

Фактори зовнішнього середовища роблять неоднаковий вплив на стан тварин різних видів. Так, наприклад, додаткове освітлення викликає активізацію статевої поведінки, підвищує утворення спермій у багатьох куницевих, наприклад тхора, норки. У гризуна бурундука, що впадає в зимову сплячку, такі ж зміни можна спостерігати тільки при впливі порівняно високої температури середовища.

Відомо, що поведінка, пов'язана з розмноженням, контролюється цілим набором гормонів, що виробляються статевими залозами і гіпофізом. Деякі гормони гіпофіза стимулюють виділення в першу чергу статевих гормонів, спільна ж дія тих і інших проявляється по-різному. Такі форми поведінки, як шлюбні ігри, бої між самцями, охорона гнізда проявляються у більшості тварин тільки в тому випадку, якщо і статеві гормони, і гормони гіпофіза надходять в організм у відповідній послідовності.

Зміни поведінки, пов'язані зі зміною рівня статевих гормонів, ілюструє феномен так званої **помилкової вагітності**, добре відомий багатьом власникам собак та інших домашніх тварин. Це явище виникає внаслідок того, що незабаром після овуляції на місці фолікула, з якого вийшла яйцеклітина, починається зростання так званого жовтого тіла. Воно являє собою специфічну ендокринну залозу, що виділяє гормони, які забезпечують нормальний перебіг вагітності, пологів, лактації, материнської поведінки і т.д. У собак і багатьох інших хижих ссавців зростання жовтого тіла відбувається незалежно від того, була самка запліднена чи ні. Гормони, що виділяються цією залозою, викликають в організмі незаплідненої самки зміни, аналогічні тим, які

розвиваються при вагітності.

У собак симптоми помилкової вагітності проявляються наступним чином. Через 1,5-2 місяці після чергової тічки незначно набухають молочні залози і робиться пухкою слизова оболонка піхви. У деяких випадках, особливо якщо в'язка була, але вагітність в силу будь-яких причин не наступила, або в будинку є цуценята у іншій суки, кошенята у кішки, а іноді і немовля у господині, симптоми помилкової вагітності стають більш явними. Після закінчення терміну, приблизно відповідного терміну нормальної вагітності, в крові суки знижується рівень прогестерону і підвищується рівень пролактину. Завдяки дії цих гормонів у суки з'являється молоко, починає проявлятися материнський інстинкт, а в деяких випадках розвиваються "помилкові пологи". Цей процес дуже схожий на справжні пологи: сука влаштовує гніздо, важко дихає, іноді у неї навіть виникають елементи потуг, що супроводжуються виділенням слизу. Подальша поведінка суки дуже нагадує післяпологову. Вона стає неспокійною, скиглить, відмовляється від корму, неохоче виходить на прогулянку і потім дуже поспішає додому. Деякі суки переносять в певне місце предмети, схожі на цуценят (іграшки, домашні тапочки), потім лягають біля них, і приймають позу як під час годування цуценят. При наявності цуценят в іншій суки вона прагне залізти до них, а іноді навіть перетягує їх до себе. Якщо в цей момент до суки підкласти цуценят, вона починає доглядати за ними і годувати їх.

Коли в будинку міститься декілька сук, а цуценят народжує тільки одна, інші можуть взяти повноцінну участь в їх вигодовуванні, що частенько і відбувається. Можливо, що біологічний сенс помилкової вагітності полягає саме в цьому. За життя собак у зграї у них зазвичай виникає синхронізація циклів. Але в той же час цуценята бувають найчастіше в однієї, головною суки, зрідка у двох. Участь же багатьох членів зграї в вигодовуванні цуценят може врятувати їм життя при загибелі або хвороби матері.

Ступінь прояву хибної вагітності, мабуть, пов'язана з різним рівнем секреції пролактин-інгібуючого фактора, що утворюється в гіпоталамусі.

Безпосереднє видалення окремих ендокринних залоз або пригнічення їх функції введенням певних лікарських речовин також призводить до значних змін поведінки. Так, наприклад, кастрація в великій мірі знижує статеву активність. Однак зникнення статевих реакцій після кастрації відбувається не відразу, а лише через кілька місяців. Це пов'язано з тим, що статеві гормони, крім сім'яників і яєчників, продукуються цілою низкою ендокринних залоз.

У той же час, статеву активність у кастрованих тварин може бути відновлена введенням самцям андрогенів (чоловічих статевих гормонів), а самкам - естрогену (жіночого статевих гормону). За допомогою цих же гормонів можна спровокувати статеву активність поза сезоном розмноження. Цей метод досить часто використовується при розведенні тварин в неволі.

Важливо відзначити, що введення статевих гормонів викликає більший ефект у нізкоорганізованих ссавців, наприклад шурів, морських свинок, ніж у

вищих, наприклад мавп. Це пояснюється великою участю нервової системи в статевій поведінці вищих організмів. Тому можна зробити загальний висновок (по крайній мірі, в відношенні статевої поведінки), що в процесі еволюції роль гормонального компонента в регуляції статевого інстинкту знижується, а роль нервової системи зростає. Збереження статевої активності при випаданні гормонального фактора (в старості або після операції кастрації) виражено і у людини.

Крім специфічних гормонів, що впливають на окремі сторони поведінки (наприклад, статевий), деякі ендокринні залози виробляють неспецифічні активізуючі гормони. До таких гормонів, що визначає загальний стан напруги функцій організму (стрес), відносяться так звані 17-кетостероїдні речовини, що виділяються з сечі як чоловічого, так і жіночого організму. Ці гормони утворюються як в корі надниркових залоз, так і в статевих залозах. Їх роль дуже велика, вони беруть участь в регулюванні і утриманні солей натрію, регулюванні обміну вуглеводів і діяльності статевих залоз. Виділення 17-кортикостероїдів регулюється гормонами гіпофіза, в свою чергу тісно пов'язаного у своїй функції з центральною нервовою системою.

Іншим джерелом внутрішніх стимулів є **рецептори**. Так, наприклад, чутливі нервові закінчення, розташовані в стінках сечового міхура, сигналізують про їх зростлу натягу і, отже, переповненні органу, що викликає у тварини позиви до сечовипускання. Подібним чином, коли дихальні центри довгастого мозку сигналізують про надлишок вуглекислоти в крові, дихання частішає. Функції багатьох аналогічних внутрішніх датчиків також безпосередньо пов'язані з поведінкою.

У більшості випадків інстинктивна поведінка розвивається під впливом гормонів і роздратуванні рецепторів одночасно.

## **Методи вивчення інстинктів**

### **Метод спостереження і реєстрації**

Найбільш загальним і поширеним методом дослідження інстинкту як форми поведінки тварин є **спостереження**. Опис поведінки тварини, зіставлення його особливостей у різних видів, встановлення характеру поведінки в залежності від сезонів року, часу доби, наявності інших тварин і т.д. для багатьох поколінь вчених стало основним методом вивчення інстинкту. Цей метод не міг бути застосований для вивчення таких питань, як походження інстинкту, фізіологічні механізми, які лежать в його здійсненні, роль успадкованих елементів, придбаних в типовій для даного виду поведінці і т.д. Разом з тим, саме роботам сумлінних спостерігачів і описовому методу вчення про інстинкт зобов'язаний вельми важливими відомостями.

Якщо натуралісти XVIII в. обмежували вивчення інстинкту простим спостереженням і зіставленням цих спостережень на різних видах тварин, то в

XIX ст. велике місце в роботах натуралістів починає займати експеримент. Дослідники навмисно ставлять перед досліджуваними ними тваринами ряд завдань, штучно створюють для них різні ситуації, що дозволяє відповісти вже на багато питань походження окремих інстинктивних дій.

Поряд з експериментом розвивається і техніка спостереження, яка в зв'язку з розвитком приладобудування, кіно- і фотографування, а також великої кількості фізико-хімічних методів стає на шлях абсолютно об'єктивної реєстрації поведінки тварин. Оснащення технічними засобами не тільки підвищило точність реєстрації, а й мало ту позитивну сторону, що виключило неминуче при довільних описах суб'єктивне тлумачення досліджуваних явищ.

Такі прояви життя тварин, як прийом і добування їжі, гра, поведінка при спарюванні, материнську поведінку стали предметом реєстрації з кількісною оцінкою в часі і просторі. Реєструвалися також фізичні і хімічні зміни в навколишньому середовищі в ході експерименту.

Це не означає, що спостереження неозброєним оком і реєстрація спостережуваних явищ втратили своє значення. Багато проявів діяльності доводиться вивчати саме таким чином, однак фіксація спостережуваних явищ стала більш об'єктивною.

Найбільше місце в спостереженнях інстинктивної діяльності займає послідовне вивчення (реєстрація) рухових актів тварини у певній життєвій ситуації. Такий прийом отримав найменування **каталогізації** поведінки або складання **етограмм**. Зазвичай технікою такої реєстрації служить кінозйомка, на підставі якої складають ряд схем, які характеризують типові форми поведінки тварини. Особливо важливий такий метод при вивченні так званих виразних форм поведінки. Цей напрямок дослідження веде свій початок від чудової роботи Дарвіна "Про висловлення відчуттів у людини і тварин", що дала неперевершений для свого часу аналіз проявів спільності виразів відчуттів у тварин і у людини і тим самим заклала міцний фундамент під вивчення еволюції поведінки.

Етограмми можуть бути представлені у вигляді таблиці ознак, що збігаються і не збігаються у різних тварин, ознак, що характеризують поведінку представників даного виду в окремі періоди біологічного циклу (харчування, спарювання, вирощування молодняка, стадні відносини та ін.). На підставі зіставлення таких таблиць виділяються окремі типові елементи поведінки і вивчається їх успадкування, мутаційна мінливість і т.д.

Зіставлення етограмм як об'єктивних критеріїв видових форм поведінки актуально при дослідженні онтогенезу і філогенезу окремих його форм, а також при дослідженні походження більш складних форм поведінки з простішими.

### **Метод хронометражу**

Якісна характеристика інстинктивної поведінки, доповнюється кількісною, в основі якої лежить вивчення протікання реакцій у часі. Для цього

застосовується метод хронометражу, коли певні рухові акти фіксуються в часі або візуально, або за допомогою спеціальної апаратури. Найбільш простим прикладом такої реєстрації поведінки є вивчення сумарної рухової активності тварини протягом доби, в різні сезони року, в різних умовах середовища.

Техніка реєстрації при хронометруванні поведінки дуже різноманітна і залежить від завдання дослідження, об'єкта і оснащення дослідника. Застосовуються метод графічної реєстрації (на механічній, електричній або радіоелектричній основі), метод візуального спостереження і механічної реєстрації спеціальними лічильниками, записи акустичних явищ і т.д. Як відомо, етологічні методи передбачають реєстрацію і всебічний аналіз великого числа одиниць поведінки, для чого необхідна чітка ідентифікація актів поведінки і поз, а також система їх класифікації. З цією метою були створені спеціальні "Етологічні атласи".

### **Метод ізоляції новонародженого**

Всі прийоми спостережень і реєстрації поведінки тварини мають значення для встановлення видових (таксономічних) відмінностей поведінки або окремих його елементів, встановлення особливостей їх протікання в природі. Однак вони не можуть вирішити одного з найважливіших питань, що стоять перед дослідником інстинкту, - питання про походження того чи іншого елемента поведінки, рухового акту або всієї складної діяльності в цілому.

Необхідність вирішення цього кардинального питання змусила дослідників розробити спеціальну методику вивчення інстинктів шляхом виділення елементів вродженої поведінки. Найбільш істотне значення для виявлення складного поєднання вроджених елементів поведінки, що спостерігається в природних умовах, отримав метод ізоляції новонародженого від певних факторів зовнішнього середовища - **метод Каспар-Хаузера**. Назва методу походить від імені Каспара Хаузера - спадкоємця престолу одного з німецьких князів, якого в результаті палацових інтриг ув'язнили, де він пробував з раннього дитинства до 17-річного віку. Хлопчик жив у низькій тюремній камері і бачив тільки наглядача, ніколи не казав йому ні слова. Звільнили його в 1828 р. На свободу він ходив з трудом, не вмів користуватися руками і міг вимовити тільки одну фразу. Подальше виховання дало вельми незначні результати. Хаузер так і не став нормальною людиною.

Застосування подібного методу зустрічалося в далекій давнині. Легендарний законодавець древньої Спарти Лікурґ помістив двох цуценят одного посліду в яму, а двох інших виростив на волі в спілкуванні з іншими собаками. Коли собаки підросли, він у присутності великого збігу народу випустив зайця. Щеня, виховане на волі, кинулося за зайцем, зловлює і задушує його. Щеня, виховане в повній ізоляції, боягузливо кинулося бігти від зайця. Незважаючи на цілком легендарний характер досвіду (як і його автора), він був неодноразово повторений в різних варіантах в павловських лабораторіях, де

підтвердилися основні висновки Лікурга. Як прийом ізоляції організму від зовнішніх подразників цей експеримент зберіг своє значення до наших днів і став основою вивчення вродженого, незалежного від умов виховання і зовнішнього середовища поведінки організмів.

Цей метод застосовувався у величезній кількості досліджень, в тому числі під час спостережень Ф. Кюв'є над бобр'яком, в дослідях Сполдинга з пташенятами ластівки і ін. К. Ллойд Морган в 1899 р. описав випадок, коли взяті сліпими з гнізда і вирощені в кімнаті білки брали горіхи, клали їх на килим і здійснювали рухи "закапування" в землю. Після вчинення певної кількості рухів закапування білка приймалася за новий горіх, і все починалося спочатку. У цьому випадку в наявності був харчовий матеріал (горіхи), який в природних умовах при запасанні корму закопується.

Широко відомі експерименти **Г.-Ф. Харлоу** (1906-1981) з вирощуванням дитинчат мавп за допомогою "штучних матерів" (мал. 5).

Ще одним методичним прийомом, що широко використовується при вивченні інстинктивної поведінки в експерименті і частково в природі, є **метод муляжів**. Муляж по ідеї імітує природні подразники і добре відомий мисливцям, які застосовують моделі качок або такі звукові подразники, як манки. До групи методичних прийомів муляжування відносяться відтворення як моделей тварин і рослин, так і харчових речовин, запахів і звуків, що імітують природні подразники. Метод імітування природних взаємин широко поширений в експериментальній біології. Він широко застосовувався ще Фабром в спостереженнях над комахами, а також іншими дослідниками минулого століття. Цікавими фактами, встановленими за допомогою муляжів, є факти посилення вроджених реакцій або їх ослаблення при відповідному посиленні або ослабленні контрастності кольорів подразника (наприклад, більш яскраве оперіння муляжу птиці-партнера при статевій поведінці), при дії запахового подразника більшої інтенсивності, ніж природний і т. д. Ці факти є доволі важливими для вивчення проблем фізіологічної адекватності подразників, значення силових відносин природних подразників.

### **Метод муляжу**

Найбільший інтерес з цієї точки зору являє опис статевої поведінки самця колюшки при наближенні до нього різних штучних моделей самки (Н. Тінберген, 1955). Якщо модель (навіть дуже груба з оформлення, мал. 6) мала розширення в області черевця, то з боку самця колюшки спостерігалася реакція залицяння. Якщо модель самки не мала цього розширення (імітує наявність незаплідненою ікрою), то реакція залицяння була відсутня, навіть могла бути проявлена агресія. Застосування муляжу, що лише в якійсь мірі імітує живий біологічний об'єкт, викликало більш інтенсивну реакцію, ніж натуральний подразник - самка з менш роздутим черевцем.

### **Фармакологічні методи в вивченні інстинкту**

Значне місце зайняло за останній час вивчення хімічних впливів на окремі

ділянки центральної нервової системи - **фармакологічні методи у вивченні інстинкту**. Так, введення спеціальних мікрокапель в різні області проміжного мозку дозволяє проводити вплив різними збудниками і гальмують нервову систему речовинами. Наприклад, виявилося можливим таким чином порушувати чи пригнічувати харчову активність тварин, спрагу і т.д.

Ще більшого значення для розуміння проблем інстинкту має застосування останнім часом так званих психотропних речовин, що діють на організм як через нервову систему, так і шляхом зміни функції ендокринних залоз і обміну речовин. До них, перш за все, відносяться речовини, що блокують імпульси, що приходять з аналізаторів, або навпаки, стимулюють стовбурові відділи мозку, що викликають збудження тварини.

Найбільш складним виявляється вивчення впливу фармакологічних засобів на специфічні прояви інстинкту. В даний час дослідження дії нових фармакологічних препаратів на видоспецифічну поведінку тварин є необхідним етапом загальної оцінки їх психотропної дії.

Цією проблемою займається спеціальний розділ сучасної експериментальної медицини - "фармакоетології", яка вивчає характер і механізми дії психотропних засобів на внутрішньовидову поведінку тварин у природних або лабораторних умовах. Використовуючи в якості біологічної моделі соціальну і агресивну поведінку гризунів, а також точні методи реєстрації та класифікації видоспецифічної поведінки, творцям цього методу вдалося дати точну характеристику антиагресивних, антисоціальних, анксиогенних і анксиолітичних (тобто модулюючих страх і тривогу) ефектів великого числа психотропних засобів .

Методично вивчення інстинктивної діяльності представлено в даний час дуже широко. По суті для дослідження інстинкту застосовуються всі сучасні методи вивчення поведінки, вищої нервової діяльності, нейрофізіології, ендокринології та фізіології аналізаторів. Проте, далеко не всі методи є застосовними для спостереження над різними формами інстинктивної діяльності.

**Словник термінів:** Інстинкт, Домінанта, збудження, Імпринтинг, Фіксований комплекс дій (ФКД), Структура поведінкового акту, Специфічна мотивація, Пошукова поведінка, Ключовий подразник, Завершальний акт, Спадкові координації, Ендогенні рухи, Природжений дозволяючий механізм, Релізери, Закарбування, Спонтанний прояв інстинктів, Гідравлічна модель Лоренца, Специфічна енергія, Виснаження рухового акту, Аппетенція, Етограма, Метод Каспар-Хаузера, Метод муляжів.

**Питання до семінару:**

Що таке інстинкт?

Що таке Фіксований комплекс дій?

Що таке ключовий подразник?

Що таке вроджений дозволяючий механізм?

Що таке завершальний акт інстинктивної поведінки?

Яку роль у розвитку інстинктивної поведінки грають гормони?

За допомогою яких методів вивчають інстинкти?

Що таке етограма?

Що таке метод Каспар-Хаузера?