

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

*Факультет № 6
Кафедра соціології та психології*

ТЕКСТ ЛЕКЦІЇ

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

053 Психологія (практична психологія)

Тема № 11. Онтогенез поведінки

Харків 2023

ЗАТВЕРДЖЕНО

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

СХВАЛЕНО

Вченою радою факультету № 6
Протокол від 25.08.2023 № 7

ПОГОДЖЕНО

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

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

Розробники:

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

Рецензенти:

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

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

План лекції

1. Особливості онтогенезу різних таксономічних груп.
2. Періодизація онтогенезу.
3. Навчання в процесі онтогенезу.

Рекомендована література:

Основна:

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

Додаткова:

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

Текст лекції

Вступ

Особливості онтогенезу різних таксономічних груп

Індивідуальна поведінка тварини розвивається і формується з віком. У процесі онтогенезу одні форми поведінки змінюють інші, тварина накопичує індивідуальний досвід і поступово пристосовується до життя в конкретних умовах, зберігаючи при цьому певний видоспецифічний репертуар поведінки. У розвитку тварин чітко виділяються *періоди*, які характеризуються цілком певними змінами в фізіології і поведінці тварин. Однак складність і різноманіття подібних змін у тваринному світі надзвичайно ускладнює створення єдиної періодизації фаз розвитку тварин.

Важливим моментом, що визначає хід онтогенезу, є ступінь зрілості новонароджених. Крім того, багато таксономічних груп тварин в своєму розвитку проходять *стадію личинки*, часто ведуть зовсім інший спосіб життя, ніж доросла тварина. Для цього достатньо згадати відмінності між гусеницею і метеликом або між пуголовком і жабою. В процесі *метаморфоза* личинки в статевозрілу особину відбуваються складні фізіологічні перетворення в її організмі, часто в корені міняють її обмін речовин, пристосування до життя в певному середовищі, рухову активність і т.д. Все це докорінно позначається і на поведінці. Таким чином, відмінності в ході онтогенезу у тварин, що мають личиночну стадію і тих, що оминають її в своєму розвитку, надзвичайно великі.

У зв'язку з цим до тварин різних таксономічних груп застосовні різні *схеми періодизації*, запропоновані різними авторами. Проте, розглядаючи онтогенез поведінки вищих хребетних, дотримуватися певної схеми, з урахуванням деяких поправок, цілком можливо і, більше того, необхідно.

У цій главі ми розглянемо особливості закономірностей онтогенезу саме вищих хребетних, в загальних рисах характерних і для людини.

Для розуміння процесу онтогенезу важливо мати уявлення про ступінь зрілості новонароджених.

У ссавців ми спостерігаємо такі градації зрілості дитинчат:

- 1) відкладання яєць;
- 2) виношування дитинчат в сумці;
- 3) незрілонародження;
- 4) зрілонародження.

Розглянемо їх детальніше.

Яйцєродні ссавці

Відкладання яєць спостерігається в самій примітивній групі: клоачних або однопрохідних ссавців. До цієї групи належать качконіс і єхидна.

Качкодзьоби спаровуються в воді. Самиць злучається з декількома самками; постійних пар качкодзьоби не утворюють. Після спарювання самка робить виводкову нору більшою. На відміну від звичайної нори вона довша і закінчується гніздовою камерою. Усередині будується гніздо зі стебел і листя; матеріал самка носить, притиснувши хвостом до живота. Потім вона закупорює коридор однією або декількома земляними пробками товщиною 15-20 см, щоб захистити нору від хижаків та паводку. Пробки самка робить за допомогою хвоста, який використовує, як муляр - кельму. Гніздо всередині завжди буває вологим, що оберігає яйця від висихання. Самиць не бере участі в будівництві нори і вирощуванні молодняку. Через два тижні після спарювання самка відкладає одне - три яйця, схожих на яйця рептилій. Вони округлі і покриті брудно-білою шкірястою шкаралупою. Після кладки яйця склеюються між собою субстанцією, яка покриває їх зовні. Інкубація триває до 10 днів; під час насиджування самка рідко залишає нору і зазвичай лежить, згорнувшись навколо яєць. Дитинчата качкодзьоба народжуються голими і сліпими, довжиною приблизно 2,5 см. При вилуплення з яйця вони пробивають шкаралупу яєчним зубом, який відвалюється відразу після виходу з яйця. Самка, лежачи на спині, переміщує їх до себе на черево. Виводкової сумки качкодзьоби не мають. Мати вигодовує дитинчат молоком, яке виступає через розширені пори на її животі і стікає по шерсті матері, накопичуючись в особливих борозенках, звідки дитинчата його злизують. Мати залишає потомство тільки на короткий час, щоб погодувати і висушити шкуру; йдучи, вона закупорює вхід ґрунтом. Молочне вигодовування триває до чотирьох місяців; в 17 тижнів дитинчата починають виходити з нори на полювання. Статевої зрілості молоді качкодзьоби досягають у віці одного року.

Східни схожі на невеликого дикобраза, вони покриті грубою шерстю і голками. На відміну від утконосів вони мають виводкову сумку, в якій відбувається інкубація яєць. Через три тижні після спарювання самка відкладає одне яйце з м'якою шкаралупою і розміщує його в своїй сумці. Через 10 днів з яйця вилуплюється дитинча, яке вигодовується молоком. Після того як на 45-й день у малюка виростають голки, мати рие для нього нору, в якій залишає його, повертаючись для його годування кожні 4-5 днів. Догляд за дитинчам триває до досягнення ним семимісячного віку.

Сумчасті

У сумчастих дитинча починає розвиватися в матці, проте зі стінками матки він майже не пов'язаний. Ця обставина і сприяє його ранньому народженню. Тривалість вагітності сумчастих дуже мала, особливо у примітивних форм (наприклад, у опосума або у сумчастих кішок - від 8 до 14 днів, у коали - 35, а у кенгуру - 38-40 днів). Ступінь розвитку ембріона до моменту народження декілька різниться у різних представників сумчастих: його розміри не перевищують 25 мм у великого сірого кенгуру - найбільшого представника загону; у примітивних комахоїдних і хижаків він ще менше - близько 7 мм. Щоб прикріпитися до соску, новонароджене сумчасте дитинча повинно потрапити в сумку матері, де відбувається його подальший розвиток. Новонароджений самостійно переміщується в сумку. Він рухається за допомогою передніх лапок з кігтками, звиваючись, як черв'як, і крутячи головою на всі боки. Простір, за яким він повзе, вкритий шерстю; це, з одного боку, заважає йому, але з іншого - допомагає: Він міцно чіпляється за шерсть, і струсити його дуже важко. Знайшовши сумку, він тут же влізав всередину, знаходить сосок і прикріплюється до нього. Між моментом народження і часом, коли дитинча прикріплюється до соска, у сумчастих проходить зазвичай від 5 до 30 хвилин. Протягом часу, необхідного новонародженому, щоб дістатися до сумки, мати займає особливе положення і не рухається. Кенгуру зазвичай сидять на хвості, що проходить між задніми лапами і спрямованому вперед, або лягають на бік. Голову мати тримає так, як ніби весь час спостерігає за дитинчам. Часто вона облизує його - відразу після народження або під час руху до сумки. Іноді вона вилизує свою шерсть у напрямку до сумці, як би допомагаючи дитинчаті рухатися в потрібну сторону. Спочатку сосок сумчастих має подовжену форму. Коли до нього прикріплюється дитинча, на його кінці розвивається потовщення, пов'язане, мабуть, з виділенням молока; це допомагає дитинчаті триматися на соску, який він весь час з силою стискає ротом. Відокремити його від соска, не розірвавши йому рот або не пошкодивши залози, дуже важко. Дитинча сумчастих пасивно отримує молоко, кількість якого регулює мати за допомогою скорочень мускулатури молочного поля. Поступово дитинча починає відриватися від соска і висовувати голову з сумки. Перший час, коли воно хоче вилізти назовні, його не пускає мати, яка може регулювати розмір вихідного отвору сумки. Різні види сумчастих проводять в

сумці різний термін - від кількох тижнів до кількох місяців. Перебування дитинчати в сумці закінчується, як тільки воно стає здатним годуватися не молоком, а іншою їжею. Мати зазвичай заздалегідь підшукує гніздо або лігво, де перший час діти живуть під її наглядом.

Незрілонароджені ссавці і птахи

Дитинчата цієї групи народжуються нездатними до самостійного життя. Ступінь їх незрілості може бути різна. Так, наприклад, дитинчата багатьох гризунів (щурів, мишей, хом'яків) народжуються голими, сліпими і глухими. Так само виглядають і пташенята більшості дрібних птахів.

Дитинчата хижаків зазвичай теж сліпі і глухі, але покриті дитячою шерстю; дитинчата приматів народжуються покритими шерстю, з відкритими очима, проте їх зоровий і слуховий аналізатори ще недорозвинені. Пташенята з відкритими очима, покритими густим пухом, вилуплюються з яєць хижих птахів і чайок.

Зрлонароджені ссавці

У цієї групи дитинчата народжуються покритими шерстю, здатними до самостійних переміщень і зі сформованими зоровими і слуховими аналізаторами. Вони практично відразу після народження здатні переміщатися за матір'ю і поряд з материнським молоком споживати їжу, типову для дорослих тварин. Такі, наприклад, дитинчата копитних, зайців, морських свинок і т.д., а також пташенята виводкових птахів.

Періодизація онтогенезу

Отже, в процесі онтогенезу кожна тварина проходить кілька періодів розвитку. Кожен період розвитку, що складається з ряду фаз, характеризується певними взаємовідносинами організму із середовища. Між фазами існують переломні етапи, так звані **критичними періодами**, які характеризуються особливою чутливістю до абсолютно певних зовнішніх впливів.

Існує цілий ряд класифікацій періодів (стадій) розвитку, які дещо відрізняються один від одного. Тривалість окремих стадій розвитку може відрізнятися як у тварин різних видів, так і у окремих особин.

В онтогенезі поведінки можна виділити два основних періоди: **пренатальний** і **постнатальний**. Такий поділ дозволяє розглядати загальні закономірності розвитку вищих хребетних. Кожен з періодів ділиться в свою чергу на ряд дрібніших стадій, тривалість яких може значно відрізнятися в представників різних таксономічних груп.

Пренатальний період

Розвиток поведінки тварини і людини починається вже в **ембріональний** період. Дитинча, що розвивається в утробі матері або в яйці, виробляє безліч рухів, які представляють собою елементи майбутніх рухових актів, але ще позбавлені відповідного функціонального значення. Як показали дослідження, внутрішньоутробні рухи впливають на координацію фізіологічних процесів, пов'язаних з м'язовою активністю, і тим самим сприяють підготовці

поведінки новонародженого. Особливо велике значення цей процес має для зрілороджених дитинчат. Так, новонароджені ягнята і козенята здатні не стомлюючись бігати протягом двох годин поспіль. Ця можливість обумовлена тим, що в ході ембріогенезу шляхом вправи сформувалася координація всіх функцій, в тому числі і необхідних для здійснення такої інтенсивної діяльності вже на самому початку постнатального розвитку.

Класичними експериментами для вивчення розвитку поведінки в ембріональний період визнані проведені на курячих ембріонах дослідниці знаменитого американського вченого Цин Янг Куо.

Щоб отримати можливість безпосередньо спостерігати за рухами ембріонів, він розробив і здійснив воістину віртуозні операції: переміщував зародок всередині яйця, вставляв віконця в шкаралупу і т.д. Завдяки цьому вдалося спостерігати спочатку появу, а потім модифікацію рухів ембріона.

Куо зумів одним з перших переконливо показати, що вже в ході ембріогенезу відбувається вправа зачатків майбутніх органів, поступовий розвиток і вдосконалення рухових функцій шляхом накопичення "ембріонального досвіду" або *"ембріонального навчання"*. Він встановив, що перші рухи зародка курчати - це рухи голови до грудей і від неї. Вже через добу голова починає повертатися в сторони, і ці нові рухи голови витісняють колишні. На думку вченого, таким чином формуються клювальні рухи. Куо зробив висновок, що генетично фіксовані передумови формування поведінки можуть по-різному реалізовуватися в залежності від конкретних умов розвитку зародка, але найважливішу роль відіграють в цьому процесі розшифровка генетичної інформації, ставлення ембріона до навколишнього середовища. Куо підкреслює, що ембріональне навчання не слід розглядати в традиційному аспекті, оскільки в розвитку поведінки ембріона істотну роль грає самостимулювання.

"Ембріональне навчання" відбувається не на порожньому місці, а є розвитком і видозміною певної генетичної схильності, втіленням і реалізацією в індивідуального життя особини видового досвіду, накопиченого в процесі еволюції. Багато вчених розглядали дані, отримані Куо, як доказ необхідності навчання навіть для таких реакцій, які зазвичай вважаються вродженими. Факт "ембріонального навчання" робить вічна суперечка про "природжене і набуте" ще більш безпредметним. У період ембріогенезу відбувається інтенсивна підготовка до наступних, постнатальних етапів формування поведінки, а почасти й саме формування елементів поведінки новонародженого шляхом, з одного боку, розвитку генетично обумовлених компонентів активності і, з іншого боку, накопичення ембріонального досвіду.

Гуморальний зв'язок між організмом матері і плодом у ссавців

Постійний зв'язок зародка ссавця з материнським організмом за допомогою плаценти створює у цієї групи тварин абсолютно особливі умови

для розвитку ембріональної поведінки. Новим і дуже важливим фактором є можливість впливу на цей процес з боку материнського організму, перш за все *гуморальним* шляхом. Численні дослідження показали, що введення вагітним самкам чоловічого статевого гормону спричинило появу у народжених самок самцової поведінки на шкоду нормальній жіночій статевій поведінці. Експерименти, в яких у вагітних самок регулярно викликали стани занепокоєння, приводили до народження більш лякливих і збудливих дитинчат. На даний момент роль різноманітних гуморальних впливів вивчена досить добре. Дані досліджень переконливо показують роль впливу материнського організму на формування поведінки дитинчати в ембріональному періоді. Відповідно, можна зробити практичні висновки про те, що будь-яку вагітну самку необхідно оберігати від можливих шкідливих впливів з боку навколишнього середовища, в тому числі і психічних стресів.

Акустичні контакти між пташенятами і батьками у птахів

У багатьох видів птахів в останні дні насиджування мати починає *акустичний контакт* з пташенятами, які ще не вилупилися. Так, пташенята гніздяться на пташиних базарах кайр ще за три-чотири дні до вилуплення навчаються відрізняти голос матері від голосів інших кайр, що гніздяться в тісному сусідстві. Схожі результати були отримані і в інших видів птахів, зокрема у близької родички Кайра - гагарки, у багатьох видів качок, куликів та інших виводкових птахів. Виявилося, що насиджують самки у відповідь на певні сигнали, що подаються пташенятами, які знаходяться в яйцях, піднімають на гнізді, починають перекочувати яйця з боку на бік, розпушувати або притискати оперення, регулюючи таким чином температуру інкубації, і т.п. Показано, що дорослі птахи в потрібний момент подають пташенятм звуковий сигнал, що стимулює у пташенят реакцію прокльовування і синхронність їх звільнення від шкаралупи.

Фактично, до моменту вилуплення між пташенятами і висиджуючою особиною вже існує досить розвинена система спілкування. Крім того, акустичне спілкування в останні дні інкубації має місце і між пташенятами, що впливає безпосередньо на процес вилуплення. Так, у віргінської курішки і японського перепела звуки, що подаються одними пташенятами, стимулюють активність інших. В результаті вилуплення відбувається дружно протягом приблизно однієї години.

Постнатальний період

Пренатальний період (він же *ембріональний*, або *внутрішньоутробний*) розвитку тварин завершується пологам. Після моменту народження починається *постнатальний* (він же *післеутробний*, або *постембріональний*) період, який закінчується природною смертю в результаті старіння тварини. У ссавців він включає в себе наступні фази: *новорожденість*, *змішане*

вигодовування, ювенільний, статеве дозрівання, морфофізіологічна зрілість і старіння.

Народження є поворотним пунктом, де весь процес розвитку поведінки отримує новий напрям. Природно, що на рівні постнатального розвитку з'являються абсолютно нові фактори та закономірності, зумовлені взаємодією організму зі справжнім зовнішнім середовищем. У цих нових умовах триває дозрівання уроджених елементів поведінки і їх злиття з постнатальним, індивідуальним досвідом. Тому, незважаючи на корінні відмінності в умовах формування цих двох видів поведінки, між даними етапами онтогенезу поведінки не тільки немає розриву, але існує пряма спадкоємність. Саме в цьому проявляється **предадаптивне** значення ембріональної поведінки.

Постнатальний розвиток поведінки відрізняється специфічними закономірностями і протікає по-різному у різних тварин, оскільки їх дитинчата народжуються на різних стадіях зрілості.

При цьому необхідно відзначити, що всі наземні тварини, які мають найбільшу високорозвинену психіку, як, наприклад, мавпи, хижі звірі, Вранові птахи, папуги, народжуються незрілими. На цю обставину свого часу звернув увагу Л. А. Орбелі. Він відзначав, що так як зрілонороджені дитинчата починають зазнавати впливу середовища в уже майже цілком сформованому стані, вони порівняно мало схильні до її шкідливих впливів. Але при цьому можливості подальшого прогресивного розвитку поведінки, з його точки зору, надзвичайно обмежені: мають місце лише окремі додаткові надбудови умовно-рефлекторної діяльності.

Зовсім по-іншому йде справа у незрілонароджених тварин, у яких розвиток навіть спадково фіксованих, вроджених форм поведінки виноситься далеко за межі внутрішньоутробного періоду. На думку Л. А. Орбелі, ці дитинчата, незважаючи на те що в початковий період життя ще не можуть обходитися без батьківської допомоги, перебувають все ж в більш вигідному становищі. Розвиток нервової системи у них не цілком закінчено, і вони можуть підставити свої вроджені форми поведінки, що ще розвиваються, під вплив агентів навколишнього середовища. В результаті ці форми поведінки в значній мірі модифікуються на основі переплетення вроджених і набутих компонентів відповідно до конкретних умов середовища. Як пише Л. А. Орбелі, ці тварини "народяться з настільки ще малосформованої нервовою системою, що весь подальший постнатальний розвиток являє собою суцільну переробку спадкових форм і знову виникають умовних форм поведінки".

Велике значення для розвитку молодняка, особливо у незрілонароджених тварин, має батьківська **турбота про потомство**, тобто дії тварин, що забезпечують або поліпшують умови виживання і розвиток потомства.

Ранній постнатальний період (він же **неонатальний**, або **період новонародженості**) період має виняткове значення для життя особини, так як на цьому етапі розвитку формуються найважливіші взаємовідносини організму

з навколишнім середовищем, встановлюються зв'язки з життєво важливими компонентами цього середовища і закладаються основи поведінки дорослої тварини.

Цей період розвитку характерний для незрілонароджених дитинчат і пташенят птенцових птахів, які народжуються сліпими, глухими і безпорадними. Протягом постнатального періоду в розвитку дитинчати відбуваються найзначніші зміни. З абсолютно безпомічного ембріона він перетворюється на тварину, більш-менш здатну до самостійного існування. Зрілонароджені дитинчата проводять даний період ще в утробі матері.

Деякі фізіологічні особливості новонароджених

У перші хвилини після народження включається дихальний центр, який вже до кінця життя регулює постачання організму кисню і видалення вуглекислого газу, з першим вдихом розправляються легені. Інтенсивно *облизуючи новонародженого*, самка допомагає дитинчаті зробити перший вдих і сприяє відновленню тонуусу кровоносних судин.

Протягом перших тижнів дитинчата *не здатні підтримувати постійну температуру тіла*. Необхідну температуру тіла дитинчат забезпечує мати, *зігріває їх своїм тілом*. Відлучаючись з гнізда, самка прикриває дитинчат гніздовим матеріалом або закриває вхід в нору. За відсутності самки дитинчата сповзають в компактну купку, що допомагає їм зберігати тепло. Це так звана *реакція підгортання*.

Батьки птенцових птахів зігрівають пташенят постійно. При цьому вони регулярно змінюють один одного, поки один з них годується сам і здобуває їжу для ненажерливих пташенят. У деяких видів зігріває пташенят тільки один батько, тоді другий забезпечує кормом і його.

Всю необхідну для росту і розвитку енергію дитинча ссавця отримує з материнським молоком. Відповідно до цього його травна система виробляє в цей період лише ферменти, які необхідні для його перетравлення. При *сосанні* дитинча частими короткими рухами голови відтягує сосок і ритмічно масажує лапами молочні залози, що в поєднанні сприяє відділенню молока.

Новонароджені дитинчата *не здатні до самостійного сечовипускання і випорожнення*. Мати, здійснюючи масаж сфінктерів, *підлизуючи дитинчат* і поїдає всі їх виділення. При відсутності цієї поведінкової особливості в гнізді швидко виникли б антисанітарні умови, а таким чином в ньому завжди чисто і сухо.

Подібне пристосування існує і у птенцових птахів. Екскременти пташенят в гніздовий період бувають укладені в щільну слизову капсулу, яку батьки видаляють з гнізда.

Аналогічна ситуація спостерігається і у всіх приматів, в тому числі і людиноподібних мавп. У людини відсутність самостійного сечовипускання і

випорожнення не спостерігається, проте можливо, що поширені проблеми з запорами і "газами" у новонароджених є якимись атавізмами, пов'язаними з нашим "зоологічним" минулим.

У дитинчат ссавців в цей період **відсутній властивий дорослим добовий ритм** сну і неспання, пов'язаний з чергуванням дня і ночі. У новонароджених періоди сну рівномірно перемежуються з періодами неспання, тобто смоктання. Деяке диференціювання періодів дня і ночі з'являється лише до кінця періоду, коли у дитинчати добре прорізуються очі і воно потроху починає виходити з темного лігва. Причому засипають і сплять дитинчата раннього віку, не випускаючи з рота материнський сосок. За відсутності матері дитинчата часто починають смоктати різні частини тіла своїх однопометників. Очевидно, дана реакція сприяє більшому комфорту новонароджених. Те ж саме можна спостерігати і в приматів. Такий винахід, як соска-пустушка, з давніх часів використовується для заспокоєння грудних дітей, має цілком фізіологічне виправдання. Пустушки використовують і при штучному вигодовуванні дитинчат мавп, а іноді і інших дитинчат.

Величезні зміни після народження відбуваються в **нервовій системі**. Так, головний мозок новонародженого цуценя становить не більше 12% від маси головного мозку дорослої собаки. Він інтенсивно росте і до кінця другого місяця цуценя досягає 3/4, а до кінця шостого місяця - майже повної маси мозку дорослої собаки. Мозок новонародженого дитинчати відрізняється і за своїм розвитком. До моменту народження найкраще розвинені ті області центральної нервової системи, які забезпечують регуляцію функцій, необхідних для його існування: травлення, дихання і смоктання. Кора головного мозку новонародженого дитинчати ссавця має вже добре розвинені основні звивини. Однак нервові клітини (нейрони) в перші дні після народження ще дуже незрілі.

У середовищі психологів довгий час існувала думка, що недорозвинений мозок новонароджених є прерогативою людини, а тварини народжуються з практично дозрілим мозком, що дозволяє їм відразу після народження реалізувати вроджену програму поведінки, яка нібито відсутня у людини. Це твердження в корені невірно, і у новонароджених дітей в повній мірі присутні всі вроджені реакції, типові для всіх незрілонароджених ссавців.

Розвиток поведінки новонароджених

До моменту народження у дитинчат **ссавців** функціонують нюховий, смаковий, шкірно-температурний і вестибулярний аналізатори. Перша поведінкова реакція, яку проявляє новонароджений, - позитивна реакція на теплу, вкриту шерстю поверхню. Ця реакція зберігається протягом усього періоду новонародженості і сприяє утворенню реакції скупчування. У новонароджених дітей прояв даної реакції полягає в тому, що дитина заспокоюється, коли мати бере його в руки і притискає до свого тіла.

Щойно народжене дитинча, ще будучи пов'язаним пуповиною з плацентою, вже починає свій шлях до сосок і, досягнувши їх, починає смоктати. Ця **вроджена харчова реакція** в перші ж години після народження, як снігова куля, обростає умовно-рефлекторними реакціями. Поступово рухи дитинча удосконалюються, воно вчиться знаходити найбільш молочні соски, дізнається запах матері.

Для дитинчат приматів характерний **рефлекс чипляння**, що виявляється в рефлекторному стисненні кисті руки. Він сприяє утриманню дитинчати мавпи на тілі матері. Цей же рефлекс відзначають і у новонароджених дітей. Більш того, його наявність є ознакою фізіологічної зрілості новонародженого немовляти.

Пошук соска у приматів виражається в миттєвому повороті голови з відкритим ротом після дотику теплим предметом дитинчати. Таку реакцію також можна спостерігати у новонароджених дітей.

Таким чином, перший період життя новонародженого дитинчати характеризується насамперед швидким зростанням і вдосконаленням безумовно-рефлекторних реакцій. До його кінця дитинчата починають ходити, у них відкриваються очі. Удосконалюється поведінка - починаються ігри, виникають оборонні реакції. Тривалість цього періоду може бути різною: так, у хижаків сімейства собачих він триває 18-20 днів, у дрібних гризунів 8-10 днів, а у великих приматів 3-4 місяці.

В період новонародженості особливе значення мають тактильні контакти. Дитинчата постійно контактують один з одним, мати облизує їх і підштовхує носом. Дитинчата приматів постійно знаходяться на тілі матері - спочатку у грудях, а пізніше і на спині. Подібним же чином вирощують дітей і багато народностей. Спеціальні експерименти, пов'язані з тактильною депривацією, показали, що дитинчата, вирощені в умовах ізоляції з мінімумом тактильних контактів, відстають у розвитку, у них пізніше відкриваються очі, вони пізніше починають самотійно пересуватися. У дітей, позбавлених після народження безпосереднього контакту з матір'ю, поміщених в дитячі лікарні або будинки малятка, часто розвивається явище так званого госпіталізму. Воно виражається в тому, що діти відстають у фізичному розвитку, у них втрачається вага, млявість, апатичність, підвищена сонливість, м'язовий гіпотонус. Відзначається також помітне відставання в емоційній сфері: відсутність зорового спостереження, поворотів на голос дорослого, вони практично перестають плакати, постійно смокчуть свій палець. Надалі ці діти помітно відстають в руховому і розумовому розвитку. У самих запущених випадках госпіталізм може привести до важких психічних порушень.

Птахи. Схожим чином розвивається і поведінка пташенят птенцових птахів. Першою реакцією пташеня після вилуплення у відповідь на будь-який дотик є **витягування шиї і широке відкривання рота**. Ця реакція аналогічна пошуку соска у ссавців і протягом декількох перших діб проявляється

практично на будь-який подразник. У міру розвитку слухового аналізатора пташенята починають реагувати на певний подразник: легкий струс краю гнізда в момент прильоту дорослої птиці, дотик лап птиці до летку дупла, специфічний акустичний "харчовий сигнал" батька і т.д. Після того як у пташенят відкриваються очі, вони починають реагувати на зорові сигнали, наприклад на затінення отворів прилетіла дорослим птахом або на його силует на краю гнізда. Сильніший, ніж зазвичай, струс гнізда або незвичайний звук викликають у пташенят оборонну реакцію затаювання. Ускладнюється і харчова поведінка пташенят: вона стає **впорядкованою**. Прилітаючи з їжею, дорослий птах опускається в певну точку краю гнізда і опускає корм в широко відкритий рот пташеня, що знаходиться в строго певній зоні гнізда. Після цього птах забирає капсулу з випорожненнями пташеня, якого годувала в минулий приліт, і з нею летить. У підсумку всі пташенята виявляються нагодованими і очищеними. Таке виявляється можливим за рахунок постійного **циклічного переміщення** пташенят в гнізді. Після годування пташеня переміщається в певному напрямку, поступаючись місцем наступному. При цьому переміщення по колу роблять все пташенята в гнізді. Повний цикл переміщень - від зони з максимальною вірогідністю отримання їжі через всі наступні знову до цієї зони - займає в середньому 40-50 хвилин. Саме завдяки цій циклічній активності їжу в черговий раз отримує найголодніше пташеня.

Така ідилічна картина спостерігається далеко не у всіх видів. У деяких птахів між пташенятами існує жорстка конкуренція, яка призводить до часткової загибелі виводка.

До кінця перебування пташенят в гнізді вони обростають пір'ям, у них остаточно дозрівають сенсорні системи. Незабаром вони залишають гніздо і перетворюються в так званих **злетків**, яких ще протягом деякого часу продовжують годувати батьки.

Період змішаного вигодовування

Даний період онтогенезу потрібно розглядати як **перехідний** (іноді його саме так і називають). Його початок знаменує **появу інтересу до їжі**, яку споживають дорослі тварини. Цей інтерес виникає тоді, коли в травній системі з'являються **ферменти, необхідні для переварювання дорослої їжі** і починають прорізуватися зуби. Одночасно з цим у дитинчати з'являються **жувальні рухи** - до сих пір відповіддю на будь-яке подразнення ротової порожнини було тільки смоктання. У дитинчат приматів активуються **хапальні рухи** передніх кінцівок: все, що їм вдається схопити, вони пробують на смак. Ця ситуація може виникнути і у дітей, починаючи з того моменту, коли у них формуються нормальні хапальні рухи рук. Будь-який схоплений предмет дитина рефлекторно тягне в рот. Ця реакція зберігається у дітей часто до 12-15 місяців.

У цей час деякі батьки починають приносити дитинчатам тверду їжу. Однак, незважаючи на прогрес розвитку, дитинчата продовжують споживати

материнське молоко і перебувати під опікою батьків. Хижаки починають навчати дитинчат мисливській поведінці, приносячи їм напівживу здобич. Коли дитинчата, убивши дичину, починають її поїдати, батьки часто карають дуже жадібних і агресивних нащадків. Дитинчата гризунів починають поїдати корм, що знаходиться в гнізді, заздалегідь запасений батьками.

Перехід від молочного харчування до змішаного здійснюється в період, коли нюховий, слуховий і зоровий аналізатори дитинча вже досить дозріли для сприйняття і диференціювання об'єктів зовнішнього світу і утворення численних умовних рефлексів. В першу чергу у дитинчати формуються **харчові умовні рефлекси**, які забезпечують повноцінний акт харчування в той час, поки дитинча ще знаходиться в гнізді.

У міру вдосконалення рухів дитинча починає відділятися від матері і побратимів, виходити з гнізда, аби обстежити навколишній простір. Правда, далеко від гнізда він ще не відходить. У цей час активно виявляються вроджені **орієнтовні реакції**, починають формуватися умовні **оборонні рефлекси**. У цей період у дитинчат вже можуть вироблятися умовні рефлекси на будь-які сигнали зовнішнього і внутрішнього середовища, але швидкість їх утворення і тривалість збереження ще невеликі. У міру свого розвитку підростаюче дитинча починає все більше і більше контактувати з іншими членами сім'ї. На нього обрушується маса нових вражень, він повинен навчитися орієнтуватися в навколишньому світі, поступово зрозуміти, чого потрібно боятися, а чого - ні. У цей період дитинчата ще сильно прив'язані один до одного і до свого лігва. Найважливішим моментом у формуванні їхньої поведінки в цей період стає формування вміння спілкуватися один з одним. Тому він є **періодом первинної соціалізації** (деякі автори називають його **першим періодом соціалізації**). Цей період має особливе значення для видів, які зберігають сімейні відносини протягом досить тривалого часу.

У цуценят домашніх собак та інших псових цей період починається, коли вони досягають приблизно місячного віку. До цього моменту основні фізіологічні функції сформовані, але триває інтенсивне зростання тварини і молочне вигодовування. У цей період нервова система дитинча найбільш піддається впливам як сприятливих, так і несприятливих впливів середовища. Різко підвищується їх рухова активність. Формується характерний для виду добовий ритм рухової активності. У міру підвищення активності дитинчат збільшується і кількість подразників навколишнього середовища, що впливають на них. У зв'язку з цим різко посилюється і дослідницька діяльність у вигляді **орієнтовно-дослідного рефлексу**, названого І. П. Павловим "що таке?". При дії будь-яких подразників цуценята насторожуються, піднімають вуха, голову, підходять до нових предметів, лижуть їх, беруть в рот, гризуть. Маніпулювання з навколишніми предметами - найважливіша умова подальшого вдосконалення різноманітних навичок. Рухові вправи благотворно впливають на розвиток органів руху і на роботу серця, легенів, мозку тварин.

Для нормального розвитку дитинчати необхідне отримання якомога більшої інформації та контакти зі всілякою різноманітністю навколишнього середовища. Обмеження рухів і різного роду *сенсорна депривація* в цей період веде до затримки розвитку і незворотних змін у формуванні поведінки. Виключно важливу роль в становленні психічної діяльності тварини і формуванні його соціальної поведінки виконує ігрова діяльність.

Активні контакти в вигляді гри і агресивних зіткнень між дитинчатами починаються дуже рано, часто ще до відкриття очей. Розвиток ігрової активності йде паралельно з удосконаленням рухової і орієнтовно-дослідницької діяльності. На даному етапі розвитку вони займають практично весь час неспання дитинчати. В процесі контактів з членами сім'ї воно інтенсивно пізнає основні "закони гуртожитку". Спілкуючись зі своїми однолітками, дитинча освоює закони ієрархії. Це відбувається і під час спільних ігор, і під час боротьби за їжу, краще місце для відпочинку і т.д. Домінування у дитинчат в цей час носить характер "гойдалок": сьогодні - один, завтра - інший, залежно від їх фізичного стану та взаємовідносин з батьками, які іноді досить інтенсивно втручаються в ігри і конфліктні ситуації. Велику роль в регуляції поведінки зростаючого дитинчати грають позитивні і негативні емоції.

Дитинчата більшості видів в цьому віці зберігають стійкий контакт з батьками і побратимами і не видаляються на скільки-небудь значні відстані від гнізда. Таким чином, процес соціалізації на даному етапі розвитку зачіпає головним чином взаємини всередині сім'ї.

Життя виводкових птахів і зрілонароджених ссавців починається фактично саме з цього періоду онтогенезу. У птенцових птахів даний період відповідає тому часу, коли батьки ще продовжують опікувати і догодовувати пташенят, що вилетіли з гнізд.

Ювенільний період

Чим далі дитинча віддаляється від гнізда, тим з більшою кількістю живих і неживих подразників доводиться йому стикатися. Подальша соціалізація зачіпає вже взаємовідносини з іншими представниками свого виду, з представниками інших видів і всім різноманіттям навколишнього світу. Інакше кажучи, він вступає у велике співтовариство і повинен освоїти існуючі в ньому закони. Тривалість цього періоду також сильно відрізняється у представників різних видів. Цей період називається *ювенільним, підлітковим чи предадультним* (періодом, що передує дорослості). Він триває аж до періоду статевого дозрівання. В даний період дитинчата більшості видів перестають харчуватися материнським молоком. Вони починають здійснювати досить далекі подорожі від рідного гнізда, відвідувати сусідні території. У дитинчат змінюються зуби, і цей процес супроводжується цілим рядом фізіологічних особливостей. Формуються типологічні особливості темпераменту і характеру,

оборонні реакції. Йде підготовка до статевого дозрівання, що виявляється в "сексуальних іграх", що мають величезне значення для подальшого статевої поведінки. Особливо це стосується самців.

Цей період є природним продовженням періоду первинної соціалізації. Всі процеси, пов'язані з формуванням соціальної поведінки тварини, тривають. Однак якщо в попередній період дитинча освоює в основному правила поведінки в сім'ї, то під час ювенільного періоду воно повинне добре засвоїти норми поведінки в складному соціумі, в якому він має існувати протягом всього подальшого життя. Таким чином, період первинної соціалізації можна умовно порівняти з періодом дошкільного виховання дитини в сім'ї, а соціалізацію в ювенільний період - з вихованням і складним "притиранням" взаємовідносин в середній школі. В силу цього ювенільний період часто називають періодом соціалізації (в деяких посібниках він називається **другим періодом соціалізації**), оскільки саме в цей час відбувається формування взаємовідносин підростаючого дитинча з його соціальним оточенням.

Формування типологічних особливостей

У дитинчат в цей період відбувається формування типологічних особливостей. У ранньому віці все дитинчата поводяться дуже схоже - вони контактні, грайливі, легко збуджуються і мають мало яскраво виражених індивідуальних рис. Так, наприклад, у цуценят відмінності основних властивостей нервової системи виявляються до кінця другого місяця життя, але найбільш чітко вираження вони набувають до трьох-чотирьох місяців. Аналогічний процес можна спостерігати і у дитинчат інших видів.

Юнацька обережність. На початку ювенільного періоду у більшості дитинчат починає проявлятися пасивно-оборонна реакція, яка різко змінює поведінку і визначає всі наступні характеристики вищої нервової діяльності. Пасивно-оборонна реакція у підростаючого дитинча - явище цілком закономірне. В цьому віці воно уже багато в чому самостійне, йому доводиться стикатися з багатьма об'єктами і явищами, які йому ще не знайомі. Обережність по відношенню до них цілком нормальна. Іноді таку пасивно-оборонну реакцію називають юнацькою обережністю. Поступово, у міру освоєння дитинчам закономірностей навколишнього світу, вона зменшується.

Угасання пасивно-оборонної реакції на незначні ознаки фактично аналогічно звиканню, яке забезпечує адекватність реакцій організму, усуваючи всі зайві, необов'язкові реакції, що не приносять відчутної користі і не зачіпаючи лише найнеобхідніші, що дозволяє економити масу енергії. Тварина здатна притерпітися до будь-яких впливів, з якими щодня зустрічається на своїй території, і не відгукуватися на них ні орієнтовною, ні оборонною реакцією, адаптуватися до товаришів по стаду і обмежити свої реакції лише дійсно необхідними, що виникають в їх присутності. Завдяки звиканню відбувається стандартизація суспільної поведінки будь-якого співтовариства тварин, що

одночасно призводить до загострення сприйняття найважливіших ключових стимулів.

Як показують численні експерименти, досить негативну роль для формування поведінки в цей період надає сенсорна і соціальна депривація. Вивчення формування оборонної поведінки собак показало, що цуценята, вирощені в ізоляції, проявляють виражену пасивно-оборонну реакцію по відношенню до всіх незнайомих предметів і явищ. Ступінь вираженості цієї реакції знаходиться в прямій залежності від збудливості і врівноваженості нервової системи тварини. Інтенсивне ознайомлення зростаючого дитинча з усім розмаїттям середовища проживання в цей період вкрай необхідно.

У ювенільний період інтенсивно продовжується і подальше освоєння дитинчатами різноманітних прийомів спілкування.

Роль гри в процесі розвитку поведінки. Виключно важливу роль в становленні психіки і розвитку соціальної поведінки тварини має ігрова діяльність. Ігри дитинчат і молодих особин дуже різноманітні і охоплюють всі сфери поведінки тварини в ході її дорослішання. На певному етапі онтогенезу основна частина всього комплексу поведінки підлітка складається з ігор. Зокрема, саме з цієї причини ювенільний період онтогенезу іноді називають ігровим. Добре розвинена ігрова поведінка спостерігається у тварин з досить високим рівнем розвитку психіки. Повною мірою її можна спостерігати у ссавців і у птахів з високим рівнем психічного розвитку.

В ході гри молода тварина набуває різноманітну інформацію про властивості і якості предметів в навколишньому середовищі. Це дозволяє конкретизувати, уточнювати і доповнювати накопичений в процесі еволюції видовий досвід стосовно до конкретних умов життя особини. Важливо підкреслити, що будь-яке маніпулювання, особливо ігрове, завжди включає в себе дослідний компонент. Ігрове маніпулювання предметами особливо стимулюється появою нових або маловідомих об'єктів. Розвиток рухових особливостей пов'язаний з дослідженням навколишнього середовища. Можна сказати, що дедалі більше накопичення інформації про компоненти середовища є функцією розвитку рухової активності, орієнтація якої в часі і просторі в свою чергу здійснюється на основі цієї інформації. Саме в цьому знаходить своє вираження єдність моторних і сенсорних елементів поведінки, що розвиваються в ході гри.

Дитинча може грати поодиночі. При цьому воно хапає різні предмети в зуби, переносить з місця на місце, пробує на зуб, підкидає в повітря, шкребе лапами. Такі ігри називаються *маніпуляційними*. У процесі таких ігор тварина знайомиться з властивостями предметів, опановує руховими і дослідницькими навичками.

Часто дитинча починає бігати нарочито швидко, описуючи безліч зигзагів, здійснюючи високі стрибки. Це - *локомоторні ігри*, їх основне призначення - формування рухових навичок і освоєння законів руху. Вони можуть бути і

одиначними, і груповими. До ігор такого типу відносяться різні форми ігрової боротьби, спільні пробіжки, ігри в "хованки", "догонялки". Таким чином тренується майбутня мисливська поведінка. Тварини бігають один за одним, міняючись місцями, затаюються, ховаються і шукають один одного, борються, люто гарчать при цьому. Іноді одне дитинча захоплює в зуби предмет і, тікаючи, пропонує своїм побратимам оволодіти ним. Таким же чином цуценята і дорослі собаки часто грають з людьми, пропонуючи різноманітні іграшки, палки та м'ячики, а потім стрімко тікаючи з ними. Ігри такого роду носять назву *трофейних*.

Групове поведінка у тварин формується значною мірою в процесі гри. Цю роль виконують *спільні ігри*. Під ними слід розуміти такі ігри, при яких мають місце узгоджені дії хоча б двох партнерів. Спільні ігри зустрічаються тільки у тварин, яким властиві розвинені форми групової поведінки. Велике значення має гра і для становлення ієрархічних відносин. Так, цуценята і лисенята вже в 35-45-денному віці починають демонстративно нападати один на одного з ознаками домінування та залякування. Їх соціальні ролі при цьому постійно змінюються. Поступово цуценята відпрацьовують мову міміки і жестів, пози домінування і підпорядкування, які мають велике значення для дорослих собак. Пізніші, ритуалізовані форми спілкування виникають на їх основі.

Узгодженість діяльності ігрових партнерів ґрунтується на взаємній вродженій *сигналізації*. Ці сигнали виконують функцію ключових стимулів ігрової поведінки. Це - специфічні пози, рухи, звуки, що оповіщають партнера про готовність до гри і "запрошують" його прийняти в ній участь. У дитинчат псових запрошення до гри здійснюється за допомогою особливої ("ігрової") манери наближення до партнера, що супроводжується специфічним розгойдуванням голови з боку в бік, пригинанні донизу передньої частини тулуба, його розгойдуванням або невеликими стрибками з боку в бік на очах у партнера, підняттям передньої лапи в сторону партнера і т.п. У дитинча, яке "заграє", одночасно з'являються поздовжні складки на лобі, а вушні раковини звернені вперед. Не менш важливими є сигнали, що запобігають серйозний результат ігрової боротьби, що дозволяють тваринам відрізнити гру від "не ігри". Без подібного попередження про те, що агресія "несправжня", ігрова боротьба може легко перейти в справжню. Ці сигнали явно споріднені позам і рухам умиротворення при справжніх сутичках дорослих тварин, вони головним чином і створюють загальну ігрову ситуацію.

На прикладі тварин різних видів показано, що дитинчата, які вирости в ізоляції і позбавлені можливості грати, ставали нездатними до соціальних контактів, їх поведінка була сильно спотворена. При спільному вирощуванні дитинчат різних видів, наприклад на майданчиках молодняка в зоопарку, вони віддають перевагу іграм з особинами свого виду, але при їх відсутності можуть виникати компенсаторні ігри з представниками інших видів і з людиною. Тому

для нормального розвитку подальшої поведінки дитинчати, що росте наодинці, необхідно забезпечити максимально близьких за віком партнерів для ігор.

Виховання дитинчат батьками

Фактично, ювенільний період - найскладніший для дитинчат більшості видів, оскільки саме в цей час вони готуються до самотійного життя. У цей час дитинча розвивається і фізично, й інтелектуально. Воно дуже активно пізнає світ і вчиться адекватно на нього реагувати. У підлітковий період дитинча виявляється в положенні слоненяти з казки Р. Кіплінга "Чому у слоненяти довгий ніс": його виховують все. Наприклад, дорослі собаки карають цуценя за неадекватні дії, вони можуть збити його з ніг, страшно гарчати, але зазвичай не кусають. Цікаво, що часто вони демонструють перебільшені пози домінування і залякування, не завдаючи, проте, цуценятим фізичної шкоди. Кішка, якщо вона член собачої зграї, коли нахабний щеня набридне їй своїми докучаннями, може прийняти загрозливу позу і вдарити його лапою, не випускаючи при цьому когтів. Сенс цих перебільшених дій полягає в тому, щоб дитинча їх краще засвоїло і надовго запам'ятало. Щеня в такій ситуації голосно верещить і демонструє позу підпорядкування, гасячи тим самим агресію вихователя.

У природі або близьких до неї умовах дитинчата в цьому віці ще зберігають безпосередній контакт з батьками. Вони постійно стежать за поведінкою молодняку і часто спрямовують їх діяльність в потрібне русло. Так, конфлікти між дитинчатами, коли вони приймають характер справжньої бійки, тут же купіруються дорослими особинами. Іноді дорослі провокують напад всього виводка на дитинча, яке в чомусь "провинилося". Жваву московську магістраль переходила сімейна група собак, що складалася з пари дорослих собак і трьох цуценят трьох-чотиримісячного віку. Вся група стояла на узбіччі дороги, дорослі собаки уважно стежили за рухом транспорту. У той момент, коли машин стало мало, дорослі собаки почали рух через вулицю, так само вчинили і цуценята, точно копіюючи їх поведінку. В середині вулиці один з цуценят заметушився, втратив темп руху і опинився в небезпеці. На щастя, все закінчилося благополучно, і перелякане щеня наздогнало свою групу, буквально виринувши з-під коліс автомобіля. Дорослі собаки, що вже перейшли через вулицю, уважно спостерігали за тим, що відбувається, щенята не рухаючись сиділи поруч з ними. Коли щеня, що відстало, наблизилося до родичів, обидві дорослі собаки кинулися на нього, збили з ніг і, не завдаючи укусів, довго гарчали стоячи над ним. Потім вся група вирушила в потрібному їй напрямку: попереду йшла сука, за нею цуценя-невдаха, далі два інших цуценя, замикав похід кобель. У наявності був явно виховний акт.

Період статевого дозрівання

До цього моменту молоді ссавці в основному завершують період зростання. Завершується зміна молочних зубів на постійні. Удосконалюються і розвиваються регуляторні механізми і функціональні системи. У самців

починається сперматогенез, а у самок - оогенез. У собак це відбувається в середньому у віці 8-12 місяців. У тварин середньої смуги, сезон розмноження яких приурочений до весняного періоду, початок цих процесів може бути кілька відстрочений. Так, наприклад, більшість дрібних хижаків фактично стають дорослими і самостійними до настання осені, а їх статеві залози починають функціонувати лише перед сезоном розмноження, тобто в кінці зими.

У самок тварин, розмноження яких не носить сезонного характеру, статеве дозрівання може відбуватися в будь-який сезон. Зовні дорослішання тварин проявляється в тому, що вони починають інтенсивно мітити територію. До моменту статевого дозрівання ссавці більш-менш оволодівають навичками добування їжі, порятунку від небезпеки, пошуку притулку від негоди. Подальше вдосконалення цих форм поведінки триває і пізніше. Фактично в цей період відбувається становлення поведінки дорослої тварини і включення її в соціум. Це дає підстави розглядати даний період як третій **період соціалізації**. Великі зміни в цей період відбуваються в соціальній поведінці. До моменту завершення статевого дозрівання тварина повинна чітко засвоїти всі нюанси спілкування, вміти правильно використовувати сигнали домінування і підпорядкування, правильно реагувати на них. Змінюється і ставлення дорослих особин до молодняку. Якщо підростаючих дитинчат дорослі особини просто виховують, то з настанням статевої зрілості все змінюється. Молода тварина прагне зайняти все більш і більш високе місце в ієрархії і всерйоз визначити своє місце в сімейній групі. Н. Тінберген вивчав поведінку їзових собак Гренландії. Ці собаки живуть групами при стійбищах і виявляють добре виражену територіальність поведінки. Цуценята, що народжуються у цих собак, до настання статевої зрілості вільно переміщаються по всій території, заходять на чужі ділянки і спілкуються з однолітками і дорослими тваринами. Дорослі собаки не проявляють серйозної агресії по відношенню до сторонніх цуценят, хоча часом і виховують їх. Після настання статевої зрілості члени групи вже не допускають на свою територію сторонніх підлітків, вони повинні існувати в межах своєї ділянки. У разі непокори вони піддаються серйозному покаранню з боку господарів ділянки.

Зміна в поведінці з настанням статевого дозрівання дуже добре помітна на прикладі домашніх собак. Щеня, відібране від матері і потрапило в будинок до нового хазяїна, сприймає його як батька, а значить, і як ватажка зграї, його сім'ю - як свою зграю, а його будинок - як свій будинок. У нього відбувається соціалізація з людиною. Його стосунки з членами сім'ї починають складатися так, як якщо б він ріс в своїй собачій сім'ї. Він починає пробувати себе на терені ієрархічних взаємин, проявляє територіальність і т.д. Інфантильність, притаманна більшості собак, допомагає тому, що дитяча прихильність до батьків і повне підпорядкування ватажкові трансформуються в любов і вірність господарю.

У міру дорослішання велике щеня часто починає відчувати свою фізичну перевагу над людиною-вихователем і намагається завойовувати своє право на навколишню територію. Щеня - потенційний домінант намагатиметься встановлювати ієрархічні відносини з оточуючими. Якщо йому не дати відразу ж зрозуміти, що роль господаря як ватажка непохитна, то неминучі конфліктні ситуації. Якщо господар і члени його сім'ї покажуть йому, що його бояться, то подальше перебування такої собаки в будинку стає небезпечним для здоров'я, а іноді і життя оточуючих. Саме з цієї причини багатьом власникам доводиться розлучатися з великими собаками в однорічному віці. При цьому територіальні і ієрархічні домагання дрібних собак, оскільки вони не становлять прямої загрози для життя оточуючих людей, іноді навіть здаються власникові кумедними. В результаті серед дрібних собак частіше, ніж серед великих, зустрічаються злісні, що багато гавкають і кусають господарів. Необхідно враховувати, що хоча собака і починає визнавати членами зграї оточуючих її людей, в усі періоди онтогенезу їй вкрай необхідні соціальні контакти і з собаками. Відсутність їх веде до того, що собака стає нездатною до нормальних контактів із собі подібними, порушується її статеве поведінка, вона стає агресивною до всіх собак незалежно від статі або, навпаки, починає всіх панічно боятися. В результаті легко виникають і ненормальності в стосунках собаки з господарем.

Те ж саме відбувається і з іншими тваринами, наприклад домашніми копитними. Однак серед домашніх тварин йде постійний відбір на лояльність по відношенню до людини і керованість, тому при правильному вихованні вони стають цілком керованими і зберігають цю якість протягом подальшого життя.

У той же час вирощені людиною дикі тварини в міру дорослішання все більше і більше прагнуть проявити домінування над своїм вихователем і рано чи пізно виходять з-під контролю. З цієї причини історії, пов'язані з утриманням в домашніх умовах хижих тварин, дуже часто закінчуються трагічно.

Період статевого дозрівання виявляється дуже непростим і для дітей. Підліток відчуває себе дорослим, він всіляко намагається самоствердитися. Він починає чинити опір вимогам, які раніше охоче виконував, ображається і протестує, коли обмежують його самостійність, опікують "як маленького", контролюють, вимагають слухняності і т.п. У підлітка з'являється загострене почуття власної гідності, він усвідомлює себе людиною, якого не можна пригнічувати, принижувати, позбавляти права на самостійність. Він обмежує права дорослих, хоче розширити свої вдачі і всіляко претендує на рівноправність. Часом це призводить до тяжких конфліктів з оточуючими, і особливо з членами своєї сім'ї. Саме в цей період відбувається перехід від характерного для дитинства типу відносин дорослого і дитини до якісно нового, специфічного для спілкування дорослих людей. Біологічною основою таких змін в поведінці людини служить становлення гормонального фону, що відбувається в період дорослішання.

Становлення статевої поведінки

Під час ювенільного періоду велике місце в поведінці дитинчат займають *сексуальні ігри*, в процесі яких відбувається тренування окремих компонентів цього складного поведінкового акту. Вивчення впливу умов, в яких вирощувалися дитинчата раннього віку, на подальшу статеву поведінку показало, що для формування нормальної статевої поведінки тварин необхідний контакт з однолітками в цей період. Експериментально показано, що самці щурів потребують для виконання відтворювальної функції в ранньому ігровому спілкуванні з іншими щурятами. У цих іграх містяться основні рухові елементи дорослої самцової поведінки. У норку самці навчаються нормальному спілкуванню з шлюбним партнером в ході спільних ігор з 10-тижневого віку.

Особливо чітко значення спільних ігор дитинчат для подальшого життя особини проявляється у мавп. Про згубні наслідки позбавлення молодих мавп можливості грати з однолітками (або іншими тваринами) переконливо свідчать експерименти багатьох дослідників, зокрема Харлоу і його співробітників. Як і у інших тварин, ці порушення виявляються у дорослих особин насамперед в їх нездатності до нормального спілкування з собі подібними, особливо з статевими партнерами.

Величезну роль для формування нормальної статевої поведінки грає *правильне статеве закарбовування*. Воно забезпечує майбутнє спілкування з статевим партнером. Тварина вчиться розпізнавати відмітні ознаки майбутнього статевого партнера ще на ранніх етапах постнатального розвитку. При цьому відкладення типових ознак статевого партнера має відбутися у дитинча в такому вигляді, в якому вони постануть перед ним уже в дорослому, статевозрілому стані.

В основному цей процес має місце у самців, які в образі своєї матері і сестер відображають характерні ознаки самок свого виду. Цьому значною мірою сприяє те, що до настання статевої зрілості, а іноді і до сезону розмноження молоді самці і самки більшості видів мають практично однакову зовнішність. Більш того, у багатьох видів самці набувають ознак статевого диморфізму тільки під час шлюбного періоду. Так, наприклад, у самців куликів-турухтанів в цей час відростають пишні, яскраво забарвлені коміри з пір'я. Весь інший час вони практично не відрізняються від самок. Після сезону розмноження втрачають своє райдужне забарвлення качури багатьох видів качок. Таким чином, саме в той час, коли підростає молодняк, всі представники даного виду виявляються максимально стандартизовані.

Процес статевої зйомки на відміну від фіксації образу матері і об'єкта проходження триває досить довго. Іншими словами, статеве закарбовування має досить розтягнутий чутливий період. Так, було показано, що у самців диких качок чутливий період статевої фіксації простягається від 10-го до 100-го дня з моменту вилуплення, але оптимальний термін обмежений 10-40 днями. Якщо

протягом цього терміну пташеня чоловічої статі бачило тільки самку іншого виду, то після досягнення статевої зрілості воно буде доглядати тільки за самками цього виду, залишаючи без уваги качок свого власного виду. Ще більш чіткі результати дають досліди з заміною кладок, при яких пташенята з самого народження вирощуються прийомними батьками. Цим користуються експериментатори для отримання міжвидових гібридів.

Феномен статевої фіксації описаний і у ссавців. Однак, судячи з усього, у них чутливий період починається з періоду фіксації образу матері. У багатьох видів ссавців міжвидові схрещування, подібно до птахів, виявляється можливим тільки при вигодовуванні самця самкою іншого виду. Можливо, це пов'язано з тим, що для ссавців провідну роль в процесі розмноження відіграє хемокомунікація.

Статеве відкладення відіграє колосальну роль для забезпечення репродуктивної ізоляції в природі. Але, з іншого боку, для рідкісних видів воно може виявитися і пагубним. Так, наприклад, у самця виду, який має невисоку чисельність, що виріс в нечисленному виводку, може легко статися статеве закарбовування образу самки більш масового виду. В подальшому такий самець виявиться приреченим на безшлюбність, оскільки він не буде реагувати на самок свого виду, а самки іншого виду його відкидають. Це може привести до подальшого зменшення чисельності рідкісного виду.

У тварин, вирощених в штучних умовах, часто об'єктом статевої фіксації опиняється людина. Ця обставина часто виявляється нездоланною перешкодою при спробі отримання потомства рідкісних тварин в зоопарках.

Отже, головна особливість статевої фіксації полягає в тому, що остаточний результат виявляється лише з великою відстрочкою, тому що тварина вчиться розпізнавати відмітні ознаки майбутнього статевого партнера ще на ранньому етапі постнатального розвитку. В основному статеве закарбовування спостерігається у самців, причому характерні ознаки їх матерів фіксуються у них в якості "зразків" самок свого виду. Отже, на вроджене впізнавання загальних видоспецифічних ознак накладається розпізнавання ознак самки свого виду.

Формування материнської поведінки

Статеве відкладення можливо і у самок. Так, було показано, що самки диких качок, вирощені з самцями іншого виду, в подальшому також надавали статеву перевагу саме їм, а не самцям свого виду. Однак у самок статеву поведінку в значно більшій мірі визначається вродженими механізмами і більш складним навчанням. Зокрема, численні експерименти на мавпах показали, що самки, вирощені в штучних умовах, виявляються неспроможними здійснювати нормальну турботу про новонароджених. Подружжя Харлоу виростили без матерів 55 мавп. Коли вони стали статевозрілими, лише одна мавпа проявила інтерес до статевого партнера. Серед 90 інших мавп, вирощених з допомогою

манекена, тільки чотири стали батьками, та й вони дуже погано ставилися до своїх дитинчат. Деякі з них весь час проводили, сидючи на одному місці, в повній байдужості до оточуючих. Інші брали дивні пози або неприродно звивалися. Відсутність материнської турботи відклало на них відбиток на все життя.

У ранньому дитинстві дитинчата макак резусів більшу частину часу проводять на руках у матері, тісно притулившись до неї в положенні живіт до живота. У цей період головну роль грають дві групи рефлексів. До першої відносяться рефлекси, пов'язані з годуванням, а також реакція "чіпляння" і, можливо, інші рухові рефлекси, що допомагають дитинчаті триматися біля соска (наприклад, прагнення дертися вгору). До другої групи належать рухові реакції, які допомагають дитинчаті встановити і зберігати положення живіт до живота. Однак подібна поведінка дитинчат була б абсолютно неефективною, якщо б не було пасивного або активного сприяння з боку матері. Мати заколисує, годує молоком, обшукує своє дитинча, утримує його біля себе і повертає, якщо воно відійшло далеко. В експериментах І. Харлоу було показано, що ця поведінка визначається власним досвідом матері в ранньому віці. У мавп, що виростили з штучними дротяними "матерями", адекватної материнської поведінки не розвивається. Можливо, дитинчата резусів навчаються дізнаватися свою матір протягом перших двох тижнів життя.

Розпад сімей

У міру того як молоді особини стають все більш самостійними, батьківська прихильність до них поступово слабшає. Поступово відбувається збільшення індивідуальної дистанції між батьками і підростаючим дітьми. Зрештою батьки починають відганяти від себе дитинчат, прискорюючи тим самим їх перехід до самостійного життя, який у різних видів настає в різний час. Молоді дикі свині залишаються при матері до досягнення ними статевої зрілості, молоді тигри - аж до наступної течки матері, що відбувається тільки через два-три роки. Довго тримаються з батьками вовчі виводки.

Самка бурого ведмеда ходить з ведмежатами протягом усього літа і разом з ними залягає восени в барліг. Сім'ями зимують бабаки. До наступної весни залишаються при матері дитинчата рисі, видри і багатьох інших щодо великих звірів.

Розпад сімей дрібних видів відбувається вже до осені або ще раніше. Так, у мишоподібних гризунів виводки розпадаються через 1-2 місяці після народження дитинчат. Терміни розпаду сімей в значній мірі залежать від забезпеченості кормом. Велика кількість кормів віддаляє розпад сімей. У міру виснаження харчових ресурсів в районі нори опікувані більше батьками молоді песці, лисиці все більш подовжують свої мисливські вилазки, подовгу затримуються далеко від пори і, нарешті, зовсім розлучаються з нею. У

початковий період самотійного життя молоді звірки дуже необережні, і значна частина їх стає здобиччю хижаків або гине з випадкових причин.

У тундрових песців ранній розпад сімей у зв'язку з недоліком кормів - звичайне явище. Молоді звірятка, які втратили піклування батьків і мало ще пристосовані до самотійного існування, часто голодують, погано розвиваються і в великому числі гинуть. Відповідно до високих вимог до кормової бази великі сім'ї, як правило, розпадаються швидше дрібних. У багатьох видів ссавців розпад сім'ї починається з відходом самки, слідом за тим розбрідається і виводок. Таким чином, молоді тварини переходять до самотійного життя в різному віці.

Розселення молодняка

Розпочавшись з безладних пересувань, розселення поступово може набувати спрямованість і перетворюватися в міграції. Велика рухливість популяцій багатьох видів, обумовлена розселенням молодих, постійне перемішування особин, що походять з різних виводків, має істотне біологічне значення. Перш за все, це є запобіганням близькоспорідненого схрещування (інбридинг). Розселення дає можливість найбільш повно освоювати всі придатні для життя виду ділянки і забезпечує відносно рівномірний розподіл особин і пар в подібних за умовами біотопах.

Період морфофізіологічної зрілості

Фізіологічна зрілість у тварин настає з *першої тічкою* у самок і початком *стійкого сперматогенезу* у самців. Розвиток статевих залоз стимулюється гонадотропним гормоном гіпофіза. Статеві гормони в крові дитинчат з'являються досить рано і обумовлюють "сексуальні ігри". Поступове зростання їх рівня в крові сприяє початку повноцінного сперматогенезу. Інтенсивне виділення гіпофізом гонадотропного гормону загальмовує і поступово припиняє ріст тварини. Однак у багатьох тварин, що живуть в групах, ці процеси можуть бути тимчасово пригнічені гормональними або психічними впливами з боку домінантних особин.

Періодизація онтогенезу у копитних

Розглянуті нами періоди розвитку типові для незрілонароджених ссавців, і перш за все для хижаків сімейства собачих. З більшими чи меншими відмінностями ми знаходимо такі ж періоди формування і у інших ссавців. Наприклад, у копитних тварин період новонародженості триває всього дві-три години. З копитних найдовший цей період у верблюда: верблюденята народжуються дуже слабкими, і період новонародженості у них розтягується іноді до двох-трьох діб. Період соціалізації починається у верблюденят у віці одного-двох тижнів, коли малюк активно грає з товаришами. Ювенальний період, перехідний в період статевого дозрівання, у копитних триває приблизно з двох місяців до року. В однорічному віці більшість дитинчат залишають матір, але верблюденята і лошата залишаються з нею ще на рік, а то й на два. Період

юності закінчується у копитних до початку розмноження, що настає у самок зазвичай в півтора-два роки, а у самців на рік пізніше. Період молодості особливо надовго затягується у самців, яких старші члени стада не підпускають до самок. Це характерно для гірських баранів, коней, антилоп та інших тварин. Період зрілості закінчується у різних копитних приблизно до 8-10 років, а у коней і верблюдів розтягується і до 15-17 років. Потім настає старість.

Вроджене і придбане в поведінці

При аналізі будь-якого прояву психічної діяльності постійно постає питання про вроджені і придбані компоненти поведінки. Що ж отримує особина в спадок від попередніх поколінь в генетично фіксованому природженому вигляді і чому вона повинна навчитися в порядку придбання індивідуального досвіду?

В середині минулого століття психологами бурхливо обговорювалася проблема вродженого і придбаного у поведінці, а також питання пріоритету першого або другого. В даний час досить переконливо показано, що і ті, і інші компоненти взаємозумовлені і завжди присутні в поведінкових реакціях. При цьому визначити відносну частку вроджених і набутих елементів в поведінковому акті можливо далеко не завжди. Таким чином, в цілому питання про пріоритети з порядку денного знято. Проте відгомони історичних дискусій іноді виявляються і на сторінках спеціальних статей, і в навчальних посібниках. Це питання є і у вимогах до обов'язкового мінімуму змісту по зоопсихології та порівняльній психології Державного освітнього стандарту. У зв'язку з цим ми вважаємо за потрібне ще раз нагадати читачам про взаємодію вроджених і набутих елементів у формуванні поведінки в онтогенезі.

Вроджене впізнавання

Кожне дитинча, щойно з'явившись на світ вже має деякий комплекс вроджених реакцій, що дозволяє йому відразу ж після народження адекватно реагувати на навколишнє середовище, що особливо важливо для зрілонароджених тварин. Ці поведінкові акти здійснюються за наявності певних стимулів зовнішнього середовища - **релізерів**, або ключових подразників. Вроджену реакцію на ключовий подразник К. Е. Фабрі назвав ***вродженим впізнаванням***. Так, дитинчата, що народилися сліпими, в перший же день після народження орієнтуються в просторі по тактильним роздратуванням і таким чином знаходять джерело їжі - соски матері. На кожний легкий дотик вони реагують рухом в бік подразника: при подразненні переднього кінця голови переміщуються вперед, при дотику до спини або хвоста повертаються назад.

У копитних, які народжуються зрячими, найбільше значення для появи харчової реакції має зорова і слухова рецепція, хоча вони також реагують на загальний для всіх ссавців подразник - дотик мордочки до теплої поверхні. Особливо сильним подразником для них є затемнення над головою, що викликає характерну рухову відповідь, який полягає в закиданні голови, смоктальних рухах і виділенні слини. Вроджена реакція на затемнення над

головою дозволяє зрозуміти всю послідовність поведінки новонародженого при першому акті смоктання у копитних. Відразу після пологів вівця-матка починає облизувати ягня. При цьому вона через деякий час стає над ним. Це викликає затемнення над головою, ягня закидає голову і "знаходить" сосок. Таким чином порушується і координується перший акт смоктання у зрілороджених тварин. Крім зорового, велику роль відіграє тактильне роздратування бічних поверхонь тулуба і анальної області ягняти. Механічне подразнення цих частин тіла також викликає закидання голови і харчову реакцію.

Подібні сформовані до моменту народження рефлексорні акти мають місце у багатьох видів копитних, така ж реакція спостерігалася у новонародженого жирафа.

Пологи і поведінку матері та новонародженого добре демонструють чіткий комплекс уроджених поведінкових реакцій. Л. М. Баскин переконливо показує це на прикладі північних оленів.

"Наступні за північним оленем. Ми бачимо, як у однієї з важенок здалися копитця передніх ніжок оленяти. Мати, до цього спокійно паслася посеред стада, намагається усамітнитися, виходить на край стада. Почалися перші перейми. Оленуха то лягає, то встає. Перейми все частіше. Показалася голова. ми чуємо перший крик малюка, хоча він ще становить з матір'ю одне ціле. ще кілька хвилин, і теля падає на сніг. з того часу, як ми помітили ніжки, пройшло всього півгодини.

Мати вилизує свого малюка. Навколоплідні рідини, якими він вимазаний, мають сильний запах, дуже привабливий для матері. Сусідній олень, зацікавлений запахом, потягнувся до оленяти, але мати зараз же атакувала його рогами. Отже, запах теляти - перша "ниточка", яка зв'язала його з матір'ю.

Мати та з оленятко одні. Сусідні олені пішли вже вперед, Ніщо не загрожує малюкові, але мати безперервно кричить. Малюк їй майже не відповідає, тому створюється враження, що Важенку змушує кричати якась внутрішня потреба. Через дві години вона кричить все рідше і, нарешті, змовкає. У чому ж сенс цього концерту? Ми зрозуміємо це, коли побачимо через кілька годин, як оленятко впевнено відрізняє голос матері від голосу інших оленів. Між матір'ю і оленям встановився звуковий зв'язок.

... Спостерігаючи за формуванням відносин матері і оленяти, ми переконалися, що цих двох тварин об'єднує тільки набір вроджених реакцій. Ніякого елемента свідомої участі матері в долі оленяти немає. Ми взяли малюка на руки. Мати в двох кроках дивиться прямо на нього, але не впізнає, бігає навколо, нюхає сліди. А зміна невелика, - оленятко не стоїть на снігу, а його підняли вгору. Поруч з нашою піддослідною парою трапилося нещастя - у Важенки народилося мертве оленя. Пробуємо підсадити наше оленятко до названої матері - вона охоче його прийняла, лиже. Якщо зробити таку спробу з Важенкою, у якої загинув оленятко шести і більше годин від роду, експеримент буде невдалим: Важенка добре розрізняє запах свого і чужого малюка.

Спостереження показують, що це пов'язано з часом першого годування. Саме запах молока (їм забруднена головка оленяти) і запах фекалій допомагають Важенці впізнати свого".

Навчання в процесі онтогенезу

Відразу ж після народження вроджена поведінка починає удосконалюватися, що допомагає організму дитинчати пристосовуватися до навколишнього середовища. Цей процес здійснюється за рахунок різних форм навчання. Формування навичок, що відносяться до різних форм навчання, на певних етапах онтогенезу відбувається неоднаково, і самі навички можуть виконувати різні функції.

Основні форми навчання в природних умовах. Необхідно нагадати про них, оскільки їх роль у формуванні поведінки в процесі навчання у дитинчат починається практично з народження. Не позбавлене елементів навчання навіть вроджене впізнавання. Воно завжди збагачується, коригується або перебудовується в результаті придбання раннього досвіду, яке проявляється в різних формах постнатального навчання. Так, наприклад, пташенята курячих птахів, спочатку однаково реагують на кожен рухомий об'єкт, що з'являється над ними, незабаром навчаються розпізнавати безпечні об'єкти. Це відбувається шляхом звикання: після неодноразового затаювання у відповідь на появу безпечного об'єкта (листа, нешкідливої птиці і т.п.) ця реакція слабшає і, нарешті, зовсім зникає. Таким чином, ми маємо тут справу з уточненням, диференціюванням вродженого впізнавання шляхом придбання раннього досвіду. Результатом цього процесу є в даному випадку диференційоване розпізнавання безпечних об'єктів.

У перших, швидко виникаючих поведінкових зв'язках між оленихою і оленям полягає великий сенс. Слідування оленяти за матір'ю і безпомилкове впізнавання матір'ю свого дитинчати сприяють виживанню оленяти в стаді. Формуються ці зв'язки на основі фіксації - імпринтингу.

Імпринтинг

Закарбовування іноді кваліфікують як **перцептивне навчання**, спрямоване на розпізнавання "незнайомого" на додаток до "знайомому", тобто вроджене пізнання. Результати зйомки, як уже говорилося, відрізняються винятковою міцністю, необоротністю. Особливо чітко імпринтинг проявляється в **реакції прямування**, найбільш типової для копитних. Ця вроджена реакція є основою утворення стадних відносин, але в найперших днів життя вона забезпечує контакт з матір'ю, яка змушена пересуватися в процесі пасіння. Ще Д. Сполдінг встановив, що при реакції прямування об'єктом зйомки може бути не тільки будь-який представник даного виду, а й інша тварина або людина і навіть неживої, але рухливий об'єкт. Важливо лише, щоб це був перший об'єкт, побачений в життя, який пересувається. Зазначена вище незворотність зйомки проявляється у надзвичайній міцності реакції прямування: об'єкт зйомки

практично не може в цій якості замінюватися іншим об'єктом, і переучування на інший об'єкт, як правило, можливе лише в спеціальних лабораторних умовах - і то лише з великими труднощами.

Біологічне значення імпринтингу особливо велике для виводкових птахів і зрілонороджених ссавців. Поки птах насиджує яйця, сидячи на гнізді (а більшість виводкових птахів гніздиться на землі), він практично непомітний для оточуючих, звуків зазвичай не видає і слідів на землі не залишає. Після вилуплення пташенят все помітно змінюється, і гніздо виявляється демаскованим. Тому для збереження життя виводка дуже важливо, щоб пташенята швидко покинули гніздо. Але при цьому вони повинні триматися щільною зграйкою і слідувати за матір'ю. Аналогічна ситуація виникає і після народження копитних. На землі залишаються залишки плодових оболонкок, навколоплідних вод. Їх запах привертає увагу хижаків, тому самка намагається якомога швидше відвести дитинча від місця пологів. Дуже важливо, щоб дитинча як прив'язане слідувало за матір'ю.

Швидке запам'ятовування образу матері і формування реакції прямування є важливими факторами, що сприяють виживанню молодняку.

Головною особливістю імпринтингу, що відрізняє його від інших видів навчання, є те, що він відбувається на протязі дуже короткого критичного періоду онтогенезу. Якщо в цей період дитинча не зустрічається з об'єктом зйомки, то імпринтингу не відбувається зовсім.

Натуральні умовні рефлекси

Ще однією групою навичок, які виникають дуже швидко при зустрічі з біологічно значущими подразниками, наприклад, з певною їжею, типовим для виду джерелом небезпеки, місцем, відповідним для пристрою гнізда або гніздовим матеріалом, є так звані натуральні умовні рефлекси. Ці рефлекси характерні для тварини певного виду так само, як будова її зубів або забарвлення. До них відносяться стадний рефлекс, багато харчових, орієнтовні, теплорегуляційні і інші рефлекси.

Натуральні умовні рефлекси утворюються в певний період життя тварини, проте не мають такого короткого критичного періоду, як імпринтинг. Протягом перших тижнів виробляються навички **спілкування з тваринами свого виду (соціальні)**. У певний період життя тварини навчаються відрізняти їстівну їжу від непридатної. Найчастіше це відбувається при спостереженні за тим, як годується мати. Набуті навички зберігаються на все життя і змінюються з великими труднощами. Так, в 1960-і рр. близько п'яти тисяч північних оленів були перегнані з тундри Північної Камчатки на південь, в тайгову зону. В результаті майже всі ці олені загинули від голоду. За словами пастухів, вони вміли добувати корм лише з-під снігу, але не здогадувалися харчуватися лишайниками, які висять на деревах - одним з основних кормів в тайговій зоні.

Уявлення про натуральні умовні рефлекси пов'язані з розвитком ідеї про неоднорідність природних подразників як стимулів поведінки тварин. У дослідах Д. А. Бірюкова качки, які з великими труднощами запам'ятовують сигнали типу дзвінка, після двох-трьох повторів виробляли умовний рефлекс на рябь по воді, очевидно, що нагадував їм ляскання крил качки, що злітає з води. Д. А. Бірюков запропонував називати такі сигнали **адекватними подразниками**, підкреслюючи тим самим відповідність цих сигналів всьому настрою нервової системи даної тварини. Адекватні подразники визначають істотну частину поведінки тварин в природі. Будова тіла тварин і особливості їх органів почуттів еволюційно пристосовані до сприйняття і реагування на такі сигнали.

Дуже важливим фактором, що сприяє пристосуванню тварин до зовнішнього середовища, є те, що багато навичок утворюються не безпосередньо на основі індивідуального досвіду особини, а завдяки спостереженню за тим, що відбувається з іншими.

Опосередковане навчання

Майже у всіх видів ссавців і птахів, а також у багатьох видів риб має місце явище, яке ми називаємо опосередкованим навчанням: це взаємне навчання тварин, придбання ними при спілкуванні нових елементів поведінки, що підвищують стійкість, "надійність" популяції в боротьбі за існування. Часто навчання цього типу називають **навчанням методом наслідування, або імітаційним**. Опосередковане навчання зазвичай відбувається на основі вродженої здатності тварин до наслідування, часто підкріплюється певною сигналізацією і закріплюється пам'яттю. Можна говорити про два типи опосередкованого навчання, що постійно переплітаються і доповнюють один одного: навчання в несімейних групах тварин і навчання в сімейних групах.

Сигнальна спадкоємність

У постнатальному періоді найбільш важливим є навчання в сімейних групах. Навчання молодих тварин їх батьками, добре розвинене у птахів і ссавців, призводить до певної сімейної наступності поведінкових традицій, тому його називають **сигнальною наступністю**.

Це явище відбувається в результаті контакту поколінь і є чисто функціональною спадкоємністю пристосувальних реакцій. При цьому попередні покоління шляхом навчання передають наступним накопичену ними інформацію і відповідні особливості поведінки. Самі ці особливості не закріплені генетично, але наполегливо передаються потомству в силу наслідування батьками або за допомогою спеціальної сигналізації. Сигнальна спадкоємність стала як би додатковою ланкою між вродженими елементами поведінки, відносно стабільними, і індивідуально придбаними елементами, надзвичайно лабільними. Вона значно збагатила і вдосконалила поведінковий

комплекс тварин, об'єднавши досвід багатьох поколінь і сприяючи утворенню у них різноманітної і складної сигналізації.

Часто в основі подібного навчання лежить імпринтинг. Саме відкладення батьків і прагнення на якийсь термін їм підкорятися і наслідувати створюють міцну основу для сигнальної наступності. Далі слідує ціла система виховання цих молодих тварин, що включає наслідування, проходження, цілий ряд сигналів, а нерідко заохочення і покарання. У деяких хребетних тварин цей період навчання короткий, а у інших займає досить тривалий час.

У представників класу риб сигнальна спадкоємність, як правило, відсутня, хоча навчання в зграях ("групове навчання") поширене у них дуже широко.

У птахів сигнальна спадкоємність розвинена дуже сильно. Відомо, що майже всі їх види - і птенцові, і виводкові - виховують своїх пташенят, навчають їх. Це навчання охоплює такі широкі сфери життя, як захист від ворогів, харчування і добування їжі, політ, орієнтація, багато сигналів, особливості співу і т.п.

К. Лоренц описує особливості навчання пташенят у галок і робить висновок: "Тварина, що не обізнана від народження інстинктом про своїх ворогів, отримує від більш старих і досвідчених особин свого виду інформацію про те, кого і чого слід боятися. Це воістину традиція, передача індивідуального досвіду, набутих знань від покоління до покоління". Описуючи навчання пташенят батьками у птахів загону горобиних, А. Н. Промптов приходить до висновку, що "з покоління в покоління передається досить складний" арсенал "навичок, що складають біологічні" традиції виду", які не є спадковими, але в більшій своїй частині представляють як раз найтонші "врівноваження" організму з умовами середовища".

У виводкових птахів пташенята з першого ж дня життя усюди сліднують за матір'ю, наслідуючи їй, копіюючи її рухи і підкоряючись її сигналам. Таким чином, вони швидко освоюють об'єкти харчування і навчаються способам їх видобутку, навчаються розпізнавати своїх ворогів і затаюватися при тривожних сигналах самки.

У птенцових птахів можна виділити два періоди сигнальної спадкоємності. Перший - **початковий період** - від вилуплення до вильоту з гнізда. Це період навчання розпізнавання батьків і обстановки. Другий - **активний період**, коли пташенята, що оперилися, виходять з гнізда, навчаються літати і сліднують за батьками, підкоряючись їх сигналами. Саме в цей активний період у пташенят утворюється величезна кількість навичок і формуються основні риси поведінки дорослої птиці. При цьому батьки, звичайно, несвідомо, діють часто за певними програмами.

Багато рис в поведінці птахів, що входять в "видовий стереотип їх поведінки", формуються в онтогенезі на базі опосередкованого навчання і сигнальної спадкоємності. Це було добре показано на прикладі співу і деяких акустичних сигналів птахів, що мають в природі певний видовий стереотип.

Так, спостереження А. Промптова і Е. Лукиної показали, що у горобиних птахів, які відрізняються спрощеною піснею, наприклад зеленушки, вівсянки звичайної, лісового коника і ін., нормальне формування пісні відбувається без впливу з боку "вчителя". Однак у більшості видів птахів, що володіють більш складною піснею, вона не може скластися без імітації пісні дорослих самців свого виду. Для формування нормального співу необхідно, щоб пташеня з перших днів життя мало можливість чути співаючого неподалік самця. У вигодованців, які вирости в ізоляції, формується абортивний спів, який іноді дуже відрізняється від пісні особин свого виду. За відсутності поблизу співаючих самців ювенільне щебетання зберігається довго - до трьох років.

К. А. Вілкс і Е. К. Вілкс в 1958 р. провели величезну і надзвичайно цікаву роботу з масового перекладання яєць і пташенят одних видів птахів в гнізда інших видів. В результаті цієї роботи виявилось, що в ряді випадків з пташенят-самців надалі виходили як би "поведінкові гібриди": морфологічно вони володіли всіма ознаками своїх основних батьків, а їхні пісні відповідали пісням прийомних батьків. Так, одні мухоловки-форель співали як горихвістки, інші - як великі синиці, а треті - як пеночки-тріскачки. Хоча в природі ці пташенята як в гніздовий, так і в післягніздовий періоди мали можливість чути пісні багатьох птахів (в тому числі і птахів свого виду), але імітували вони, як правило, тільки прийомних батьків. Таким чином, у формуванні пісні досліджених співочих птахів вирішальною виявляється імітація. Цей процес відбувається головним чином після вильоту молодої птиці з гнізда, тобто в активний період сигнальної спадкоємності. Сформована ж в першому році пісня в наступні роки не змінюється.

Місцеві наспіви птахів різних регіонів являють собою результат навчання і створення місцевих акустичних сімейних ліній. Так, любителям пташиного співу добре відомі курські, орловські та воронезькі соловей.

Сигнальна спадкоємність у ссавців розвинена не в меншій мірі. Так само як і у птахів, вона починається з фіксації та реакцій слідування. Навчання батьками дитинчат описано для тварин, що відносяться до багатьох видів.

Велике біологічне значення має опосередковане навчання і для статевої і материнської поведінки.

При розвитку поведінки в онтогенезі навчання йде за двома нерозривно пов'язаним напрямками:

- • формування видоспецифічної поведінки;
- • накопичення індивідуального досвіду.

На цій основі німецьким вченим Г. Темброком були виділені дві спеціальні форми навчання тварин в природних умовах: облігатне і факультативне.

Облігатне навчання

Кожній тварині для життя в її природному середовищі життєво необхідний певний мінімум навичок. Вона повинна вміти добувати собі їжу і знати, які харчові об'єкти можуть становити її раціон, будувати собі притулки, уникати певних небезпек, вміти взаємодіяти з представниками свого виду і т.п. Всіма цими навичками зростаюче дитинча повинно опанувати до того моменту, коли воно стане самостійним. Комплекс подібних реакцій забезпечує **облігатне навчання**. Навички, які утворюються при облігатному навчанні, виробляються дуже швидко, часто буквально після першої зустрічі з потрібним подразником. До таких навичок належать імпринтинг і натуральні умовні рефлексі. Фактично в облігатному навчанні пов'язані в єдиний комплекс вроджена поведінка, вроджене впізнавання, імпринтинг і натуральні умовні рефлексі. Характерною ознакою облігатного навчання є також те, що воно може здійснюватися лише протягом певних, так званих чутливих, періодів онтогенезу. Однак, на відміну від критичного періоду імпринтингу, чутливі періоди для вироблення навичок, що входять в комплекс облігатного навчання, більш тривалі. Для облігатного навчання критичним періодом є фактично весь період онтогенезу до переходу дитинчати до самостійного життя.

Тварина з достатнім набором натуральних умовних рефлексів, складових облігатного навчання, вже підготовлено для того, щоб вижити. Однак на цьому його навчання аж ніяк не закінчується. Необхідний ще цілий ряд навичок, які деталізують знайомство тварини із середовища. Наприклад, всі звірі запам'ятовують характерні для даної місцевості способи видобутку корми, сезонні кормові угіддя, шляхи міграцій, способи порятунку від хижаків. Значна частина подібних навичок отримується в результаті наслідування батькам або іншим дорослим особинам.

Факультативне навчання та онтогенез

На відміну від облігатного, **факультативне навчання** являє собою придбання індивідуального досвіду, який залежить від приватних умов життя особини і не є необхідним для всіх представників даного виду в якості компонента їх інстинктивної поведінки. Воно носить суто індивідуальний характер і не приурочено до певних чутливих періодів. Найбільш чітко і часто факультативне навчання проявляється у вигляді різного роду навичок, що забезпечують індивідуально-пристосувальну діяльність. Воно модифікує, удосконалює і пристосовує видоспецифічну, вроджену поведінку до конкретних, часто випадкових, елементів середовища проживання особи.

Реальна поведінка тварин завжди є складним поєднанням цих категорій придбання індивідуального досвіду, і провести чітку грань між облігатним і факультативним навчанням не завжди можливо. Сучасне розуміння взаємовідносин вродженого і набутого в онтогенезі поведінки тварин виходить з визнання не тільки наявності, а й взаємозумовленості цих компонентів.

Процес онтогенезу поведінки відкривається нам у всій його складності і суперечливості як справді діалектичне формування якісно нового в результаті кількісних перетворень первинних функціональних станів організму, що розвивається.

Взаємопроникнення і різні поєднання безумовно- і умовно-рефлекторних елементів в онтогенезі поведінки спонукали Л. В. Крушинського висунути тезу про *унітарні реакції*, під якими він розуміє акти поведінки, які є подібними за зовнішнє вираження при різних способах їх формування. Унітарні реакції являють собою "єдині, цілісні акти поведінки, в яких об'єднані, інтегровані умовні та безумовні рефлекси", вони спрямовані "до виконання певного акту поведінки, що має різні шляхи здійснення та в той же час певний шаблон кінцевого виконання". Співвідношення умовних і безумовних рефлексів в унітарній реакції не строго фіксоване, а сама вона спрямована на виконання одиночної пристосувальної дії. В ході онтогенезу унітарні реакції інтегруються в формі багатоактної поведінки, пов'язаної із забезпеченням основних біологічних потреб організму. Ці форми поведінки не є простою сумою унітарних реакцій, а володіють гнучкою структурою, що дозволяє тварині пристосовуватися в процесі свого розвитку до всіляких умов життя.

Словник термінів: онтогенез, періоди розвитку, метаморфоз, стадія личинки, схеми періодизації, ембріональне навчання, пренатальний період, постнатальний період, ембріональний період внутрішньоутробний період, період новонародженості, період змішаного вигодовування, період статевого дозрівання, період морфологічної зрілості, ювенільний період, неонатальний період, ранній постнатальний період, ігровий період, підлітковий період, предадультний період, реакція скупивання.

Питання до семінару:

У чому полягає принципова відмінність процесу онтогенезу, у тварин, які мають стадію личинки, і у тих, які її не мають?

Перерахуйте основні періоди онтогенезу хребетних тварин.

Охарактеризуйте кожен з періодів онтогенезу.

Що таке ембріональне навчання?

Яким шляхом здійснюється взаємодія між організмом матері і плодом у ссавців?

Розкажіть про способи контактів птахів з пташенятами до їх вилуплення.

У чому полягає преадаптивне значення ембріонального поведінки?