**Лекція №9**

**Вибіркова реакція тварин на різноманітні стимули**

Основні поняття й ключові терміни:

ПОВЕДІНКОВІ РЕАКЦІЇ ТВАРИН.

Вроджені реакції. Набуті реакції.

Пристосувальний акт.

Стимули.

Пригадайте! Що таке поведінка?

Поміркуйте

Чому зяблики, які зросли в неволі без батьків, уміють співати, але їхній спів «зачатковий» і збіднений? Чому молоді бджоли вміють літати, але на початку свого «трудового» життя не відлітають далеко від вуликів?

Що таке поведінкові реакції тварин?

ПОВЕДІНКОВІ РЕАКЦІЇ - це окремі пристосувальні вияви зовнішньої активності тварин у відповідь на дію того чи іншого чинника середовища існування. Їх у тварин поділяють на два типи - вроджені й набуті, але між ними немає чіткої межі, і більшість проявів має елементи першого та другого типів.

Вроджені реакції - це поведінкові реакції, які визначаються спадковістю і не вимагають для свого розвитку спеціального навчання чи тренування. Ці реакції розвивалися й удосконалювалися шляхом відбору впродовж життя багатьох поколінь. Їх головне пристосувальне значення полягає в тому, що вони сприяють виживанню особин виду одразу після народження. Вроджені реакції називають видо-специфічними, тому що є однаковими в усіх представників певного виду тварин. До вроджених реакцій належить орієнтація, таксиси, кінези, прості безумовні рефлекси.

Набуті реакції - це поведінкові реакції, які формуються упродовж життя поступово, з накопиченням індивідуального досвіду. Їх ще називають індивідуальноспецифічними, оскільки ці прояви не однакові в різних представників виду. Набуті реакції забезпечують пристосування кожної особини до змінних умов середовища впродовж індивідуального розвитку. Набуті реакції не передаються з покоління в покоління й не закріплюються у спадковості.

Формуються такі реакції під час на-учіння, звикання, наслідування, виникнення умовних рефлексів тощо.

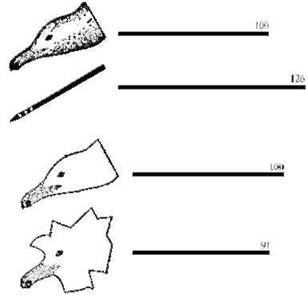
За спрямованістю поведінкових реакцій виділяють індивідуальну, репродуктивну та соціальну форми поведінки

**Ключові" стимули у поведінці тварин**

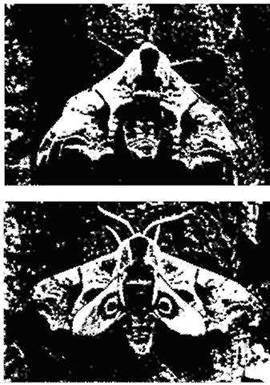
Модель поведінки, заснована на схемі "стимул - реакція", є не лише сутністю умовно-рефлекторної теорії, заснованої і активно розвиненою на початку XX століття В. П. Павловим. Ця ж модель розглядається в широкому класі теорій інструментального поведінки. Ці теорії пов'язані з аналізом інструментального поведінки тварин і отримали назву біхевіоризму (від англ. behaviour - поведінка). Якщо умовно-рефлекторна теорія має історичні корені, пов'язані з вивченням фізіології утворення асоціативних зв'язків, то теорія біхевіоризму з'явилася в результаті спостережень за вільним поведінкою тварин при вирішенні ними практичних завдань. Проте схема "стимул - реакція" або розширено - "стимул - обробка - реакція" являє собою основу обох теорій. Аналіз експериментальних даних по вивченню характеристик зорового впізнання у тварин, що стоять на відносно низьких рівнях філогенезу сходи, що свідчить про визначальну роль так званих "ключових" стимулів у поведінці тварин.

Що таке "ключовий" стимул? Цей термін має на увазі наявність формули "ключові ознаки об'єкта - поведінкова реакція". Модель формування зорового образу за типом ""ключові" ознаки - поведінкова реакція" випливає з безлічі експериментів. Так, наприклад, зорове поведінка жаби багато в чому являє собою реакції двох типів. Напад, якщо у зовнішньому світі з'являється невеликий, контрастний, об'єкт, що рухається, і завмирання, якщо з'являється великий темний об'єкт. З результатів експериментів з вивчення поведінки птахів слід, що пташенята реагують не на батька чи матір в цілому, а тільки на дзьоб. Причому в спеціальних експериментах, в яких вимірювалась кількість клювків, було показано, що тонкий червоний стрижень з трьома білими кільцями кінця викликає набагато більш сильне реагування (в сенсі частоти клеваний), ніж точна об'ємна модель голови птиці. Тінберген пише, що "у світі голодного пташеня не існує ні об'ємність, ні які-небудь інші деталі, крім червоного плямочки на дзьобі"

Розглянемо приклади більш складною поведінкової реакції на ключовий стимул. На прикладі наведена метелик глазчатого бражника в стані спокою та в умовах демонстрації нею своїх глазчатых плям. Вражає та точність імітації, яка необхідна для того, щоб обдурити сприйняття птахів. У бражника глазчатие плями не тільки містять концентричні кільця і чорний "зіниця", ^гот зіниця злегка смешен щодо центру, на ньому розташовані крапки і плями, що створюють враження опуклості і відблисків, що характерно для сьогодення очі. Така ступінь подібності є досить дієвою. Тінберген пише, що одна з сойок була напутана "... до напівсмерті - підстрибнула так, що стукнулася головою об стелю клітини", коли бражник продемонстрував їй свої "очі"



**Р**і с. 4.10. У пташенят сріблястою чайки ключовим стимулом для поведінки випрошування пиши є червону цятку на батьківському подклювье. Тонкий червоний стрижень з трьома контрастними кільцями поблизу кінця викликає більшу кількість клювків, ніж точна об'ємна модель голови батька. Абстрактна "півняча голова" викликає майже така ж кількість клювків, як точна модель голови батьків (по 56: 188,198)



**Р і с. 4.11. Метелик глазчатого бражника в стані спокою та в умовах демонстрації нею своїх глазчатых плям (55:176)**

В якості іншого прикладу розглянемо складну поведінку зелених ящірок. Самці цього виду агресивно ставляться до появи інших самців на своїй ділянці, але не атакують самок. Експериментатори підступно розфарбували кольоровими крейдами самку, зробивши її схожою на самця. Випущена самка, не підозрюючи про зміну своєї зовнішності, побігла на територію дружина і була люто атакують. Тільки підбігши впритул і широко відкривши пащі для укусу, самець відчув запах загримованою самки і "так різко загальмував, що його занесло та перекинуло" (38: 129). Як пише автор, найцікавіше, що згодом протягом довгого часу цей "смарагдовий лицар" спочатку ощупывал мовою справжніх самців і тільки потім починав атаку. Таким чином, ключові стимули, в даному випадку стимули забарвлення, не тільки запускають складна поведінка, але й беруть участь у формуванні актів навчання.

Усі тварини мають певну поведінку, оскільки вона є обов'язковою складовою їх виживання. У той же час, відмінності наявних у їх розпорядженні органів чуття, рівня розвитку останніх та здатності реагувати на певні подразники зумовлюють перебування різних видів у «своїх» неповторних всесвітах.

К. Лоренц з цього приводу висловив дещо іншу систему поглядів. За його словами, «як зрозуміло, що їжак, свійська качка та інші живі істоти, враховуючи мене самого, переживають зовсім різне в одній і тій самій ситуації зовнішнього світу, так я ніколи не сумнівався в тому, що це один і той самий світ, який зображує себе в усіх цих формах переживання... Мені раптом відкрилося, що жук має значно більше інформації про оточуючий світ, ніж інфузорія, а свійська качка - більше ніж жук; я ж самий - незрівнянно більше, ніж усі «підпорядковані» мені тварини. Але те, що ці інформації відносилися до одного світу, було очевидно. Мене не кидало в теоретико-пізнавальні судоми, коли мій пес при обнюхуванні штахетини забору отримував суттєву інформацію, що цікавила його...» І дійсно, далеко не вся інформація одного і того самого оточення потрібна абсолютно кожному організму.

Я. Фон Ікскюль у книзі «Прогулянки світом тварин та світом людей» описує поведінку заплідненої самиці кліща наступним чином: вона заповзає на кущ та очікує тварину, яка може стати її годувальником, при цьому самиця здатна місяцями залишатись на гілці, не реагуючи ні на звуки, ні на запахи, ні на інші зміни стану оточуючого середовища, аж доки не вловить специфічний подразник, що надає сигнал відчепитися від гілки. Цим подразником є запах масляної кислоти, яка виділяється зі шкірних залоз ссавців і свідчить про появу придатної «жертви». Тобто, із сотень подразників, на які кліщ міг би відреагувати, він обирає лише цей єдиний, «наче ласунчик, що виколупує родзинки з пирогу».

Подібна вибіркова реакція на специфічні подразники є складовою частиною поведінки будь-якої тварини. Водночас органи чуття сприймають найрізноманітніші форми фізичної енергії, відмінні як за якісними, так і за кількісними показниками - потенційно кожна особина здатна сприймати значно більше інформації, ніж може на неї відреагувати. Здатність до обробки інформації, отриманої з довкілля, обмежується реальними можливостями нервової системи організмів.

Відбирання й реагування лише на важливі для організму явища та ігнорування інших отримало назву ***фільтрування стимулів***. Часткове фільтрування зумовлюється особливостями будови та обмеженими можливостями органів чуття, на чому ми вже зупинялися раніше. Так, у деревної жаби (*Eleutherodactyluscoqui*) самці випускають звуки «ко-кві», які слугують для приваблення самиць та відлякування інших самців. Було з'ясовано, що барабанні перетинки самців та самиць мають різну налагодженість: самці чують лише звуки «ко», а самиці - «кві».

Ще суттєвішим є фільтрування стимулів у самців деяких видів метеликів, які знаходять самиць за допомогою органів нюху. В цьому випадку навіть окремі молекули феромонів здатні вказати шлях до самиці, а всі інші, враховуючи досить сильні запахові подразники самцем практично не сприймаються. Це явище активно використовують на практиці для боротьби зі шкідливими видами комах за допомогою влаштування феромонних пасток.

Восьминоги надають цікавий приклад вибірковості реакції, викликаної обмеженими можливостями органів чуття. Зокрема вони не здатні за допомогою дотику або за вагою розрізняти навіть дуже різні предмети, тоді як легко розпізнають предмети за нерівностями поверхні. На думку вчених це пояснюється особливостями будови кінцівок - відсутність внутрішнього та зовнішнього скелету викликає постійні деформування м'яких тканин. Надзвичайна кількість інформації, яка утворюється через значну піддатливість кінцівок, не дає підґрунтя для чіткого визначення предметів та практично не використовується мозком.

Після того як тварина сприйняла певний стимул, усі його сторонні особливості можуть автоматично відфільтровуватися. Зокрема, досліди на жабах показали, що фоторецептори сітківки утворюють рецептивне поле, а деякі з них є детекторами жуків - вони розрізняють дрібні темні предмети що рухаються. При пересуванні всього поля з різними об'єктами реакція тварин на нього практично відсутня. Зовсім інакше жаба веде себе, коли рухається окрема точка, особливо хаотично, нагадуючи рухи жука. Таким чином, твариною дійсно використовується лише частина важливої для неї інформації з усього потенційно доступного інформаційного потоку.

Отримані дані свідчать, що подібна вибіркова увага властива надзвичайно великій кількості тварин. Так, жук-плавунець (*Dytiscusmarginalis*) здійснює пошук здобичі, використовуючи лише частину інформації, яку він отримує з довкілля. Експерименти з пуголовками показали, що цей хижак при відшукуванні жертви спирається в першу чергу на хімічні подразники, майже не використовуючи зір. Він реагує на пуголовка, який знаходиться в тканинному мішечку, хоча його не бачить, на воду з акваріуму, де знаходились пуголовки, але не реагує на пуголовка в пробірці. У той же час, на поверхні землі жук-плавунець активно застосовує зір для орієнтації в просторі, наприклад - під час польоту.

Було встановлено, що у випадку переключення уваги попередні стимули, які нормально сприймалися організмом, можуть повністю зникати з його уваги. Експерименти на кішці свідчать, що в спокійному стані ця тварина добре чує звукові сигнали (використовували метроном), але при появі миші реакція на попередній подразник повністю зникала (явище ***гейтінгу*** - вибіркового пропускання зовнішньої інформації). Оскільки альтернативні ознаки пов'язані з тими саме предметами, вибіркова увага підлягає центральній регуляції, а не пов'язана з орієнтацією голови, тіла тощо.

При розпізнаванні жертви хижаки звертають увагу в першу чергу на її розміри, рухи й форму. При виборі між жертвами, які відрізняються лише розмірами, перевага надається найкрупнішій, але до певних меж. У цьому випадку великого значення відіграє можливість перетворення хижака на жертву для крупнішого за розмірами хижака. Так, ропухи з віком поступово вчаться розрізняти розміри об'єкта залежно від відстані, на якій він знаходиться.

У більшості випадків хижак не нападає на нерухливу здобич, навіть якщо він її бачить. Упізнавання за формою є доволі складним процесом і передбачає наявність у жертви двобічної симетрії та специфічних ознак, наприклад голови та кінцівок у комах. Достатньо часто тварини використовують спеціальне забарвлення та відповідну поведінку для уникнення контакту з хижаками (наприклад, розчленоване забарвлення приховує загальні форми тварини, роблячи її малопомітною для потенційних ворогів).

Серед подібного арсеналу захисту можна нагадати про «очі» на крилах деяких видів метеликів, складання кінцівок паличниками, листовидками та іншими комахами, що дозволяє наслідувати вигляд предметів із їх безпосереднього оточення. Одним із прикладів подібного пристосування є східноафриканська жаба *Ranaadspersa*, яка забарвлена в буро-зелені кольори, але вздовж спини в неї пролягає яскрава жовта смуга, яка начебто поділяє поверхню тіла навпіл. Смуга ця досить помітна, але не асоціюється ворогами з самою жабою і не дозволяє швидко розпізнати організм. У цьому випадку хижак не бачить цілісного вигляду жертви, що надає останній час для уникнення небажаного контакту.

Таблиця 1. ФОРМИ ПОВЕДІНКИ ТВАРИН

|  |  |
| --- | --- |
| Назва | Значення |
| Індивідуальна поведінка | Поведінка, спрямована на виживання та пристосованість окремих особин (наприклад, локомоція, пошук їжі, пошук сховищ, дослідницька діяльність, ігрова поведінка, агресивна поведінка). |
| 2. Репродуктивна поведінка | Дії, пов'язані з взаємодією особин, що спрямовані на відтворення собі подібних (наприклад, формування шлюбних пар, шлюбні танці, виведення потомства, турбота про нащадків). |
| 3. Соціальна поведінка | Поведінка, прояви якої спрямовані на сумісне здійснення дій багатьма організмами одного виду (наприклад, взаємовідносини між особинами в мурашнику, бджолиній сім’ї). |

Отже, поведінка тварин є результатом взаємодії спадковості й умов середовища та спрямована на виживання виду й пристосування особин упродовж індивідуального та історичного розвитку.

Яка структура поведінкового акту?

Поведінковий акт - це сукупність послідовних вроджених і набутих дій, спрямованих на досягнення результату. У тварин є багато поведінкових актів, які, наче окремі пазли, формують мозаїку складної поведінки. Загальну структуру поведінкових актів відображає проста схема з трьох основних стадій: пошукова поведінка, відповідь на ключові стимули, завершальний акт.

Першою стадією поведінкового акту є пошукова поведінка, що здійснюється під впливом мотиваційних стимулів.

Так, на початку сезону розмноження самці птахів вибирають місця для гнізд, голодний собака шукає їжу. Пошуки тварин базуються на природжених реакціях, але в процесі життя особини пошукова поведінка доповнюється набутими реакціями.

Другою стадією є дії, що проявляються як відповідь на певні подразники. Їх називають ключовими стимулами, тому що саме вони «вмикають» саме цю дію. Ключові стимули різноманітні та сприймаються за допомогою органів чуття. Це може бути спів, мітка на дзьобі, запах їжі, дупло дерева тощо. Так, для птаха, який вибирає місце для гнізда, дупло в дереві буде ключовим сигналом, що вмикає наступні дії, пов’язані з будівництвом гнізда. Для голодного собаки запах закопаної у землі кістки буде сигналом для її відкопування.

Третьою стадією є завершальний акт, що здійснюється як фіксований комплекс дій (ФКД). Це складний комплекс природжених дій (таксисів, кінезів, безумовних рефлексів), що є подібними в усіх представників виду та проявляється без спеціального навчання. Саме такі реакції завершальної стадії поведінкових актів і є інстинктом у чистому вигляді. Якщо ці дії проявились у тварини, то вона буде їх виконувати навіть тоді, коли змінюються умови й доцільність цих дій втратиться.

Отже, поведінковий акт здійснюється в три стадії і складається з природжених та набутих дій, спрямованих на результат.

Яка роль стимулів у поведінкових реакціях тварин?

Стимули (сигнальні подразники) - це різноманітні за природою сигнали, що впливають на поведінкові реакції тварин. Залежно від їхнього значення та впливу на певній стадії поведінкових актів стимули поділяють на мотиваційні, пускові та завершальні.

Мотиваційні стимули - це внутрішні чи зовнішні подразники, які сприяють виникненню певної поведінкової реакції. Так, у пташенят мартина сріблястого чи голодного собаки мотиваційним стимулом є відчуття голоду.

Пускові (ключові) стимули - це сигнали, які вмикають поведінкові реакції тварин. Носіями цих сигналів є самі тварини, а їхня здатність видавати такі сигнали є природженою. Ключовими подразниками можуть бути звуки (квакання в жаб, спів у співочих птахів), запахи (леткі сполуки для комах, собак), дотик, колір і зображення (малюнки на крилах метеликів, колір і форма квітів для нектарниць), рухи (прояви погрозливої поведінки в змій) тощо.

Розглянемо роль ключових подразників на класичному прикладі етології. Пташенята мартина сріблястого після вилуплення з яєць хочуть їсти. Вони годинами дивляться на світ і шукають червону пляму, яка для них є ключовим стимулом. У дорослого мартина дзьоб жовтий, але знизу піддзьобка є яскрава червона пляма. Пташенята шукають саме її. Вони будуть тикатися дзьобами в різні сторони, аж поки не натраплять на неї. Постукування дзьобиками в ділянці плями стимулює дорослу чайку до годування пташенят.

Завершальні стимули - це зовнішні чи внутрішні сигнали, які викликають завершення поведінкової реакції. Так, наповнений шлунок є сигналом для припинення харчової поведінки собаки чи пташенят, вигляд збудованого гнізда змушує птахів припинити свою роботу.

Отже, стимули є сигнальними подразниками для здійснення послідовних стадій поведінкових актів тварин.

РЕЗУЛЬТАТ

|  |  |
| --- | --- |
| Оцінка | Запитання для самоконтролю |
| Репродуктивний рівень | 1. Що таке поведінкові реакції тварин? 2. Назвіть типи поведінкових реакцій. 3. Що таке поведінковий акт? 4. Назвіть три стадії поведінкового акту. 5. Що таке стимул поведінки? 6. Назвіть три види стимулів поведінки тварин. |
| Продуктивний рівень | 7. Яке значення поведінки у житті тварин? 8. Яка структура поведінкового акту? 9. Яка роль стимулів у поведінкових реакціях тварин? |
| Творчий рівень | 10. Поясніть на конкретних прикладах роль стимулів у поведінкових реакціях тварин. |