

КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Е.В. Герасимова, С.Г. Розенталь, Г.Ф.Ситдикова

БИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Часть I

Учебно-методическое пособие

Казань 2020

УДК 612. 57.024

*Рекомендовано к изданию
учебно-методической комиссией Института фундаментальной медицины и
биологии ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) федеральный
университет»*

Протокол № 5 от 5.03.2020 г.

Заседанием кафедры физиологии человека и животных

Протокол № 8 от 5.03.2020 г.

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор КГМУ **Мухамедьяров М.А.**

кандидат биологических наук, доцент КФУ **Яковлева О.В.**

Герасимова Е.В., Розенталь С.Г., Ситдикова Г.Ф.

Биология поведения: учебно-методическое пособие / Е.В. Герасимова, С.Г. Розенталь, Г.Ф. Ситдикова – Казань: Казанский университет, 2020. – 69 с.

Данное учебно-методическое пособие включает теорию и лабораторные работы, выполняемые по физиологии рефлекторной деятельности, памяти, внимания, когнитивных процессов, эмоций, а также по физиологии различных форм поведения и тревожности. Выполнение предложенных практических работ способствует освоению современных экспериментальных методов работы с биологическими объектами в лабораторных условиях, навыков работы с современной аппаратурой, необходимых для выполнения курсовых и выпускной квалификационной работы. Руководство предназначено для бакалавров, а также для студентов медицинских специальностей.

УДК 612, 57.024

ББК 28.7

Герасимова Е.В., Розенталь С.Г., Ситдикова Г.Ф. 2020

Оглавление

	ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1.	ВРОЖДЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ	7
	Лабораторная работа 1.1 Изучение безусловно-рефлекторных форм поведения у животных	12
	Лабораторная работа 1.2 Изучение фазных и тонических рефлексов у лабораторных животных	14
ГЛАВА 2.	ПРИБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ	21
	Лабораторная работа 2.1 Изучение условных рефлексов (на примере условного рефлекса активного избегания)	27
	Лабораторная работа 2.2 Образование условного зрачкового рефлекса, определение скорости формирования и торможения временной связи	29
ГЛАВА 3.	ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ УПРАВЛЕНИЕМ ДВИЖЕНИЯМИ	32
	Лабораторная работа 3.1 Определение мышечной силы животных в тесте «Сила хватки»	35
	Лабораторная работа 3.2 Оценка сенсомоторных движений задних и передних конечностей лабораторных животных в тесте «Сужающаяся дорожка»	35
ГЛАВА 4.	ОСНОВЫ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ	38
	Лабораторная работа 4.1 Оценка непространственной памяти животных в тесте «распознавание нового объекта»	42

	Лабораторная работа 4.2 Оценка пространственной памяти животных в тесте «Т-образный лабиринт» (спонтанный выбор)	44
ГЛАВА 5.	КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ	46
	Лабораторная работа 5.1 Многопараметрический метод определения тревожно-фобического статуса животных	49
	Лабораторная работа 5.2 Изучение уровня тревожности с использованием методики «крестообразный приподнятый лабиринт»	51
	Лабораторная работа 5.3 Исследование тревожности у животных в тесте темно-светлая камера	54
	Лабораторная работа 5.4 Исследование поведения грызунов в новых условиях	56
	Лабораторная работа № 5.5 Оценка спонтанной ориентации, тревожности и двигательной активности животных в тесте «закрытый крестообразный лабиринт»	60
	Темы рефератов	63
	Литература для самостоятельной подготовки	66
	Список использованной литературы	68

ВВЕДЕНИЕ

В современной нейрофизиологии одной из основных проблем является изучение интегративной деятельности нервной системы, результатом которой является поведение животных и человека. Физиологические исследования в сочетании с изучением анатомии и морфологии головного мозга привели к однозначному заключению – именно головной мозг является инструментом нашего сознания, мышления, восприятия, памяти и других психических функций.

В настоящее время появилась возможность связать активность нейронных сетей и определенных структур мозга с наблюдаемым поведением, изучается влияние генетических факторов и факторов окружающей среды на поведенческие акты. Работа мозга лежит не только в основе простого двигательного поведения, но и сложных когнитивных функций. Таким образом, основная задача когнитивных наук, среди которых нейрофизиология, психофизиология, нейробиология, этология и многие другие, – объяснить поведение целостного организма в рамках активности мозга.

Правильный выбор экспериментального подхода к той или иной проблеме и грамотное использование выбранных методик влияет на успех любого исследования. Для адекватной оценки полученных результатов, необходимо хорошо ориентироваться в современных методах исследования. Методы оценки поведения у лабораторных животных столь же разнообразны, как и количество исследователей, применяющих их.

Поведенческое фенотипирование – процедура комплексной оценки поведенческих характеристик лабораторных животных – разработана в целях стандартизации сбора и интерпретации поведенческих данных для выявления нарушений функционирования центральной нервной системы у нокаутных и трансгенных генотипов, начиная с элементарных моторно-двигательных реакций и заканчивая особенностями эмоционально-психической сферы.

Поведенческие тесты позволяют проводить универсальный скрининг с выявлением морфологических дефектов и нарушений в нервно-мышечной, сенсорной и вегетативной системах организма, а также оценить более тонкие функциональные особенности нервной системы, связанные с индивидуальным и социальным поведением животных, их психическими функциями (мышление, способность к обучению и коммуникации, которые не могут быть объяснены инстинктами или условными рефлексами).

Представленные в данном пособии методы используют для исследования функционирования нервной системы, работы мозга, ряда психологических заболеваний, токсикологии и общего воздействия на живой организм вводимого препарата. Существуют десятки экспериментальных протоколов для каждого метода, которые в зависимости от поставленных задач могут модифицироваться. Поэтому важно иметь общие представления об этих методах, понимать общие принципы работы и области их применения.

Также в данном методическом пособии рассмотрены основные теоретические положения врожденных и приобретенных форм поведения, нейрофизиологические основы обучения, памяти, общие принципы управления движениями и комплексная оценка поведенческих характеристик лабораторных животных. Каждый раздел включает теоретическую часть, вопросы к семинарам и практические задания по исследованию различных форм поведения, которые широко используются в научных исследованиях.

ГЛАВА 1. ВРОЖДЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Поведение – один из важнейших способов активного приспособления животных к многообразию условий окружающей среды. Оно обеспечивает выживание и успешное воспроизведение как отдельной особи, так и вида в целом. Различные формы поведения присущи всем животным. Все формы поведения можно разделить на врожденные (стереотипные) и приобретенные.

К врожденным формам поведения животных и человека относятся **таксисы, кинезы, простые врожденные рефлексy (безусловные рефлексy), сложные врожденные рефлексy - инстинкты.**

Таксис – это направленное движение всего организма в целом, вызванное внешним стимулом.

Различают:

- *положительные* таксисы, направленные к источнику воздействия (бабочки летят к свету, цветы поворачиваются к солнцу);
- *отрицательные* таксисы, направленные от источника (тараканы бегут от света).

Таксисы делят по природе раздражителя на *фототаксис, хемотаксис, геотаксис, гигротаксис* и т. д.

Кинез, в отличие от таксиса, – реакция ненаправленная, зависящая от интенсивности стимула, но не от его направления. В качестве примера можно привести поведение мокриц в камере, разделённой на сухую и влажную половины. Мокрицы скапливаются во влажной половине, проявляя тем самым положительный гидротаксис. С другой стороны, если сравнить скорость беспорядочного движения мокриц в сухой и влажной камере, то выяснится, что на сухой половине, пытаясь найти более подходящие для себя условия, они двигаются быстрее – это пример кинеза.

Безусловные рефлексy:

- это **врожденные**, наследственно передающиеся реакции, они формируются на основе наследственных факторов и большинство из них начинают функционировать сразу же после рождения;
- являются **видовыми**, т. е. эти рефлексy свойственны всем представителям данного вида;
- **постоянны**, они сохраняются в течение всей жизни организма. В отличие от безусловных условные рефлексy непостоянны, они могут возникнуть, закрепиться и исчезнуть;
- осуществляются за счет **нижних отделов ЦНС** (подкорковые ядра, ствол мозга, спинной мозг);
- всегда осуществляются **в ответ на адекватные раздражения**, действующие на определенное рецептивное поле, т.е. они структурно закреплены;
- это **реакции на непосредственные раздражения** (пища, находясь в полости рта, вызывает слюноотделение).

Простые врожденные рефлексy - произвольная реакция какой-то части организма на тот или иной стимул, осуществляемая при участии центральной нервной системы. При рефлексорном акте нервный импульс проходит по нейронам, составляющим рефлексорную дугу (коленный рефлекс у человека) (Рис.1).

Инстинкты являются врожденными, безусловными рефлексами и представляют собой совокупность двигательных актов и сложных форм поведения (Рис. 2).

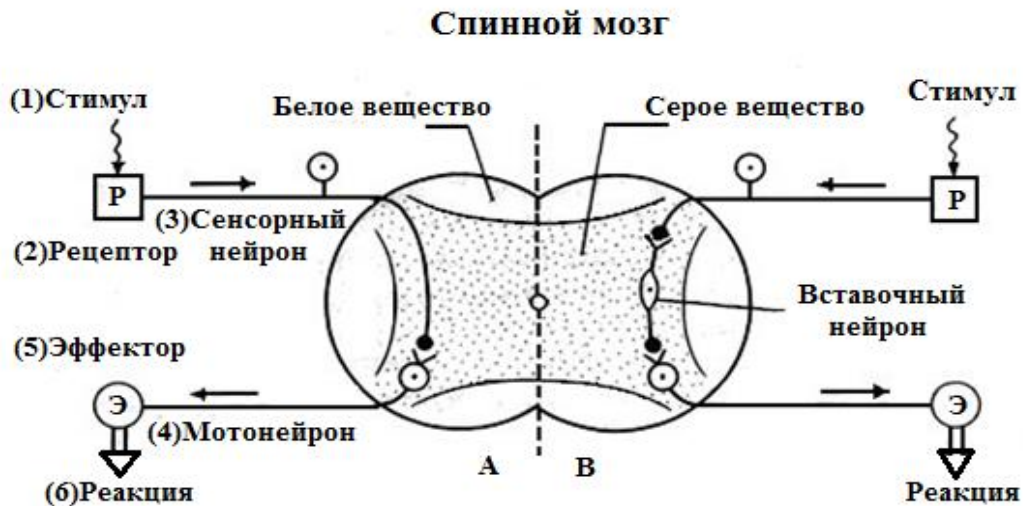


Рис. 1. Схема двух видов простых рефлекторных дуг:
 А – моносинаптическая рефлекторная дуга
 В – полисинаптическая рефлекторная дуга
 Р-рецептор, Э-эффектор



Рис. 2. Виды инстинктов

Вопросы к семинарам.

1. Характеристика безусловных рефлексов. Формирование врожденных рефлексов. Классификация безусловных рефлексов. Центры простых врожденных рефлексов.
2. Понятие о врожденном поведении. Организация безусловного поведения. Элементарные поведенческие акты и алгоритмы ориентации в пространстве, кинезы, тропизмы, таксисы. Привыкание.
3. Понятия о рефлексах (безусловные и условные рефлексы) и адаптационные реакции (генетические и приобретённые).
4. Инстинктивное поведение: определение, развитие в онтогенезе. Методы изучения.
5. Представление об инстинктивном поведении. Проблема инстинкта и научения (Ж. Ламарк, К. Рулье, Ч. Дарвин). Пластичность инстинктивного поведения (В.А. Вагнер, К.Э. Вагнер). Мотивация и внешняя афферентация в проявлениях инстинктивного поведения. Концепции поведения К. Лоренца и Н. Тинбергена.
6. Фиксированные комплексы действий (ФКД). Врожденный пусковой механизм, смещенная активность, ритуализация. Их характеристики и методы изучения. Сверхстимулы.
7. Онтогенез поведения. Импринтинг.
8. Изменение врожденных форм поведения в процессе фило- и онтогенеза.
9. Биологические поведенческие ритмы: их разновидности и происхождение. Циркадные и циркануальные ритмы.

Практическая часть

Лабораторная работа 1.1 Изучение безусловно-рефлекторных форм поведения у животных

Набор поведенческих безусловных рефлексов является специфичным для каждого вида, например, рефлексы переворачивания, характерные для кошки или крысы, отсутствуют у человека. В то же время, существуют группы безусловных рефлексов (мигательный или рвотный), наблюдаемые у всех млекопитающих. Нарушение или отсутствие какого-либо рефлекса, присущего данному виду, служит показателем патологии ЦНС. Тестирование поведенческих безусловных рефлексов широко применяется в медицине и лабораторных экспериментах как показатель целостности ЦНС, а также для исследования различных лекарств.

Цель работы: провести тестирование безусловно-рефлекторного поведения крыс.

Объекты, материалы и оборудование: взрослые крысы 5-6 шт., проволока (диаметр 1 мм), стол, круглая деревянная рейка (диаметр 2 см), линейка или рулетка.

Ход работы: для предотвращения агрессивного поведения экспериментальных животных по отношению к экспериментатору (укусов), подопытные животные в течение некоторого времени (10-30 мин) приучаются к рукам. Далее проводят анализ безусловно-рефлекторного поведения животных.

Рефлекс хватания. Держите крысу на весу и дайте ей слегка прикоснуться передней лапой к жесткой проволоке. Пальцы животного охватывают проволоку и сжимаются вокруг нее. Реакция усиливается при попытке убрать проволоку.

Рефлекс переворачивания. Положить животное на спину на плоскую поверхность. Оно сразу же переворачивается и становится на 4 лапы. Если

при этом рукой зафиксировать голову животного, переворачивание начнется с задних конечностей, после чего включаются передние конечности. Если зафиксировать животное за пояснично-крестцовую область, то поворот начинается с головы. Аналогичная реакция наблюдается у крыс при падении. Крысу поднимают на высоту 40 см, переворачивают брюшком вверх и отпускают над мягкой поверхностью. Во время падения животное переворачивается и приземляется на 4 лапы.

Рефлекс постановки лап на опору. Животное приподнимают, держа за хвост, и подносят к краю стола так, чтобы тыльная сторона передней конечности коснулась края стола. Передняя лапа сразу же становится на поверхность стола. При втором способе поднятую крысу отпускают так, чтобы края стола коснулся подбородок. Третий способ: крысу медленно опускают над столом, пока вибриссы не коснутся поверхности стола. Крыса поднимает голову и протягивает лапы к столу.

Рефлекс поддержания равновесия. Крыса помещается на горизонтальный брусок диаметром 2 см, расположенный на высоте около 50 см. Животное может просидеть на бруске более 3 мин. Затем медленно вращают брусок, на котором сидит крыса. Крыса наклоняет туловище в сторону вращения, хвост при этом закручивается вокруг бруска.

Рекомендации к оформлению работы: Опишите наблюдаемые рефлексy. Полученные результаты (наличие или отсутствие рефлекса) внесите в тетрадь протоколов. Объясните механизмы возникновения ответных реакций и назовите уровни ЦНС, участвующие в осуществлении данных рефлексов.

Лабораторная работа 1.2 Изучение фазных и тонических рефлексов у лабораторных животных

Существует два типа соматических рефлексов – **фазные и тонические**. **Фазные рефлексы** являются основой сложных координированных локомоторных актов. Они обеспечивают перемещение тела (ходьбу, бег, плавание) или его частей в пространстве.

Тонические рефлексы направлены на сохранение естественной позы, то есть определенной ориентации тела в пространстве, определенного взаимного расположения его частей. Они возникают при изменении ориентации головы по отношению к туловищу, при изменении позы, а также в случае перемещения тела в вертикальной или горизонтальной плоскостях, как по прямой, так и по кругу. Тонические рефлексы подразделяются на **статические и статокинетические**.

Статические рефлексы возникают при пассивных и активных изменениях положения тела, не связанных с его перемещением в пространстве. К их числу относятся рефлексы положения (позно-тонические), выпрямительные рефлексы, рефлексы компенсаторного положения глаз.

Позно-тонические рефлексы возникают при изменениях положения головы по отношению к туловищу. В этих условиях в связи с перемещением центра тяжести тела появляется опасность нарушения равновесия. Одновременно раздражаются отолитовый аппарат вестибулярного анализатора, проприорецепторы мышц и сухожилий, а также кожные рецепторы шеи, что и дает начало позно-тоническим рефлексам. Эти рефлексы приводят к перераспределению тонуса мышц шеи, туловища и конечностей, что обеспечивает поддержку той части тела, куда сместился центр тяжести.

При активных поворотах головы перераспределение мышечного тонуса создает базу для последующего перемещения всего тела. Поэтому у хорошо

тренированного спортсмена поворот головы всегда предшествует повороту туловища. Если же с помощью гипсового воротника его исключить, то движения туловища утрачивают быстроту и точность. Убедиться в существовании позно-тонических рефлексов можно у различных животных.

Статокинетические рефлексy возникают в результате активного или пассивного перемещения тела в пространстве и направлены на сохранение равновесия. В зависимости от характера движения эти рефлексy подразделяются на две подгруппы:

1. возникающие под влиянием линейного ускорения во время поступательного движения;
2. возникающие под влиянием углового ускорения во время вращения.

А. Статических и статокинетических рефлексy.

Цель: Изучение рефлексов позы у лабораторных животных.

Для работы необходимо: салфетка из полиэтиленовой пленки, морская свинка.

Ход работы: 1. Сажают морскую свинку на салфетку из полиэтиленовой пленки и изучают ее естественную позу. Передние и задние лапки у нее согнуты и приведены к туловищу, голова ориентирована теменем кверху; голова, шея и туловище располагаются по продольной оси тела (Рис.3а).

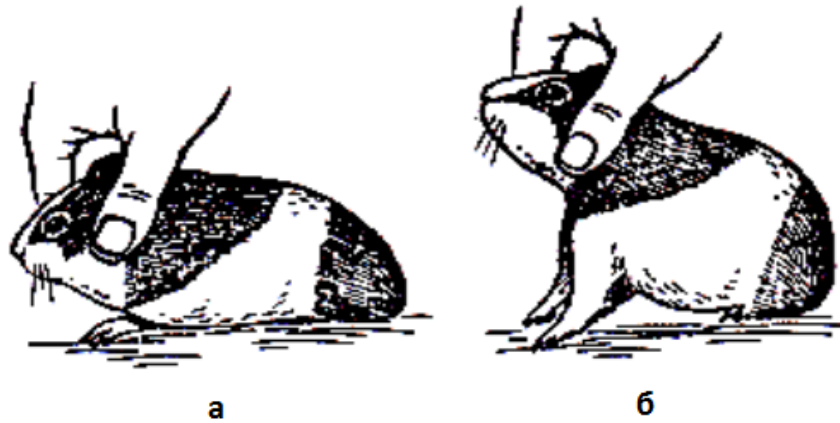


Рис. 3. Разгибание передних лапок морской свинки после подъема головы

а - исходная поза животного (до подъема); б - после подъема

2. Взяв морскую свинку за мордочку, поднимают ее голову вверх. Отмечают, что в этих условиях передние лапки животного разгибаются, задние же остаются согнутыми, что обусловлено особенностями позы, типичной для данного вида животных (Рис. 3б).

Выпрямительные рефлексы возникают при нарушении нормальной позы, например, при повороте тела на 90 или 180 градусов (положение на боку или на спинке). Они представляют собой цепь тонических рефлексов, направленных на восстановление нормальной позы.

Б. Выпрямительный рефлекс с отолитового аппарата вестибулярного анализатора на мышцы шеи.

Цель: Изучение выпрямительных рефлексов у лабораторных животных.

Для работы необходимо: салфетка из полиэтиленовой пленки, морская свинка.

Ход работы: Поднимают животное вверх, придерживая за плечевой пояс, затем поворачивают туловище на 180 градусов, голова при этом направлена теменем книзу. Голову вначале прижимают пальцами, затем освобождают. При этом она стремится принять нормальное положение – поворачивается теменем кверху (Рис.4).

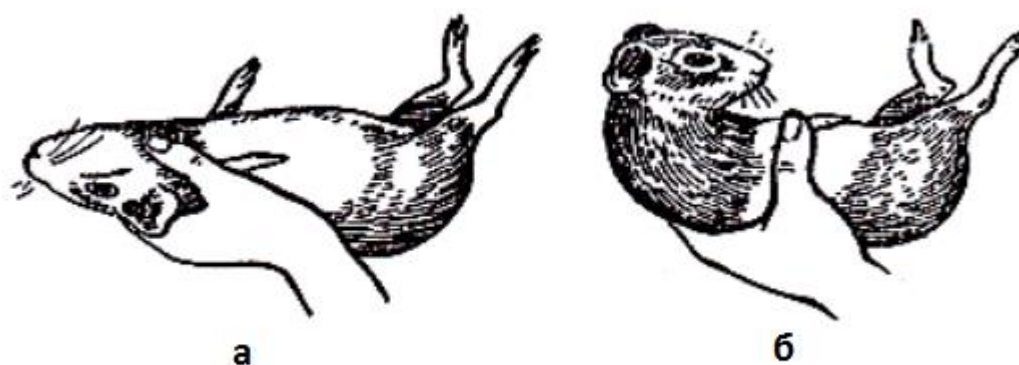


Рис. 4. Восстановление естественного положения головы морской свинки после поворота туловища до продольной оси тела на 180°
а - поворот туловища на 180°, голову фиксируют; б - голова освобождена

Переводят туловище морской свинки в вертикальное положение головой вниз, беря ее за таз. Отмечают, что и в этих условиях голова принимает нормальное положение – теменем кверху.

Осторожно укладывают морскую свинку на один бок, прижимая голову и туловище ладонью (или дощечкой) к плоскости опоры (Рис.5а), удерживая ее в этом положении до тех пор, пока она не успокоится. Затем голову освобождают. Отмечают, что она также принимает нормальное положение – теменем кверху (Рис.5б).

Уложите морскую свинку на один бок, прижимая голову и туловище ладонью. Затем освободите голову и плечевой пояс – голова поворачивается теменем кверху, за ней поворачивается передняя часть туловища. После этого освободите заднюю часть туловища. Отметьте, что животное принимает естественную позу, приподнимаясь на лапках и поворачивая туловище на 90° спиной кверху (Рис.5в).

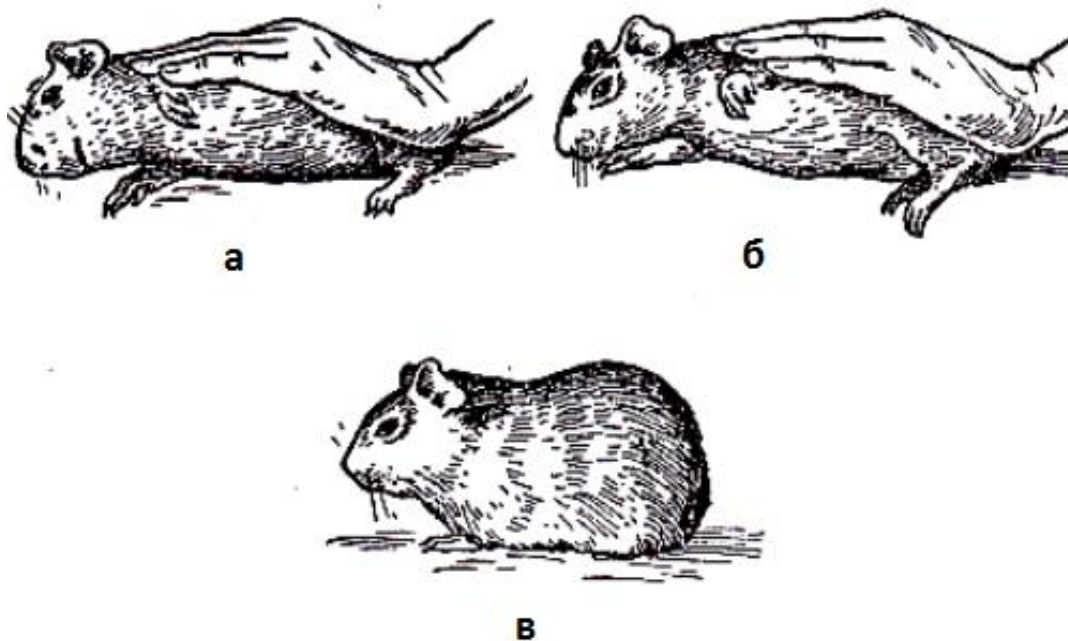


Рис. 5. Восстановление естественного положения головы морской свинки после поворота туловища на 90°

а – туловище повернуто на 90°, голова и туловище прижаты ладонью фиксируют; б - голова освобождена; в – туловище освобождено

В. Статокинетические рефлексы, возникающие под влиянием прямого ускорения.

К статокинетическим рефлексам, возникающих под влиянием линейного ускорения относятся рефлексы спуска и подъема («лифтные»), а также рефлексы приземления. Они обусловлены раздражением рецепторов отолитового аппарата и отчасти рецепторов полукружных каналов.

В начале подъема под действием положительного ускорения происходит непроизвольное сгибание конечностей и опускание головы и туловища; в конце подъема под действием отрицательного ускорения наступает разгибание конечностей, голова и туловища при этом приподнимаются. При спуске описанные выше реакции сменяют друг друга в обратной последовательности. Это и есть «лифтные» рефлексы.

Рефлекс приземления возникает в «без опорной» фазе вертикального прыжка. Когда животное находится в воздухе, его конечности разгибаются и

направляются вперед, готовясь принять на себя тяжесть тела. Упав, оно пружинит конечностями и этим предохраняет голову и туловище от удара о землю.

Цель: Изучение статокинетических рефлексов у лабораторных животных, возникающих под влиянием прямого ускорения.

Для работы необходимо: салфетка из полиэтиленовой пленки, дощечка 10x10 см, морская свинка.

Ход работы: *Лифтные рефлексы.* Помещают морскую свинку на площадку и изучают ее позу: передние и задние лапки у нее согнуты, голова приподнята (Рис.6а). Быстро перемещают свинку вместе с площадкой то вверх, то вниз. При этом наблюдают, как именно меняется положение ее туловища, головы, лапок. Отмечают, что в начале быстрого спуска передние и задние лапки у свинки выпрямляются, а туловище и голова приподнимаются (Рис.6б). В момент внезапной остановки в конце спуска лапки сгибаются, голова и туловище прижимаются к плоскости опоры (Рис.6в). При подъеме описанные выше рефлекторные реакции чередуются в обратном порядке.

Рефлекс приземления. Приподнимают морскую свинку и удерживают ее в воздухе: лапки ее полусогнуты и свисают. Затем быстро продвигают ее по направлению к земле. Отмечают, что во время движения передние и задние лапки животного разгибаются и вытягиваются вперед, а пальцы расходятся веером. Это и есть рефлекс приземления.

Аналогичные изменения в положении конечностей наступают у кролика и морской свинки, если посадить их на стол и быстро продвинуть вперед (Рис.7).

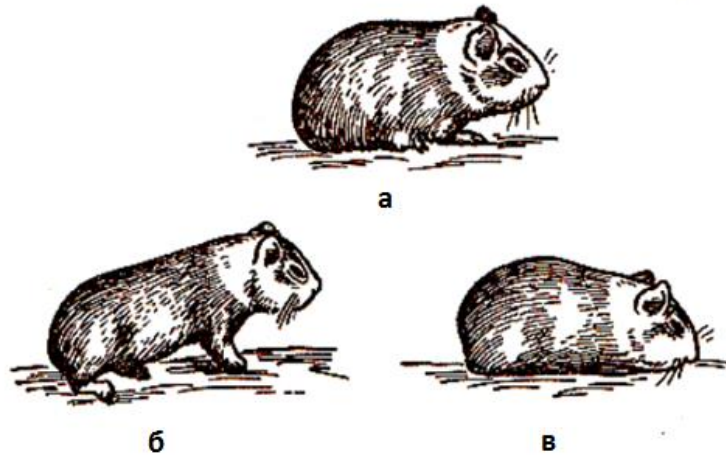
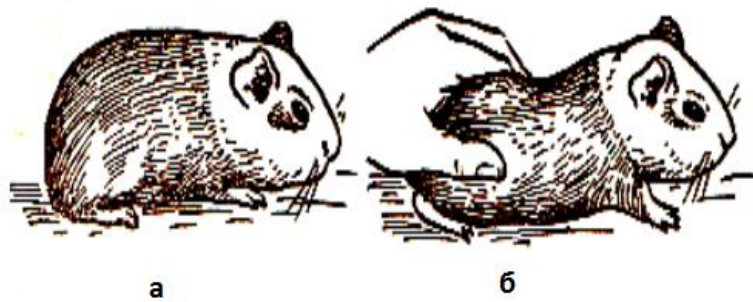


Рис. 6. Изменение позы морской свинки во время быстрого спуска
 а – исходная поза; б - поза в начале быстрого спуска; в – поза в момент
 внезапного прекращения спуска



**Рис. 7. Изменение позы морской свинки при быстром продвижении
 вперед (с опоры)**
 а –исходная поза; б - поза в момент продвижения вперед

**Г. Статокинетические рефлексy, возникающие под влиянием
 углового ускорения.**

Статокинетические рефлексy, возникающие под влиянием углового ускорения (положительного и отрицательного) удобно наблюдать на лягушке.

Ход работы:

1. Наблюдають за характером статокинетических рефлексов, возникающих у лягушки в период неравномерного вращения. Для этого ее

сажают на вращающийся стул, покрывают сверху большой стеклянной воронкой и быстро вращают. Отмечают, что в начале вращения, когда сказывается действие положительного углового ускорения, голова лягушки поворачивается в сторону, противоположную направлению вращения. Вслед за головой в ту же сторону изгибается туловище. Нередко удается наблюдать, как, реагируя на положительное угловое ускорение, лягушка ползет по кругу в сторону, противоположную направлению вращения. После окончания вращения у лягушки восстанавливается исходная поза.

2. Опускают лягушку в таз с водой и ставят таз на вращающийся стул. Отмечают, что во время вращения лягушка уплывает в противоположную направлению вращения сторону.

Рекомендации к оформлению работы: Опишите наблюдаемые рефлексы. Назовите известные вам статические и статокINETические рефлексы. Укажите их рецептивные поля и значение.

ГЛАВА 2. ПРИОБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Поведение включает в себя любой вид активности, проявляемой индивидуумом. К приобретенным формам поведения относятся:

- Условные рефлексы - индивидуально приобретённые сложные приспособительные реакции организма животных и человека, возникающие при определённых условиях на основе образования временной связи между условным (сигнальным) раздражителем и подкрепляющим этот раздражитель безусловно-рефлекторным актом (рис. 8). Осуществляются высшими отделами центральной нервной системы - корой головного мозга и подкорковыми образованиями; формируются в процессе онтогенеза на базе безусловных рефлексов.

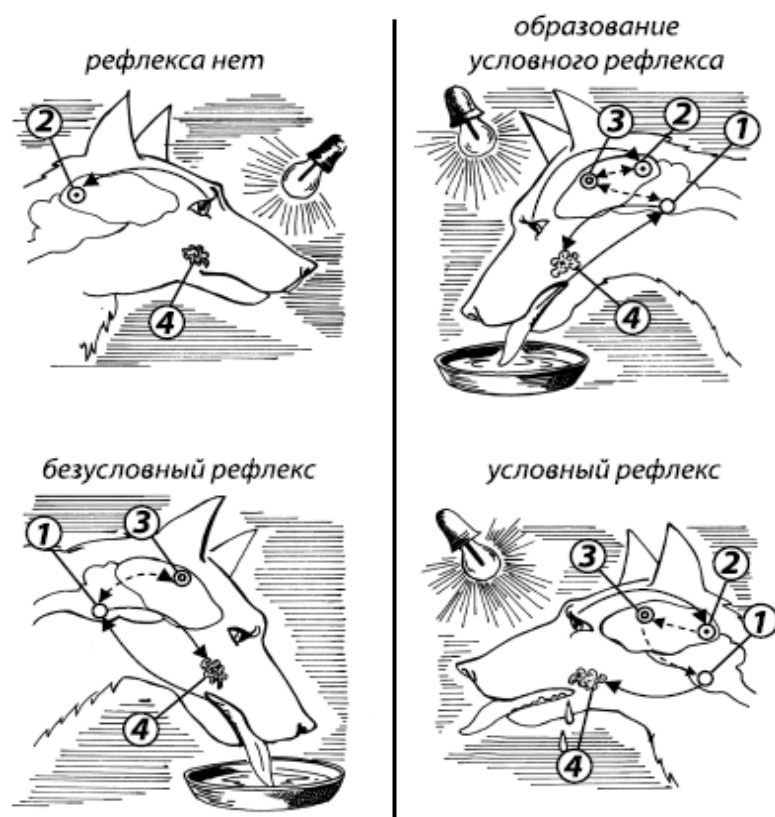


Рис. 8. Образование условного рефлекса по И.П. Павлову

Классификация условных рефлексов.

1. По характеру образования:

- *Натуральные условные рефлексы* образуются на основе естественных безусловных раздражителей (вид, запах пищи и т.д.) с первого мгновения после рождения. *Пример:* прием пищи в одно и тоже время ведет к выделению пищеварительных соков и других реакций организма (лейкоцитоз к моменту приему пищи).

- *Искусственные условные рефлексы* вырабатываются на раздражители, не имеющие биологического значения. Вырабатываются медленнее, чем натуральные, и быстро угасают при не подкреплении. *Пример:* можно выработать пищевой рефлекс на мигающий свет.

2. По типу безусловного подкрепления

(по их биологической значимости) - пищевые, оборонительные, двигательные, ориентировочные.

3. По характеру вызываемой деятельности:

- *Положительные*, вызывающие определённую условно-рефлекторную реакцию (усиление функции). *Пример:* Проявлением положительных условных рефлексов могут служить секреторные или двигательные функции. Для процесса приспособления к постоянно изменяющимся условиям среды существования и один, и второй вид имеют огромное значение. При этом существует их тесная взаимосвязь, так как при проявлении одного рода деятельности непременно угнетается другой. Например, когда звучит команда «Смирно!», мышцы находятся в определенном положении. При этом тормозятся двигательные реакции (бег, ходьба и т. д.).

- *Отрицательные или тормозные*, условно-рефлекторным эффектом которых является активное прекращение условно-рефлекторной деятельности (ослабление функции).

4. По способам выработки и типу подкрепления:

- *Рефлексы первого порядка* – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется безусловный рефлекс. *Пример:* раздражение в виде звонка постоянно подкрепляется едой. В таком случае происходит выработка условного рефлекса первого порядка.

- *Рефлексы второго порядка* – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс. Соответственно, на основе этих рефлексов можно выработать условный рефлекс третьего порядка, четвёртого порядка и т.д. *Пример:* на основе рефлекса первого порядка может быть закреплена реакция и на другой раздражитель, к примеру, на свет. Это станет условным рефлексом второго порядка.

- *Рефлексы высшего порядка* – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс второго (третьего, четвёртого и т.д.) порядка. Условные рефлексы высших порядков образуются тем легче, чем более возбудима нервная система, а также чем сильнее безусловный рефлекс, на основе которого выработан рефлекс первого порядка. Легко угасают. *Пример:* именно такого типа условные рефлексы формируются у детей и составляют основу развития у них мыслительной деятельности. Образование рефлексов высших порядков зависит от совершенства организации нервной системы. У собак можно выработать условные рефлексы четвёртого порядка, а у обезьяны ещё более высоких порядков, у взрослых людей — до 20 порядков.

5. По характеру и сложности условного раздражителя:

- *Простые условные рефлексы* вырабатываются при изолированном действии одиночных раздражителей – света, звука и т.д. *Пример:* на включение света или на простой звук.

- *Комплексные условные рефлексы* – при действии комплекса раздражителей, состоящих из нескольких компонентов, действующих либо одновременно, либо последовательно, непосредственно один за другим или с небольшими интервалами. *Пример:* Запах, тепло, мягкая шерсть матери-кошки становятся раздражителем условного сосательного рефлекса для котенка.

- *Цепные условные рефлексы* вырабатываются на цепь раздражителей, каждый компонент которой действует изолированно после предыдущего, не совпадая с ним, и вызывает собственную условно-рефлекторную реакцию. *Пример:* Сказав собаке «Дай лапу!», мы «поднимаем» ее лапу сами, «награждая» собаку кусочком печенья. Вскоре собака, услышав эти слова, «подает лапу» самостоятельно. Анализ механизма образования такого типа рефлекса показал, что вначале образуется временная связь между тремя очагами возбуждения: слухового, двигательного и пищевого центров. Затем закрепляется последовательность действия членов цепи.

6. По характеру эфферентного ответа:

- *Соматодвигательные рефлексы.* Условно-рефлекторная двигательная реакция может проявляться в форме таких движений, как мигание, жевание и др. *Пример:* К ним относятся защитные, пищедобывающие условные рефлексы, а также сложные поведенческие реакции.

- *Вегетативные рефлексы.* Условные реакции вегетативных условных рефлексов проявляются в изменениях деятельности различных внутренних органов – частоты сердцебиения, дыхания, изменении просвета сосудов, уровня обмена веществ и др. *Пример:* Алкоголикам в клинике незаметно вводят вещество, вызывающее рвоту, а когда оно начинает действовать дают понюхать водки. У них начинается рвота, и они думают,

что это от водки. После многочисленных повторов у них наступает рвота уже от одного вида водки без этого вещества.

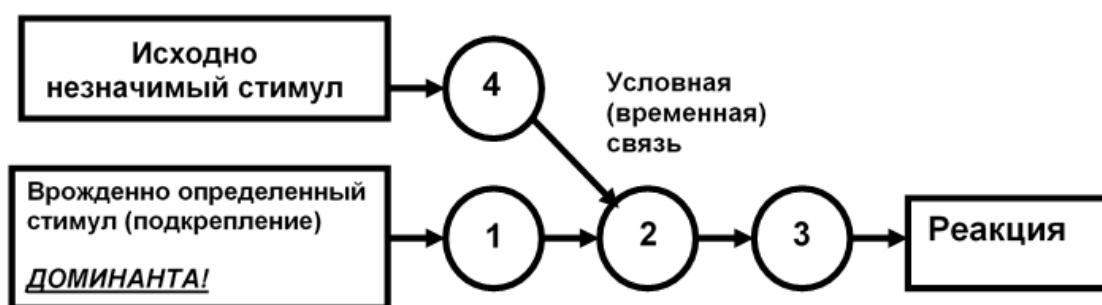
7. По характеру рецепции:

- **Экстероцептивные условные рефлексы** вырабатываются на раздражители внешней среды, адресуемые к экстерорецепторам (зрительные, слуховые). Эти рефлексы играют роль во взаимоотношениях организма с окружающей средой, поэтому образуются относительно быстро.

Пример: Для человека важнейшее значение имеют экстероцептивные словесные раздражители, которые формируют поступки и мысли.

- **Интероцептивные условные рефлексы** образуются при сочетании раздражения внутренних органов с каким-либо безусловным рефлексом. Они вырабатываются значительно медленнее и отличаются большой инертностью. *Пример:* Выделение желудочного сока при наступлении времени обеда, способность просыпаться в назначенный час.

В основе механизма образования условных рефлексов лежит *процесс*



замыкания временной связи (Рис.9).

Рис. 9. Формирование временных связей – фундаментальный принцип работы мозга

1,4 – сенсорные нейроны; 2 – релейный (передающий) нейрон в коре головного мозга; 3 – двигательный/вегетативный нейрон.

Временная связь - это совокупность биохимических, нейрофизиологических и ультраструктурных изменений мозга, возникающих в процессе сочетания условного и безусловного раздражителей и

формирующих строго определенные взаимоотношения между различными мозговыми механизмами. Механизм памяти фиксирует эти взаимоотношения, обеспечивая их сохранение и воспроизведение.

Динамический стереотип – система условно-рефлекторных связей, сложившихся в головном мозге путем многократного повторения одних и тех же действия одной и той же последовательности. Процесс образования стереотипа состоит в упорядочении входящих в него условных рефлексов и в объединении их в целостную систему.

Рассудочная деятельность - высшая форма приспособленности к условиям среды, в основе которой лежит прошлый опыт.

Вопросы к семинарам.

1. Теория условных рефлексов И.П.Павлова как фундаментальная основа научения животных.
2. Механизм образования условных рефлексов. Безусловное и условное торможение. Характеристика индивидуально-приобретенной деятельности и основные принципы замыкания условных рефлексов. Экстраполяционный условный рефлекс.
3. Влияние внешних факторов (факторов среды) на поведение животных (рассмотреть различные виды поведения).
4. Представление об импринтинге. Критические периоды для запечатления. Виды импринтинга. Импринтинг у птиц, млекопитающих и человека. Представление о привязанности как о биологическом феномене. Работы Дж. Боулби и его школы. Нарушения привязанности. Депривационные эксперименты Г. Харлоу

Практическая часть

Лабораторная работа 2.1 Изучение условных рефлексов (на примере условного рефлекса активного избегания)

Безусловные рефлексы обеспечивают приспособление организма к относительно простым постоянным условиям среды. Однако условия существования живых организмов очень сложны, многообразны и самое главное изменчивы. Приспособление к ним осуществляется при помощи иного рода рефлекторных реакций, которые И.П. Павловым были названы условными рефлексами. Согласно современному определению условные рефлексы - это индивидуальные приобретенные реакции организма на стимулы внутренней и внешней среды, осуществляемые на основе безусловных рефлексов и реализуемые при участии высших отделов ЦНС – коры головного мозга. Условные рефлексы образуются при многократном сочетании условного сигнала (свет, звук и т.д.) и безусловного подкрепления (пища, боль и т.д.). При этом в коре головного мозга образуется временная нервная связь между центрами сигнала и подкрепления. После установления связи между двумя центрами при действии условного сигнала запускается безусловная реакция. Способность к формированию новых рефлекторных связей является базовым свойством ЦНС высших позвоночных животных.

Цель работы: сформировать условный рефлекс избегания. Определить скорость образования и торможения временной связи.

Объекты, материалы и оборудование: прямоугольная камера «Шелтер» с электрифицированным решетчатым полом, пьедестал из пластмассы (безопасная область), источник электрического тока, звуковой генератор, крысы 5-10 шт., спирт, вата, бумажные полотенца.

Ход работы: животное помещается в камеру на 5 мин., для ознакомления с новой обстановкой. Затем подают условный сигнал (звуковой сигнал), через 4-5 сек. включается электрический ток (безусловное

подкрепление). Подача электрического тока и звукового сигнала продолжается до тех пор, пока животное не запрыгнет на пьедестал. Через 10-20 сек. животное сталкивают с пьедестала на пол камеры. Обучение продолжается вновь до достижения 5 последовательных избеганий (животное забирается на пьедестал в течение 5-7 сек. после подачи тока). Оценивают количество подходов до момента формирования рефлекса у животного. Торможение условного рефлекса осуществляется путем подачи условного сигнала (звуковой сигнал), после которого не происходит безусловного подкрепления. Рефлекс считается заторможенным, после того как в ответ на очередной условный сигнал животное не делает попыток запрыгнуть на пьедестал. По результатам работы необходимо заполнить таблицу протокола исследования (Таблица 1).

Анализ данных: проанализируйте и сделайте вывод о скорости формирования и угасания условного рефлекса у животных группы.

Таблица 1.

Оценка скорости формирования и торможения временной связи

№ животного	Количество сочетаний условного сигнала и подкрепления	Наличие образованного рефлекса	Номер условного сигнала без подкрепления	Наличие условного рефлекса
1	1	-	1	+
	2	+	2	-
	3 и т.д	+	3 и т.д	-
2	1 и т.д.	-	1 и т.д	+

Лабораторная работа 2.2 Образование условного зрачкового рефлекса, определение скорости формирования и торможения временной связи

Одной из наиболее простых и легко воспроизводимых рефлекторных реакций у человека является зрачковый рефлекс. *Зрачковый рефлекс* - это безусловная врожденная реакция, которая проявляется в сужении зрачка на свету и расширении в темноте. Данный рефлекс замыкается на уровне ствола мозга и является защитным. Он регулирует поток света, попадающий на сетчатку глаза, препятствуя ее повреждению. На основе данного рефлекса легко выработать условно-рефлекторную реакцию на любой условный сигнал (звуковой раздражитель).

Скорость образования условных рефлексов выражается в количестве подкреплений, необходимых для выработки рефлекторной реакции на сигнальный раздражитель. Скорость торможения условного рефлекса выражается в количестве подач сигнала без подкрепления необходимых для угасания рефлекса.

Цель работы: сформировать и затормозить условный зрачковый рефлекс на звук метронома. Определить скорость образования и торможения условного рефлекса.

Материалы и оборудование: метроном.

Ход работы: в работе принимают участие одновременно все студенты группы. Одна половина студентов – испытуемые, другая – экспериментаторы.

Перед началом проведения работы экспериментаторы проверяют реакцию зрачка у испытуемых при закрытии одного глаза. Затем приступают к выработке рефлекса. При включении метронома (условный сигнал) испытуемые закрывают один глаз рукой (безусловное подкрепление).

При выключении метронома – открывают глаз. При закрытии глаза зрачок расширяется, при открытии – сужается. После первого сочетания

проводится проверка наличия рефлекса - при включении метронома испытуемый глаз не закрывает, экспериментатор при этом проверяет степень расширения зрачка. Если зрачок расширился, следовательно, рефлекс образовался. Если зрачок не расширился, следовательно, рефлекс отсутствует, в таблицу вносится прочерк «-». В случае второго варианта эксперимент продолжается: условный сигнал подается дважды и дважды подкрепляется. На третий раз производится проверка рефлекса. В случае расширения зрачка в колонке «скорость образования рефлекса» напротив цифры 2 ставится «+», если нет «-».

При отсутствии рефлекса, сочетание условного сигнала и безусловного подкрепления производится три раза, затем следует проверка рефлекса и так далее пока у испытуемого не выработается условный зрачковый рефлекс. В таблице 2 показан пример заполнения таблицы-протокола. Значок «+» напротив цифры 4 указывает, что рефлекс образовался после 4-х повторений.

Таблица 2.

Скорость формирования и торможения временной связи

Количество сочетаний условного сигнала и подкрепления	Скорость образования рефлекса	Номер условного сигнала и ответной реакции	Скорость торможения рефлекса
1	-	1	+
2	-	2	+
3	+	3	-
4		4	-

После образования рефлекс затормаживается. Для этого, при подаче условного сигнала (звук метронома), подкрепление не производится (глаз не закрывается). Экспериментатор следит за зрачком, подсчитывая количество условных сигналов и ответных реакций на него. Рефлекс считается заторможенным, после того как в ответ на очередной условный сигнал расширение зрачка не происходит. При этом в таблице в колонке «скорость торможения рефлекса» напротив порядкового номера сигнала ставится либо «+» (если зрачок расширяется и рефлекс присутствует), либо «-» (если зрачок не расширяется, то есть произошло торможение рефлекса). Далее экспериментаторы и испытуемые меняются ролями.

Анализ данных: проанализируйте и сделайте вывод о скорости формирования и угасания условного рефлекса у испытуемых.

ГЛАВА 3. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ УПРАВЛЕНИЕМ ДВИЖЕНИЯМИ

Классификация движений

Движения можно очень условно подразделить на:

— **позные** (сохранение позы; перемена позы; удержание позы при внешних воздействиях, например при резком торможении в поезде) и локомоторные (передвижения в пространстве, движения конечностей). Позные движения осуществляются постоянно (даже во сне человек принимает определенную позу), и любое локомоторное движение осуществляется на фоне позных;

— **стереотипные и нестереотипные**. Первые представляют собой врожденные программы, которые затем совершенствуются (стояние, ходьба), вторые преимущественно приобретенные и индивидуальные (игра на фортепиано). Позные движения в значительной степени стереотипны, локомоторные — наоборот.

Принципы организации двигательных систем

Иерархическая организация

Движения высших животных слишком сложны, чтобы они могли осуществляться одним отделом ЦНС. В связи с этим система управления движениями представляет собой распределенную систему, организованную по иерархическому принципу (Рис. 10). Суть этой организации заключается в следующем.

1. Система состоит из трех уровней управления: 1) кора головного мозга; 2) ствол мозга; 3) спинной мозг.

2. Чем ниже уровень, тем более простые программы управления движениями в нем заложены. В *спинном мозге* заложены программы элементов основных движений. В *стволе мозга* заложены программы отдельных цельных движений. В *коре головного мозга* заложены программы

сложных поведенческих актов.

3. Управление низшими центрами со стороны высших состоит в том, что при выполнении какого-либо движения высшие центры включают готовые программы, заложенные в низших центрах, и формируют из этих простых программ более сложные.

Рассмотрим работу этой системы на примере ходьбы (Рис. 11). В нейронных контурах спинного мозга заложены такие элементы этого движения, как шага тельный рефлекс (одновременное сгибание одной конечности и разгибание противоположной, затем наоборот). Ствол мозга активизирует этот и другие элементы, собирая из них программу ходьбы, включающей координированные движения всеми четырьмя конечностями, поддержание туловища и шеи в разогнутом состоянии и т. п.; при этом прочие рефлексы, например, чесательный, тормозятся. Наконец, кора головного мозга включает заложенную в стволе мозга программу ходьбы в нужное время и в нужном направлении, подавляя при этом программы бега и др.

Таким образом, спинной мозг непосредственно управляет мышцами, ствол мозга управляет нейронными контурами спинного мозга, а кора головного мозга — центрами ствола мозга.

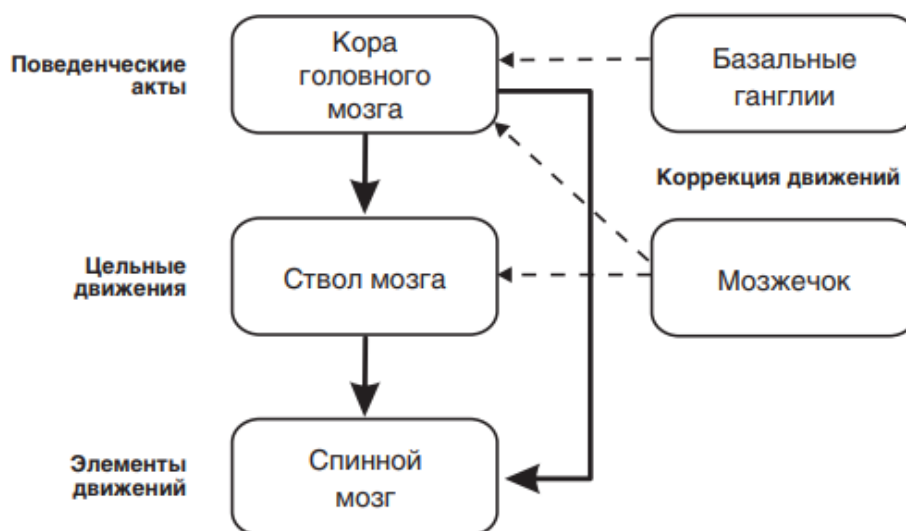


Рис. 10. Иерархическая система управления движениями
Жирные линии — прямые влияния, тонкие пунктирные линии —

корректирующие влияния



Рис. 11. Иерархическое управление в двигательных системах на примере целенаправленной ходьбы

Ствол мозга активирует заложенные в спинном мозге элементы ходьбы (шагательный рефлекс, разгибание туловища и др.), собирая из них программу ходьбы; прочие рефлексы (например, чесательный) при этом тормозятся. Кора головного мозга активирует эту стволую программу ходьбы, подавляя при этом программы бега и др. (+) — активация; (–) — торможение

Вопросы к семинару.

1. Нейрофизиологические корреляты поведения животных. Программирование движений мозгом.
2. Локомоции как основа поведенческого акта животного. Центральная регуляция движений.
3. Методы исследования локомоторной активности животных в эксперименте и естественной среде.
4. Особенности локомоций и поведения птиц.
5. Биомеханика движений. Особенности движений на месте у млекопитающих и птиц.
6. Развитие двигательной активности зародышей.
7. Врожденное узнавание, врожденные двигательные координации и ранний опыт.

Практическая часть

Лабораторная работа 3.1 Определение мышечной силы животных в тесте «Сила хватки»

Тест «сила хватки» используется для оценки состояния срединного нерва, который у крыс отвечает за хватку передних конечностей, иннервируя все сгибатели пальцев и flexor carpi radialis.

У крыс очень цепкие передние конечности, которыми они манипулируют едой при охоте и добыче корма. Их можно обучить доставать и зажимать предметы различной формы и размеров. Это используется, например, при выработке инструментальных условных рефлексов.

Цель работы: оценить мышечную силу животных.

Объекты, материалы и оборудование: густая проволочная сетка, 2 группы мышей или крыс разных линий, секундомер.

Ход работы: животное помещают на густую проволочную сетку, которую медленно поворачивают на 180 градусов. Измеряют время нахождения животного под сеткой. Опыты проводят до момента падения животного. Фиксируется время нахождения на сетке.

Анализ данных: полученные данные (в сек), в каждой группе животных, просуммировать и вычислить среднее арифметическое значение.

На основе полученных результатов необходимо сделать заключение о мышечной силе каждой из групп животных.

Лабораторная работа 3.2 Оценка сенсомоторных движений задних и передних конечностей лабораторных животных в тесте “Сужающаяся дорожка”

Тест часто используют при моделировании патологических состояний мозга, связанных с повреждением моторной коры или травмы позвоночника.

Цель работы: определение сенсомоторного дефицита о лабораторных животных в тесте «Сужающаяся дорожка»

Объекты, материалы и оборудование: Установка сужающаяся дорожка (Beam-walking), спирт, тряпки, бумажные полотенца, 2 группы мышей/крыс (контрольная группа и с патологией), лампа, устройство для видеорегистрации.

Ход работы: Установка представляет собой сужающуюся дорожку (для крыс длиной 165 см, для мышей 100 см) с нижней планкой, на конце дорожки располагается спасательный тёмный отсек (Рис. 12). Чтобы наблюдать походку животного с обеих сторон используют зеркало (30×150 см).

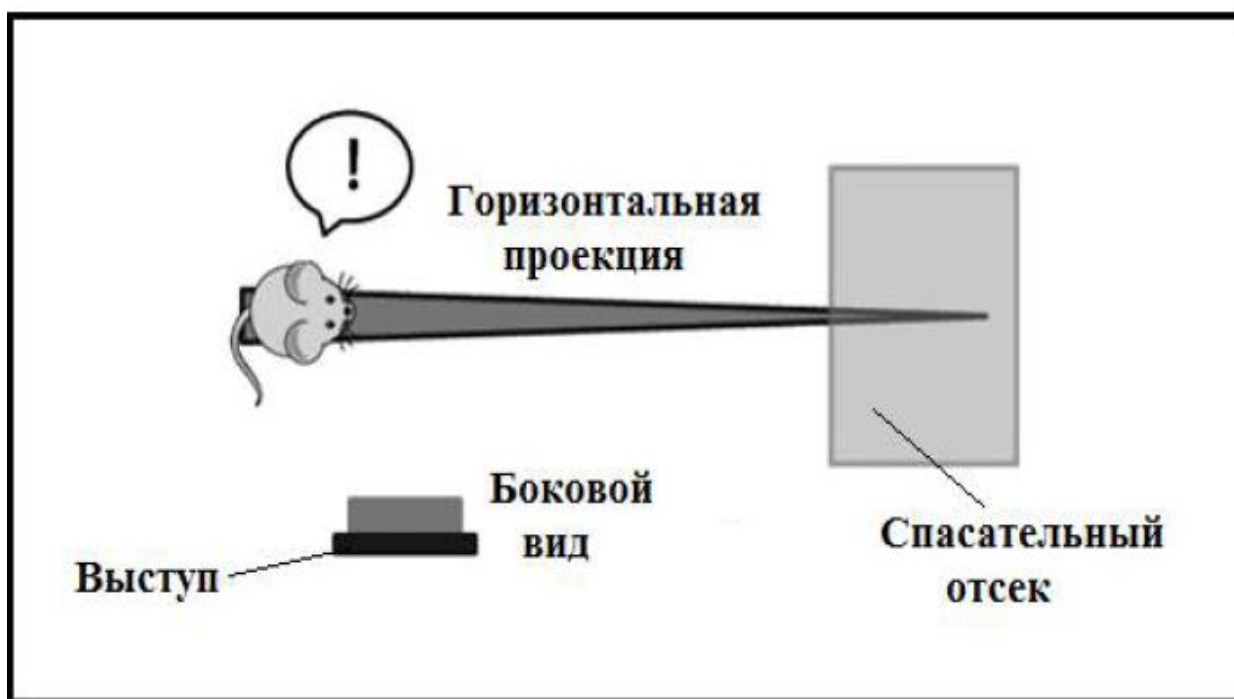


Рис.12 Схема теста «Сужающаяся дорожка»

Исследование животных проводится в 2 этапа: обучение и тестирование.

Обучение: животных в течение 1 часа обучают и только после этого проводят тестирование.

В начале обучения животное помещают в тёмный отсек на 1 минуту.

Обучение начинается с того, что животное сначала сажают вблизи (5-7 см) от тёмного бокса. Далее это расстояние постепенно увеличивают до $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ длины планки. На каждый отрезок делают по 2-3 попытки в зависимости от успешности прохождения животного по дорожке к тёмному боксу.

Тестирование: на второй час животное тестируют - запускают с самого начала планки. Каждому животному дают три попытки пройти данный тест. Осуществляют видео-регистрацию поведения.

Анализ данных: в тестировании подсчитывают количество постановок конечности на нижнюю планку (ошибок), количество соскальзываний конечности с верхней планки на нижнюю (когда передняя или задняя лапа размещена на обеих планках) и общее количество шагов, произведённых от стартовой линии до захода животного в тёмный отсек. Для передней и задней лап подсчёт ведут отдельно. Полученные данные по трём попыткам усредняют.

Степень выраженности сенсомоторного дефицита (СД) рассчитывают по формуле в процентах:

$$\text{СД} = (\text{ошибка} + 0.5 \times \text{соскальзывание}) / \text{общее количество шагов} \times 100$$

Сравните показатели исследуемых животных. Сделайте вывод о наличии или отсутствии сенсомоторного дефицита у каждой крысы.

ГЛАВА 4. ОСНОВЫ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ

Основу адаптивного (индивидуального) поведения составляют два процесса – **обучение** и **память**. В неврологической памяти выделяют *генотипическую* (врожденную) память, которая обуславливает становление безусловных рефлексов, инстинктов, импринтинга, и *фенотипическую* память, мозговые механизмы которой обеспечивают обработку и хранение информации, приобретаемой живым существом в процессе индивидуального развития (Рис.13).

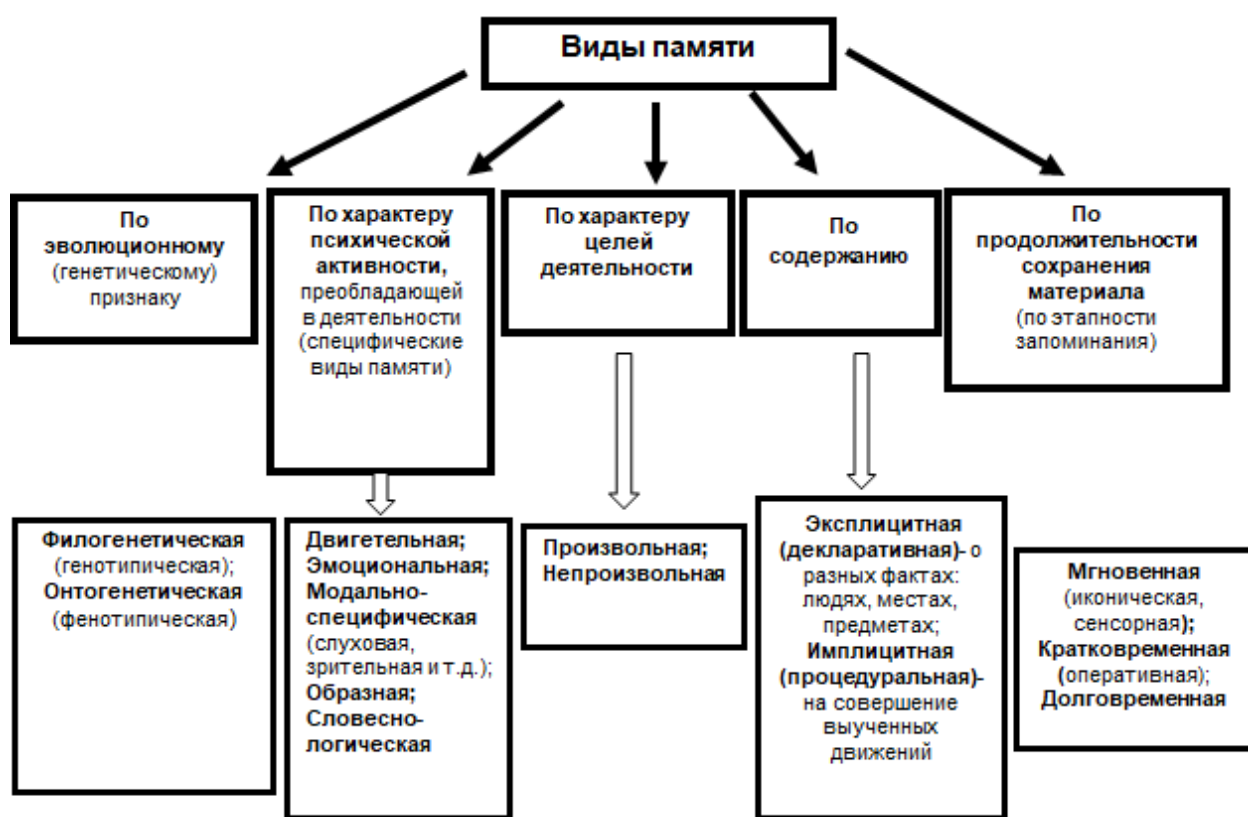


Рис.13. Классификация основных видов памяти

Память – это процесс накопления, хранения и воспроизведения прошлого опыта. Память включает в себя несколько этапов:

1. *Запоминание* – это ввод новых элементов ощущений, восприятия, мышления или переживания в систему ассоциативных связей. Запоминание

может быть произвольным и непроизвольным, основу произвольного запоминания составляет установление смысловых связей.

2. *Хранение* – процесс накопления материала в структуре памяти, включающий его переработку и усвоение. Сохранение опыта дает возможность для обучения человека, развития его перцептивных (внутренних оценок, восприятия мира) процессов, мышления и речи.

3. *Воспроизведение и узнавание* – процесс актуализации элементов прошлого опыта. Простой формой воспроизведения является узнавание – опознание воспринимаемого объекта или явления как уже известного по прошлому опыту, установлением сходств между объектом и образом его в памяти. Воспроизведение бывает произвольным и непроизвольным (без усилий человека).

4. *Забывание* – потеря возможности воспроизведения, а иногда даже узнавания ранее запомненного. Забывание может быть частичным (воспроизведение не полностью или с ошибкой) и полным (невозможность воспроизведения и узнавания). Выделяют временное и длительное забывание.

Память и обучение являются сторонами одного процесса адаптивного поведения. Под обучением подразумевают механизмы приобретения и фиксации информации, а под памятью — механизмы фиксации (усвоения), хранения и извлечения этой информации. Вместе с тем память и обучение имеют общую особенность – необходимость повторения. Обучение основано на многократном сочетании одних и тех же стимулов, и для образования следа памяти требуется повторение одной и той же информации.

В современной нейрофизиологии существует целый ряд теорий и моделей, объясняющих разные стороны функционирования памяти (Рис.14,15).

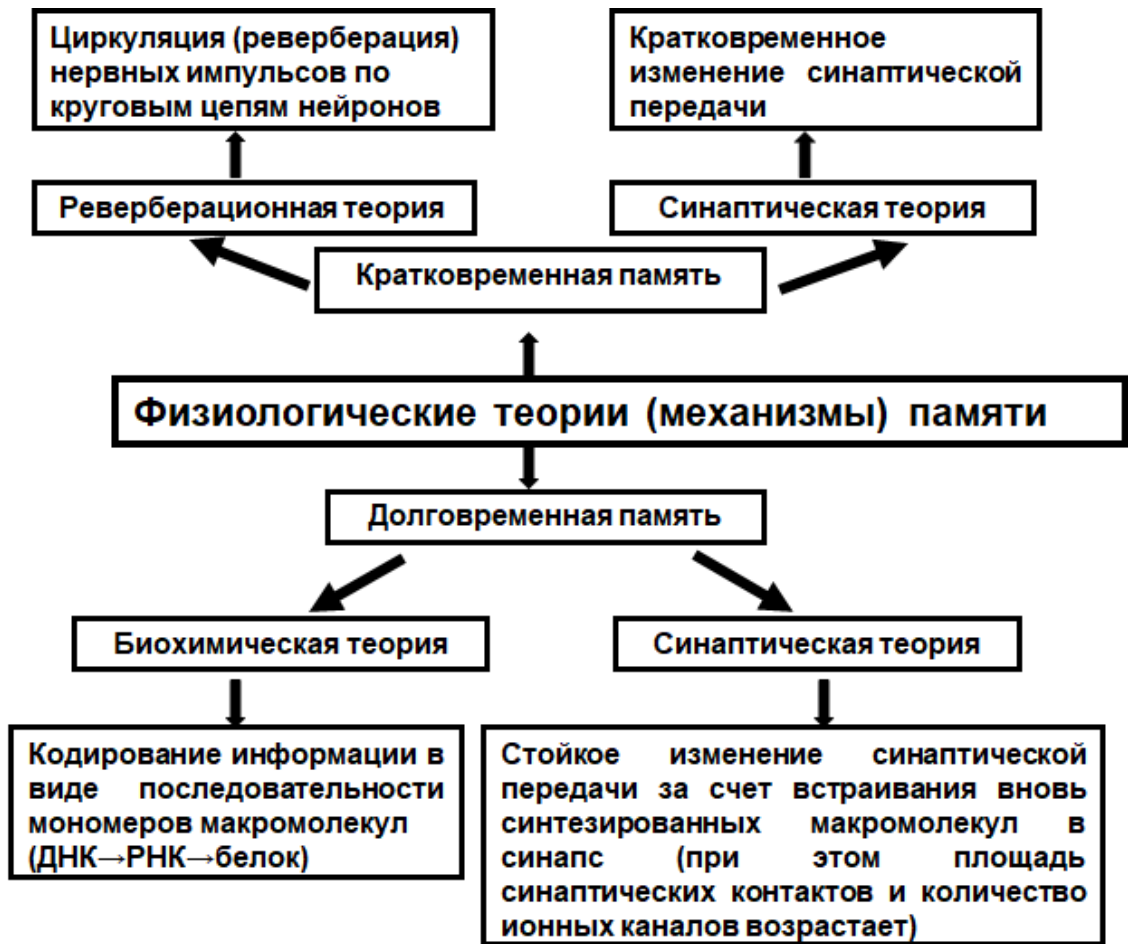


Рис.14. Теории (механизмы) памяти

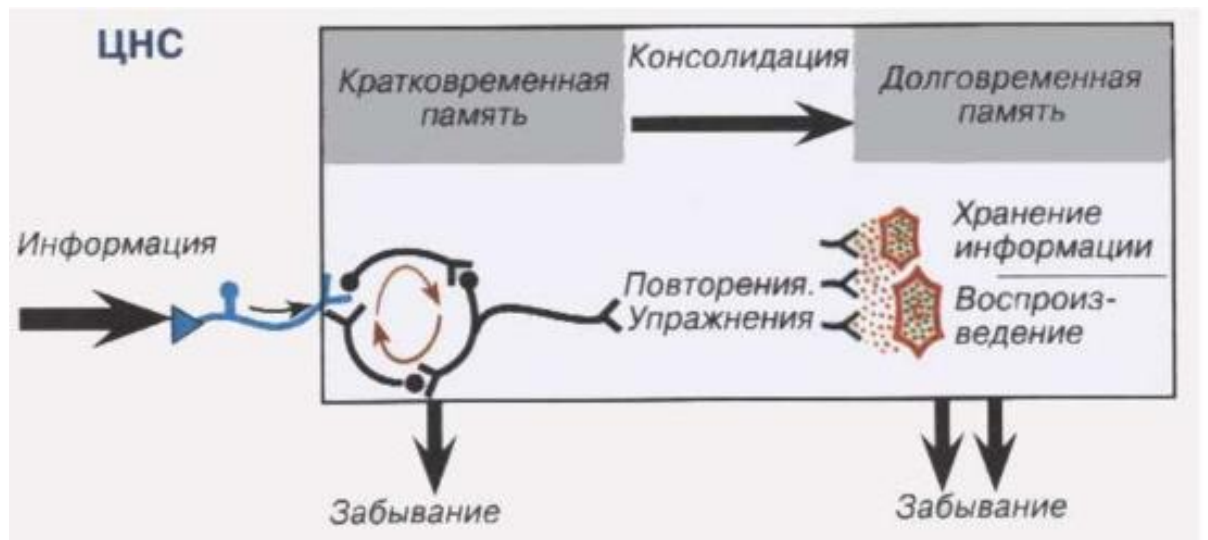


Рис.15. Процесс перехода кратковременной памяти в долговременную (по Аткинсону)

Примечание: кратковременная память – циркуляция импульсов, долговременная – изменение в синаптических процессах и молекулярных структурах клетки.

Вопросы к семинару.

1. Понятие памяти. Виды и формы памяти. Механизмы памяти человека и животных. Индивидуальные особенности памяти и ее развитие. Качества памяти.
2. Механизмы памяти человека и животных. Нейробиологические основы кратковременной и долговременной памяти. Физиологические теории памяти.
3. Оценка памяти, интеллекта и когнитивных функций животных. Энграммы, их характеристика. Процесс забывания. Тренировка памяти. Особенности памяти у разных видов домашних животных.
4. Ассоциативные связи: классические условные рефлексы (И.П. Павлов) и оперантное научение (Э. Трондайк, Дж. Уотсон, Б. Скиннер).
5. Предрасположенность к формированию ассоциативных связей на основе видотипического репертуара поведения (“неправильное поведение организмов”). Наведенное обучение.
6. Латентное научение, формирование когнитивных карт (Э. Толмен). Инсайт.
7. Неассоциативное научение. Запечатление, привыкание. Имитационное научение (подражание) у животных
8. Обучение путем проб и ошибок. Формирование поведения по методу у Скиннера. Режимы подкрепления, промежуточные стимулы, размер подкрепления. Кривые научения.
9. Социальное обучение, его формы. Распространенность в природе. Поведенческие традиции, их передача путем социального научения, элементы культуры у животных.
10. Роль мотивации в обучении.

Практическая часть

Лабораторная работа 4.1 Оценка непространственной памяти животных в тесте «распознавание нового объекта»

Тест на распознавание нового объекта отражает непространственную память крыс на характеристики объектов (их форму, запах, цвет, текстуру и т.д.) и процесс пластичности обучения. Тест основан на естественном стремлении грызунов исследовать новый объект вместо уже знакомого. Выбор исследовать новый объект отражает процессы обучения и памяти. Исследование нового объекта определяется как фыркание, обнюхивание, облизывание или касание объекта, стоя перед ним.

Цель работы: исследовать непространственную память крыс.

Объекты, материалы и оборудование: 3 предмета (кольцо, кубики), секундомер, 2 группы мышей или крыс.

Ход работы: для тестирования в домашнюю клетку помещают 2 одинаковых объекта (кубики), первую 10-минутную сессию проводят для запоминания крысой/мышкой объектов и адаптации к ним. Далее вынимают крысу/мышь и меняют один из «знакомых» крысе объектов (кубик) на незнакомый (кольцо) и проводят вторую сессию (Рис. 16). В ходе эксперимента регистрируют время (в секундах), потраченное на исследование всех объектов во всех сессиях (Таблица 3).

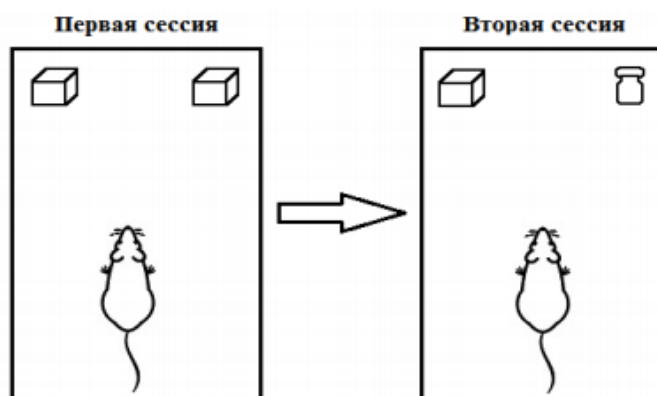


Рис.16. Схема теста «распознавание нового объекта»

Анализ данных: Проанализируйте среднее время обнюхивания во второй сессии «нового» объекта в сравнении со «знакомым» объектом и со временем обследования объектов в первую сессию. Если время, потраченное на исследование «нового» объекта, значимо выше чем на исследование «знакомого», то можно сделать вывод о пластичности обучения и нормальной когнитивной функции крыс. Если время обнюхивания обоих объектов значимо не отличается, то можно сделать вывод о нарушении когнитивных функций у животных. Сделайте вывод о пластичности обучения и когнитивной функции животных обеих групп.

Таблица 3.

**Оценка непространственной памяти животных в тесте
«распознавание нового объекта»**

	Первая сессия		Вторая сессия	
	1 объект	2 объект	1 объект	3 объект
№	Время исследования «не знакомого» объекта (в секундах)	Время исследования «незнакомого» объекта (в секундах)	Время исследования «знакомого» объекта (в секундах)	Время исследования «незнакомого» объекта (в секундах)
1				
2 и т.д.				
ср. арифм.				

Лабораторная работа 4.2 Оценка пространственной памяти животных в тесте «Т-образный лабиринт» (спонтанный выбор)

Т-образный лабиринт позволяет исследовать рабочую, пространственную память грызунов, лежащую в основе поведения при «смене» рукавов.

Цель работы: оценить пространственную памяти животных в тесте «Т-образный лабиринт».

Объекты, материалы и оборудование: Т-лабиринт, мыши или крысы (5-6 шт.) спирт, тряпка, секундомер.

Ход работы: животное поместить в центральный/стартовый рукав и, после некоторого времени, необходимого на адаптацию, открыть заслонку, позволяя выбрать один из боковых рукавов (Рис.17). По истечении 30 с (необходимых животному для исследования бокового рукава) животное следует пересадить в стартовый рукав, и повторно ожидать перехода в один из боковых рукавов. Когда два исследования выполняются в быстрой последовательности, то при втором подходе животное стремится пойти в ту часть лабиринта, которую не посещала прежде, что говорит о хорошей пространственной памяти. Проведите три таких попытки, интервал между попытками 10 мин.

! Арену протирают влажной губкой после тестирования каждого животного.

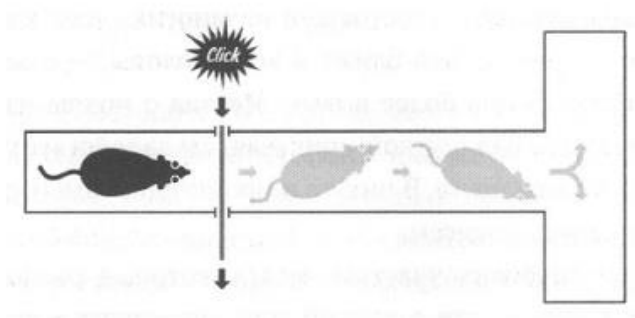


Рис. 17. Схема тестирования в «Т- лабиринте» (спонтанный выбор)

Анализ данных: зарегистрируйте (таблица 4) и отметьте процент попыток, в которых во время двух выпусков были посещены разные рукава. Сделайте вывод о пространственной памяти (ПП) животных, руководствуясь следующими нормативами - 70-100% - хорошая ПП, 30-60% - удовлетворительная ПП, 0-30% - плохая ПП.

Таблица 4.

Оценка пространственной памяти животных в тесте «Т-образный лабиринт»

№ животного	№ попытки	1 подход	2 подход
1	1	Правый рукав	Левый рукав
	2	Левый рукав	Левый рукав
	3
2	1		
	2		
	3		
3			

ГЛАВА 5. КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Комплексная оценка поведенческих характеристик лабораторных животных позволяет интерпретировать поведенческие данные для выявления нарушений функционирования центральной нервной системы. Анализ начинается с элементарных моторно-двигательных реакций и заканчивается особенностями эмоционально-психической сферы.

Преследуя единую цель всесторонней проверки функционирования нервной системы, разные лаборатории используют вариативные наборы поведенческих тестов. Разделение поведения на моторные и сенсорные, эмоциональные, социальные и «интеллектуальные» компоненты является во многом условным, но необходимым для дифференцировки их друг от друга. Реально эти поведенческие паттерны представляют пересекающиеся множества, где в каждом присутствуют компоненты всех остальных (Рис. 18).

В эксперименте предварительное тестирование моторных и сенсорных функций позволяет избежать фальшивых положительных и отрицательных результатов при предъявлении более сложных поведенческих задач, например, с обучением, при котором используются сенсорные стимулы и в ходе выполнения участвует моторика

В настоящее время более комплексными стали требования к исследованиям. В последнее десятилетие была разработана батарея стандартных тестов для поведенческого фенотипирования лабораторных животных (2 блока тестов в Таблице 5). Он позволяет проводить универсальный скрининг с выявлением морфологических дефектов и нарушений в нервно-мышечной, сенсорной и вегетативной системах организма. Последний блок тестов, представленный в Таблице 5, оценивает более тонкие функциональные особенности нервной системы, связанные с индивидуальным и социальным поведением животных, их интеллектом и

ПСИХИКОЙ.



Рис. 18. Изображение составляющих компонентов поведения в виде системы пересекающихся множеств

Таблица 5.

Вариант батареи тестов для фенотипирования животных

№	Блоки поведенческого и физиологического скрининга
I	Общее здоровье, внешний вид, индивидуальные характеристики: Вес, длина и форма тела, ушей, головы; наличие шерсти, усов и пр.; Ряд физиологических параметров организма, в том числе температура тела; анализ крови, мочи; сердечный и дыхательный ритмы; Мышечный и брюшной тонус, тонус конечностей, передача нервно-мышечного возбуждения; Раздражимость, агрессивность, вокализация, страх; Особенности уринации, дефекации, слюнотечения, слезотечения; Потребление пищи и воды
II	Оценка сенсорных и моторных функций животного: Слуховая, зрительная, ольфакторная и болевая чувствительность; Особенности позы, походки, поддержание равновесия, наличие причудливого поведения; Спонтанная локомоторная активность; Циркадные ритмы
III	Анализ высшей нервной деятельности животного: Социальное и эмоциональное поведение Обучение и память

Вопросы к семинару.

1. Классификация видов и форм поведения животных.
2. Физиологические основы мотиваций поведения животных. Поведенческие адаптации животных к экстремальным факторам среды (высокие и низкие температуры, недостаток кислорода, дефицит корма и воды и др.) поведенческого акта индивидуум.
3. Методы и методики исследований поведения животных в эксперименте и естественной среде
4. Структура индивидуального поведенческого акта: психическая и эффекторная фаза.
5. Роль агрессии и ритуалов в стабилизации и дестабилизации иерархических отношений животных в группе.
6. Эмоция боли как причина поведения животных. Физиологические основы болевой сенсорики.
7. Исследовательское поведение животных.
8. Внутренние причины наиболее стойких мотиваций поведения животных.
9. Механизмы возникновения социальности: половой отбор, отбор сородичей, альтруизм, язык и коммуникации. Стратегии размножения и родительское поведение у социальных животных.
10. Механизмы поддержания социальности: иерархия, территориальность, агрессия, ритуалы, «разделение функций». Эволюционные, экологические и генетические эффекты социальности.
11. Поведенческие стратегии животных, их биологическая роль. Эволюционные поведенческие стратегии. Эволюционно-стабильные стратегии.

Практическая часть

Лабораторная работа 5.1 Многопараметрический метод определения тревожно-фобического статуса животных

Тест «Открытое поле» позволяет количественно оценить уровень тревожности животных с учетом целого комплекса факторов.

Цель работы: оценить комплексную характеристику индивидуального тревожно-фобического уровня животного.

Объекты, материалы и оборудование: лабиринт «Открытое поле», спирт, вата, бумажные полотенца, секундомер, крысы или мыши.

Ход работы: исследование проводят в открытом поле при электрическом освещении 3000 люкс в фиксированное время суток.

Тест 1. Латентный период спуска с высоты. Данный тест используется для оценки интенсивного оборонительного поведения у крыс/мышей. Животные помещаются на пенал из непрозрачного материала размером 20x14x14 см (для крыс) и 10x7x7(для мышей) и отмечается время спуска с пенала, когда животное коснется всеми 4 лапами поля.

Тест 2. Выход из центра открытого поля. Этот тест позволяет выявить реакции страха, связанные со снижением двигательной активности. Тестирование начинают с помещения крысы в центр поля и с этого момента фиксируют время, за которое животное посещало все центральные сектора.

По тестам 1-2 оценки выставляются в соответствии со шкалой (Таблица 6).

Тест 3. Пячение. Оценка функционирования реакции пячения спонтанно и при резкой смене освещенности в обстановке открытого поля. Через 180 с после момента помещения животного в поле, освещенность резко меняют: выключают яркий свет и простую лампу на 60 с, затем восстанавливают освещенность. За 300 с наблюдения определяют

измеренное расстояние в секторах, на которое пятилось животное. Пячение отсутствует - 0 баллов, на полсектора - 1 балл, до 2 сектора - 2 балла, более 2 секторов - 3 балла.

Таблица 6.

Шкала оценки тревожности по тестам 1-2

№ теста	Время выполнения, сек.	оценки
1	0<t<30	0
	30<t<60	1
	60<t<180	2
	не спуск за 180 с	3
2	0<t<15	0
	15<t<30	1
	30<t<60	2
	Свыше	3

Тесты 4-7 осуществляют путем постепенного приближения руки экспериментатора со стороны морды так, чтобы крыса видела руку.

Приближение руки к животному осуществляется 2-3 раза подряд. Оценка:

0 баллов – реакция отсутствует

1 балл – реакция при поглаживании

2 балла – реакция при приближении руки

3 балла – реакция сохраняется после удаления руки

При наличии спонтанных реакций по тестам 5-7 за каждый добавляют по 3 балла дополнительно.

Тест 4. Пячение-2. Попытка экспериментатора взять животное на руки. Оценивается так же как и в тесте 3. Пячение отсутствует - 0 баллов, на полсектора - 1 балл, до 2 сектора - 2 балла, более 2 секторов - 3 балла.

Тест 5. Реакция вокализации. Оценивается, если животное издает звуки при приближении, поглаживании или убирании руки исследователя (оценку см. выше)

Тест 6. Реакция затаивания. Животное замирает в напряженной позе на выпрямленных лапах или, прижимаясь к полу, иногда с прижатыми ушами и

закрытыми глазами.

Тест 7. Прижатие ушей. Оценивается, если животное прижимает уши при приближении, поглаживании или убиении руки исследователя.

Анализ данных: Вычислите суммарную оценку по всем тестам. По результатам судят об общем уровне тревожности (интегральный показатель тревожности – ИПТ; чем выше ИПТ, тем выше тревожность животных). оцените индивидуальные показатели каждого животного. Сделайте вывод об уровне тревожно-фобического состояния исследуемых животных. Разделите их на группы по уровню тревожности (по показаниям ИПТ).

Лабораторная работа 5.2 Изучение уровня тревожности с использованием методики «крестообразный приподнятый лабиринт»

Одной из наиболее распространенных причин тревожности является новизна и неопределенность окружающей среды. Тест «крестообразный приподнятый лабиринт» (КПЛ) основан на тех же природных стимулах, которые способны вызывать тревожность у людей. Предполагается, что в методике КПЛ удачно используется баланс 2 мотиваций естественного страха животных перед новизной пространства и его открытостью, и стремлением исследовать это новое пространство.

Цель работы: определить уровень тревожности и временную динамику тревожности у экспериментальных животных. На основе полученных результатов проведите деление животных на 2 группы.

Объекты, материалы и оборудование: крестообразный приподнятый лабиринт (Рис. 19), спирт, вата, бумажные полотенца, мыши (7-10 шт.), перманентные маркеры, секундомер.



Рис. 19. Приподнятый крестообразный лабиринт

Ход работы: За 12 часов до эксперимента животных маркируют. Перед началом тестирования лабиринт тщательно протирают спиртом и высушивают бумажным полотенцем. Мышь помещают в центр лабиринта, располагая мордой в центр открытого рукава лабиринта, и запускают отсчет времени. Наблюдение за поведением животного длится в течение 5 мин.

В ходе эксперимента регистрируются следующие поведенческие показатели: исследовательская активность (число выходов в открытые рукава лабиринта, число вертикальных стоек); оценка риска (заглядывания вниз из открытых рукавов лабиринта, возврат в открытые рукава лабиринта, вытягивание на задних лапах без опоры); показатели тревожности (число выходов в открытые рукава лабиринта, длительность пребывания в открытых рукавах лабиринта, соотношение времени пребывания в открытых и закрытых рукавах, число пересечений центральной платформы, уринация, дефекация, груминг); двигательная активность (общее количество выходов в рукава лабиринта). Под выходом в открытый рукав лабиринта подразумевается любое передвижение по рукаву лабиринта, если при этом морда и 2 передние лапы животного пересекли условную линию между

центральной платформой и рукавом. Стойкой считается приподнимание животного на задних лапах над уровнем пола с опорой о стенку закрытого рукава лабиринта. Заглядывания вниз регистрируются, если наблюдается пересечение всей мордой животного или какой-либо ее частью горизонтальной границы между краем рукава и его условным продолжением. Все показатели заносятся в таблицу (Таблицы 7 и 8).

! Лабиринт протирают влажной губкой после тестирования каждого животного.

Анализ данных: определить уровень тревожности, уровень риска, исследовательскую и двигательную активность экспериментальных животных. На основе полученных результатов (уровня тревожности, склонности к риску, исследовательскому поведению и двигательной активности) проведите деление животных на 2-3 группы.

Таблица 7.

Поведенческие показатели тревожности

Показатели тревожности						
№	Число выходов в открыт. рукава лабиринта	Длительность пребывания в открыт. рукавах	Соотношение времени пребыв. в открыт. и закрыт. рукавах	Число пересечение центральной платформы	Уринация/ дефекация	Груминг
1						
2						
3						
4						

Таблица 8.

Показатели других форм поведения

№	Показатели оценки риска			Показатели Исследовательского поведения	Показатели двигательной активности	
	Возврат в открыт. рукава лабиринта	Загляд. вниз открыт. рукавов лабиринта	Вытяг. на задних лапах без опоры на передние	Число выходов в открыт. рукава	Число вертикальных стоек	Общее количество выходов в рукава
1						
2						
3						

Лабораторная работа 5.3 Исследование тревожности у животных в тесте темно-светлая камера

Под тревожностью этологи понимают защитный ответ организма на потенциальное присутствие угрозы (в отличие от страха, вызванного реальным угрожающим стимулом). Нейрональные субстраты страха и тревожности во многом разные. Страх является адаптивной реакцией, в то время как повышенная тревожность дезадаптирует организм. Тревожность традиционно разделяют на конститутивную, во многом генетически закрепленную, и ситуативную, спровоцированную условиями теста.

Тест «темно-светлая камера» применяется в настоящее время как основная модель оценки тревожного поведения грызунов. Камера состоит из темного «безопасного» отсека и ярко освещенного открытого отсека, образующего, таким образом, зону «отвращения». Модель создает

конфликтную ситуацию для животного, которое склонно исследовать незнакомую область, однако, первоначально хочет избежать неизвестного (неофобия). Интервал времени, проведенного в тёмном отсеке, коррелирует с уровнем тревожности (чем больше время, тем выше тревожность), тогда как число выходов и время обследования освещённого отсека – показатели склонности к риску и исследовательской активности. При низком уровне тревоги увеличивается число переходов между темным и светлым отсеками камеры.

Цель работы: сравнить тревожность у двух групп животных.

Объекты, материалы и оборудование: прямоугольная камера с темным и светлым отсеками (Рис.20). Мыши (2 группы по 5-10 шт.), спирт, вата, бумажные полотенца.



Рис. 20. Установка Темно-светлая камера

Ход работы: мышь помещается в тёмный отсек. В течение 5 мин регистрируются следующие параметры: латентное время выхода всеми лапами в светлый отсек; количество выходов из темной камеры (число переходов); общее время, проведённое животным в светлом и темном отсеках. Занесите результаты в таблицу 9.

! Установку протирают влажной губкой после тестирования каждого животного.

Анализ данных: вычислите полученные данные в каждой группе животных просуммировать и вычислить среднее арифметическое значение (M). Сравнить и сделать вывод об уровне тревожности, склонности к риску и исследовательской активности одной группы по отношению ко второй.

Построить гистограммы по показателям тревожности, риска и исследовательской активности животных различных групп.

Таблица 9.

Показатели тревожности у двух групп животных

группы	Животные	Время в светлом отсеке, с	Время в темном отсеке, с	Количество переходов (выходов из отсеков)
1	1			
	2 и т.д.			
Ср. арифм.				
2	1			
	2 и т.д.			
Ср. арифм.				

Лабораторная работа 5.4 Исследование поведения грызунов в новых условиях

Установка «Открытое поле» (ОП) (Рис. 21) предназначена для изучения поведения животных в новых условиях и позволяет оценить:

1. Выраженность и динамику отдельных поведенческих элементов;
2. Уровень эмоционально-поведенческой реактивности животного;
3. Стратегию исследовательского/оборонительного поведения;
4. Привыкание, запоминание обстановочных стимулов.

Помещенные на незнакомую открытую площадку животные демонстрируют **ориентировочно-исследовательские реакции**, в том числе – характерное замирание, необходимое для оценки степени риска. Об этом можно судить по изменению двигательной/исследовательской активности, оцениваемой по количеству пересеченных квадратиков, начерченных на полу

(горизонтальная активность). Также регистрируют стойки (вертикальная активность), которые следует рассматривать как показатель исследовательского поведения. Также показателем исследовательского поведения считается изучение «норок» в платформе установки «Открытое поле». Наконец, весьма ценную информацию может также принести регистрация других форм поведения – груминга (умывание), дефекации, урикации. По этим показателям оценивается степень эмоциональности и тревожности животных.

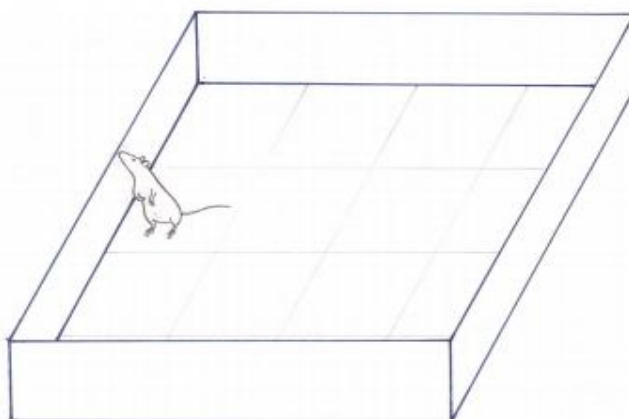


Рис. 21. Тест «Открытое поле»

Цель работы: изучение поведения мышей в новых условиях.

Материалы и оборудование: установка «Открытое поле», экспериментальные животные – 2 группы мышей, спирт, тряпка.

Ход работы: процедура включает подготовительный период и собственно тестирование.

Подготовительный период.

Не менее чем за 60 минут до тестирования животных необходимо поместить в тихое, слабо освещенное помещение. В этот период исключаются перегруппировка животных, кормление, взятие в руки и другие активные манипуляции. Такие процедуры, как метка, перемещение из домашней клетки в другую, формирование новых групп (перегруппировка) и т.д. нужно провести с животными не менее чем за 24 часа до тестирования.

Проведение тестирования. Животное помещают в центр арены. Длительность эксперимента: 10 минут. Проводят регистрацию следующих параметров (форм поведения): горизонтальную и вертикальную двигательную активность, груминг, обнюхивание отверстий, дефекацию (Таблица 10). Кроме того, в ОП удобно наблюдать за отклонениями в моторной сфере, такими как шаткость походки, тремор и т.п.

- **Замирание** животного при посадке в центре поля свидетельствует об уровне тревожности и используется для оценки степени риска. Чем длительней время пребывания в центре ОП, тем ниже тревожность и выше степень риска животного.

- **Горизонтальная двигательная активность (ГДА)** животных в ОП включает побежки по разным траекториям, вплоть до кружения вокруг одного места. Основным критерием для идентификации данной формы поведения является участие в перемещении животного всех четырех лап. Пол арены расчерчен на три ряда секторов одинаковой площади, поэтому за единицу перемещения при визуальной регистрации поведения удобно принять один пересеченный сектор. Так как животное имеет длину, иногда даже равную длине основания сектора, то проблема регистрации перемещения решается следующим образом. Если животное находилось в пределах одного сектора (всеми четырьмя лапами), а затем перешло в смежный с ним (задние лапы пересекли разделяющую их линию), то считается, что пересечен один сектор. Регистрируют общую ГДА.

- **Вертикальная двигательная активность (ВДА)** животных в ОП представлена двумя видами стоек: задние лапы животного остаются на полу арены, а передние упираются в стенку поля или остаются на весу. Обсчет результатов в данном эксперименте стоит вести как по общей ВДА.

- **Груминг** животных в ОП можно условно разделить на две категории: **короткий и длительный**. Короткий груминг характеризуется 1-2 быстрыми круговыми движениями лап вокруг носа и небольшой области около него, а длительный - умыванием области глаз, заведением лап за уши и

переходом на умывание всей головы, лап, боков, туловища, аногенитальной области, хвоста. Целесообразно отдельно обсчитывать число актов короткого и длительного груминга за тестовый период.

- **Обследование отверстий** (находящихся в полу арены) представляет собой засовывание головы внутрь отверстий "по глаза".

- **Уровень дефекации** считается индексом "эмоциональности" животного. Для определения уровня дефекации (и, соответственно, эмоциональности) подсчитывают не число болюсов, а число актов дефекации.

! Арену протирают влажной губкой после тестирования каждого животного.

Анализ данных: Полученные данные в каждой группе животных просуммировать и вычислить среднее арифметическое значение (М). Оценить и сделать вывод о тревожности, уровне риска, исследовательской и двигательной активности для каждой группы животных.

Таблица 10.

Поведенческие показатели разных форм поведения

№ группы	Животные	Замирание в центре (время)	ГДА (кол. пересеченных секторов)	ВДА (количество стоек)	Обследование отверстий (количество)	Груминг (количество умываний)	Дефекация (количество актов)
1	1						
	2						
	3						
	и т.д.						
Ср. арифм.							
2	1						
	2						
	и т.д.						
Ср. арифм.							

Лабораторная работа 5.5 Оценка спонтанной ориентации, тревожности и двигательной активности животных в тесте «закрытый крестообразный лабиринт»

Тест «закрытый крестообразный лабиринт» позволяет оценить спонтанную ориентацию, тревожность, двигательную активность — реакцию на новизну обстановки, как часть высших интегративных процессов. Данный метод не является инвазивным и основан на врожденной способности каждого животного к различной степени эффективности исследовательского поведения в новой обстановке.

Цель работы: оценить спонтанную ориентацию, тревожность и двигательную активность двух групп животных.

Материалы и оборудование: «закрытый крестообразный лабиринт» (Рис.22), спирт, вата, бумажные полотенца, секундомер, 2 группы мышей.



WWW.OPENSOURCE.RU

Рис.22. Тест «закрытый крестообразный лабиринт»

Ход работы: животное помещают в центральную камеру, сверху лабиринт закрывают прозрачной крышкой и позволяют ему исследовать помещения аппарата до тех пор, пока животное не произведет 13 посещений его тупиковых камер. Заход в тупик считают состоявшимся, если животное переносит все 4 лапы в это отделение лабиринта. Последовательность переходов и их продолжительность регистрируют с помощью программы

персонального компьютера.

В ходе эксперимента регистрируются и вносятся в таблицу 11 следующие параметры:

1. Общее время в лабиринте, затраченное на 13 заходов в его тупики – отражает исследовательскую активность (чем больше время, тем выше активность).

2. Латентный период начала исследования лабиринта — время между помещением животного в центральную камеру и его первым заходом в тупик – индикатор тревожности (чем меньше латентный период, тем выше тревожность).

3. Время 1-го цикла патрулирования (посещение всех 4х рукавов): чем больше число заходов требуется мыши, чтобы посетить все 4 боковых рукава (совершить один цикл патрулирования), тем менее "систематично" и менее эффективно исследование лабиринта.

4. Число циклов патрулирования: показатель эффективности исследовательского поведения. Чем больше циклов патрулирования, тем более "систематично" и более эффективно исследование лабиринта животным.

5. Возврат в тупик, посещенный при предыдущем визите. Это поведение рассматривается как показатель ошибок краткосрочной памяти.

! Лабиринт протирают влажной губкой после тестирования каждого животного.

Анализ данных: полученные данные в каждой группе животных просуммировать и вычислить среднее арифметическое значение. Сравнить и сделать вывод по следующим характеристикам 2-х групп животных: исследовательская активность, систематичность и эффективность спонтанной ориентации, ошибки краткосрочной памяти и тревожность.

Таблица 11.

Поведенческие показатели тревожности

№	Общее время в лабиринте (в сек.)	Время 1ого цикла патрулирования (в сек.)	Латентный период начала исследования лабиринта (в сек.)	Число циклов патрулирования	Возврат в тупик
1					
2 и т.д					
ср. арифм.					

Темы рефератов:

1. Современные представления о зоопсихологии и этологии.
2. Границы применимости и достоинства различных методов зоопсихологических исследований.
3. Влияние работ классиков (К. Лоренц, Н. Тинберген, К. фон Фриш и др.) на формирование этологии как науки.
4. Поведение животных как механизм адаптации к среде обитания.
5. Врожденное поведение животных.
6. Рефлекс и инстинкт - основа врожденного поведения.
7. Эволюция врожденных форм поведения.
8. Научение как механизм индивидуальных адаптаций.
9. Видовые особенности научения животных (собака, кошка и др.).
10. Поведения раннего онтогенеза.
11. Роль гормонов в регуляции поведения.
12. Роль сенсорных систем в поведении животных разных видов.
13. Потребность и мотивация как системообразующие факторы поведения.
14. Внутривидовая агрессия как фактор сохранения вида.
15. Нейрофизиологические основы ритмичности поведения животных.
16. Групповое поведение. Формы ассоциаций животных.
17. Распознавание особей в ассоциациях животных.
18. Половое поведение животных разных видов.
19. Родительское поведение животных.
20. Игра. Этолого-зоопсихолого-физиологический анализ.
21. Неактивные формы поведения животных разных видов (отдых, дремота, сон).
22. Адаптации животных к экстремальным условиям (Заполярье, пустыни, водная среда, высокогорье).
23. Физиологические основы приручения диких животных: привыкание (габитуация) и условно-рефлекторное подкрепление.

24. Влияние человека как фактора среды на поведение животных в процессе приручения..
25. Особенности процесса одомашнивания собаки и кошки.
26. Реинтродукция и одичание домашних животных: зоопсихологические аспекты.
27. Животные в городе. Особенности поведения одомашненных, диких и синантропных видов.
28. Груминг и манипулирование. 28. Биологическая роль ритуализации поведения.
29. Особенности поведения водных млекопитающих.
30. Тренинг собак.
31. Тренинг кошек.
32. Тренинг пчел.
33. Сходства и отличия психики человека и высших млекопитающих.
34. Объективность и антропоморфизм при изучении поведения животных.
35. Изучение высших обезьян в традиции отечественной зоопсихологии.
36. Организация сообществ у приматов.
37. Работа В. Кёлера «Исследование интеллекта человекоподобных обезьян».
38. Обучение обезьян языку человека: границы достигнутого и причины неудач.
39. Классические методики инструментального научения.
40. Развитие учения об инстинктивном поведении.
41. Работы Л.В. Крушинского по изучению экстраполяционных рефлексов у животных.
42. Фиксированные формы поведения у низших животных.
43. Рассудочная деятельность животных.
44. Проблема интеллекта животных как проблема «образного» мышления.
45. Типы сообществ животных по Н.Тинбергену.

46. Коммуникативная функция языка человека и сигнальные системы высших животных.
47. Сенсорно-перцептивные процессы у беспозвоночных и позвоночных животных: сравнительная характеристика.
48. Агрессия (агонистическое поведение) у животных. Адаптивная роль агонистического поведения.
49. Работа Ч. Дарвина «Выражение эмоций у человека и животных».
50. Психологические отличия эмоциональности человека и млекопитающих.
51. Игры животных и игры детей (сравнительно-психологические аспекты).
52. Онтогенетические аспекты научения. Периоды чувствительности к научению.
53. Развитие психики в онтогенезе животных.
54. Стадии эволюционного развития психики.
55. Три основные линии психического развития человека: эволюционная, историческая, онтогенетическая.
56. Биологические ритмы, их разновидности и роль в регуляции поведения животных.
57. Территориальное поведение у разных видов животных, его биологическое значение.
58. Способы общения у разных видов животных, зависимость способов общения от среды обитания и образа жизни. 2
59. Родительское поведение, его формы и биологическое значение.
60. Иерархия в сообществе насекомых, механизмы ее установления и поддержания, биологическое значение.
61. Организация животных сообществ, ее разновидности у позвоночных. Значение совместного проживания для сохранения вида.

62. Эволюция органа зрения. Способности к предметному восприятию животных с разным уровнем развития психики.
63. Влияние изоляции на психическое развитие животных.
64. Образование понятий у обезьян, знаки, используемые для обозначения понятий. Возможности и ограничения звуковой сигнализации у приматов.
65. Развитие орудийных действий на разных уровнях эволюции животных.
66. Проблема поведения и интеллекта морских млекопитающих (китов и дельфинов).

Литература для самостоятельной подготовки:

1. Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных // Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР. 1953.
2. Докинз Р. Эгоистичный ген // М.: Мир. 1993. 316 с.
3. Дыбан А.П., Баранов В.С. Цитогенетика развития млекопитающих // Л.: Наука. 1977.
4. Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты // М.: Мир. 1981. 479 с.
5. Дьюсбери. Поведение животных, М., Мир, 1981 Меннинг А. Поведение животных, М., Мир, 1982
6. Дэвис Д.Е., Кристиан Дж.Дж. Регуляция популяций у млекопитающих // (отв.ред. В.Е.Соколов), М.: Наука. 1977. 296 с.
7. Ерахтин А.В., Портнов А.Н. Философские проблемы этологии и зоопсихологии // М.: Знание. 1984. 64 с.
8. Зорина З.А. Полетаева И.И. Элементарное мышление животных. Учебное пособие, Аспект-Пресс, 2002, 2009

9. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения, Учебник М.: Изд-во МГУ, 1999, 2006, 2013
10. Колпаков В.Г. Кататония у животных. Генетика, нейрофизиология, нейрохимия // Новосибирск: Наука. 1990. 168 с.
11. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития (генетические аспекты). Изд-во МГУ, 2002.
12. Корочкин Л.И., Михайлов А.Т. Введение в нейрогенетику, Наука, 2000.
13. Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. Изд-во МГУ, 1977, 1986, Изд-во УРС, 2009
14. Лоренц К. Год серого гуся // М.: Мир. 1984. 192 с. Лоренц К. Агрессия (так называемое "зло") // М.: "Прогресс" "Универс". 1994.
15. Лоренц К. Кольцо царя Соломона // М.: Знание. 1978. 207 с.
16. Лоренц К. Человек находит друга // М.: Мир. 1971. 168 с.; М.: Изд-во МГУ. 1992. 175 с.
17. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика // М.: Мир. 1985.
18. МакФарлан Д. Поведение животных. М., Мир, 1987
19. Пажетнов В.С. Бурый медведь // М.: Агропромиздат. 1991.
20. Пажетнов В.С. Мои друзья медведи // М.: Агропромиздат. 1985.
21. Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц // М.:Наука. 1978.
22. Панов Е.Н. Общение в мире животных // М.: Знание. 1970.
23. Панов Е.Н. Основы этологии. (на сайте Е.Н.Панова) Рефф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция, М. Мир, 1986
24. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций // М.: Наука. 1983а. 385 с.
25. Панов Е.Н. Сигнализация и "язык" животных // М.:Знание. 1970а.
26. Полетаева И.И., Зорина З.А. (сост.) Формирование поведения животных в норме и патологии: 50 лет спустя. Сб. 100-лет. Л. В. Крушинского. Москва, Языки славянских культур.
27. Р. Хайнд Поведение животных, М.Мир, 1975.
28. Тинберген Н. Мир серебристой чайки // М.: Мир. 1974. 271 с.

29. Тинберген Н. Осы, птицы, люди // М.: Мир. 1970. 333 с.
30. Тинберген Н. Поведение животных // М.: Мир. 1978. 192 с.
31. Хорн Г. Память, импринтинг и мозг // М.: Мир. 1988. 343 с.

Список использованной литературы:

1. Абрашова Т.В. Физиологические, биохимические и биометрические показатели нормы экспериментальных животных: справочник / Т.В. Абрашова, Я.А. Гущин, М.А. Ковалёва, А.В. Рыбакова, А.И. Селезнёва, А.П. Соколова, С.В. Ходько. СПб.: ЛЕМА, 2013. - 116 с.
2. Амикишиева А.В. Поведенческое фенотипирование: современные методы и оборудование // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2009. № 3. С. 529-542.
3. Белоусова Н. А., Григорьева Е. В. Возрастная анатомия, физиология и гигиена: учеб, пособие. Челябинск : Изд-во Ю-УрГГПУ, 2016. - 50 с.
4. Буреш Я. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения / Я. Буреш, О. Бурешова, Д. П. Хьюстон ;под ред. А. С. Батуева ; пер. с англ. Е. Н. Живописцевой. – М. : Высшая школа, 1991. - 399 с.
5. Горст Н. А. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем (схемы и материалы к проведению лабораторных и практических работ) : учебно-методическое пособие / Н. А. Горст, В. Р. Горст, Е. В. Мамонтова. – Астрахань: Астраханский государственный университет, Издательский дом «Астраханский университет», 2012. – 89 с.;
6. Данилова Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н. Данилова, А.Л. Крылова. - Ростов н/Д: «Феникс», 2005. - 478 с.
7. Кожевников С.П. Физиология высшей нервной деятельности и поведения; Руководство к лабораторным занятиям/ С.П. Кожевников, Н.А. Худякова. Ижевск: «Удмуртский университет», 2012. - 120с.

8. Нотова С.В., Казакова Т.В., Маршинская О.В. Современные методы и оборудование для оценки поведения лабораторных животных// Животноводство и кормопроизводство. 2018. Т.101, № 1 – С. 106-115.
9. Шульговский В. В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии : Учебник / В. В. Шульговский. – М. : Академия, 2003. – 464 с.
10. Beery A.K., Kaufer D. Stress, social behavior, and resilience: insights from rodents. *Neurobiol. Stress.* - 2015. vol. 1. P. 116–127.
11. Goette L., Bendahan S., Thoresen J., Hollis F., Sandi C. Stress pulls us apart: Anxiety leads to differences in competitive confidence under stress. *Psychoneuroendocrinology.* - 2015.- V. 54. - P. 115–123.
12. Hollis F., van der Kooij M. A., Zanoletti O., Lozano L., Canto C., Sandi C. Mitochondrial function in the brain links anxiety with social subordination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* - 2015. - V. 112, №. 50. P. 15486–15491.
13. Lindzey G., Winston H., Manosevitz M. Social Dominance in Inbred Mouse Strains. *Nature.* 1961. vol. 191. no. 4787. P. 474–476.
14. Pearson B.L., C57BL/6J mice fail to exhibit preference for social novelty in the three-chamber / B.L. Pearson, E.B. Defensor, D.C. Blanchard, R.J. Blanchard // *Behavioural Brain Research.* 2010. 213(2). P. 189-194.
15. Schallert T. Orienting and placing. *The Behavior of the Laboratory Rat. A Handbook with Tests.* Ed. K.B. Whishaw. N.Y.: Oxford Univ. Press. 2005. P.129– 140.