

Перцептивная психика

- Качественный скачок в развитии психики и поведения животных происходит на следующей, *перцептивной* стадии. Ощущения здесь объединяются в образы, а внешняя среда начинает восприниматься в виде вещественно оформленных, расчлененных на детали в восприятии, но образно целостных предметов, а не отдельных ощущений. В поведении животных с очевидностью выступает тенденция ориентироваться на предметы окружающего мира и отношения между ними. Наряду с инстинктами возникают и более гибкие формы приспособительного поведения в виде сложных, изменчивых двигательных навыков.
- Весьма развитой оказывается двигательная активность, включающая движения, связанные с изменением направления и скорости. Деятельность животных приобретает более гибкий, целенаправленный характер. Все это происходит уже на низшем уровне перцептивной психики, на котором, по предположению, находятся рыбы, другие низшие позвоночные, некоторые виды беспозвоночных и насекомые.
- Следующий, высший уровень перцептивной психики включает высших позвоночных: птиц и некоторых млекопитающих. У них уже можно обнаружить элементарные формы мышления, проявляемого в способности к решению задач в практическом, наглядно-действенном плане. Здесь мы отмечаем готовность к научению, к усвоению способов решения таких задач, их запоминанию и переносу в новые условия.
- Наивысшего уровня развития перцептивной психики достигают обезьяны. Их восприятие внешнего мира носит, по-видимому, уже образный характер, а научение происходит через механизмы подражания и переноса. В такой психике особо выделяется способность к практическому решению широкого класса задач, требующих исследования и манипулирования с предметами. В деятельности животных выделяется особая, ориентировочно-исследовательская, или подготовительная, фаза. Она заключается в изучении ситуации прежде, чем приступить в ней к практическим действиям. А.Н. Леонтьев называл данный уровень развития психики «уровнем интеллекта».
- У обезьян наблюдается определенная гибкость в способах решения, широкий перенос однажды найденных решений в новые условия и ситуации. Животные оказываются способными к исследованию и познанию действительности независимо от наличных потребностей и к изготовлению элементарных орудий. Вместо челюстей органами манипулирования становятся передние конечности, которые еще не полностью освобождены от функции передвижения в пространстве. Весьма развитой становится система общения животных друг с другом, у них появляется свой язык.

Низший уровень развития перцептивной психики

- Перцептивная психика является высшей стадией развития психического отражения. Напомним, что эта стадия характеризуется, по Леонтьеву, изменением строения деятельности - выделением содержания деятельности, относящейся к условиям, в которых дан объект деятельности в среде (операции). По этой причине мы встречаемся здесь уже с подлинными навыками и восприятиями. Предметные компоненты среды отражаются уже как целостные единицы, в то время как при элементарной сенсорной психике имело место отражение лишь отдельных их свойств или суммы последних. Предметное восприятие обязательно предполагает определенную степень обобщения, появляются чувственные представления.
- Разумеется, перцептивная психика, свойственная огромному числу животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития, обнаруживает в конкретных своих проявлениях большие различия. Поэтому необходимо и на этой стадии развития психики выделить отдельные уровни, из которых здесь первоначально будет рассмотрен низший.
- На этом уровне находятся прежде всего высшие беспозвоночные - головоногие моллюски и членистоногие (по меньшей мере - высшие). Характеристику рассматриваемого уровня психического развития мы дадим на примере насекомых - центрального класса типа членистоногих. (Кроме насекомых к членистоногим относятся ракообразные, паукообразные, многоножки и некоторые мелкие группы.) Насекомые - самый многочисленный класс животных как по количеству видов, так и по количеству особей. Насекомые обитают повсюду на суше (во всех климатических зонах) - как на поверхности, так и в почве, во всех пресных водоемах, а также в воздухе, поднимаясь на высоту до двух километров.

Низший уровень стадии перцептивной психики

Характеристика уровня психического отражения

Ощущения объединяются в образы, а внешняя среда начинает восприниматься в виде вещно оформленных, расчлененных на детали в восприятии, но образно целостных предметов, а не отдельных ощущений.

Особенности поведения, связанные с данным уровнем

Деятельность животных приобретает более гибкий, целенаправленный характер. Развитая двигательная активность, включающая движения, связанные с изменением направления и скорости.

Виды живых существ достигших этого уровня развития

Рабы, другие низшие позвоночные, некоторые виды беспозвоночных и насекомые.

Центральная нервная система

- В соответствии со сложной и высокодифференцированной организацией двигательного аппарата находится и сложное строение центральной нервной системы насекомых, которую, однако, мы можем здесь охарактеризовать лишь в самых общих чертах.
- Как и у кольчатых червей, основу всей нервной системы составляют у насекомых метамерно расположенные ганглии, связанные друг с другом межсегментными нервными стволами. Эти стволы сближаются у большинства насекомых настолько, что образуют (хотя бы внешне) одну непарную нервную цепочку. Одновременно имеет место и слияние последовательных метамерных ганглиев.
- В связи с отчетливо выраженной цефализацией в головном отделе слившиеся ганглии образовали мощный головной мозг в виде сложно устроенного надглоточного узла, в котором различают три отдела: протоцеребрум, дейтоцеребрум и тритоцеребрум. Передний отдел, протоцеребрум, развит сильнее остальных. Особое внимание заслуживают находящиеся в нем так называемые грибовидные (или стебельчатые) тела - ассоциативные и координирующие центры. В наибольшей степени они развиты у насекомых с особенно сложным поведением - у пчел, прежде всего рабочих особей, и муравьев. С протоцеребрумом связана и пара очень крупных и сложно устроенных зрительных долей, иннервирующих сложные глаза. Дейтоцеребрум (средний отдел головного мозга) иннервирует усики, тритоцеребрум иннервирует область рта и, кроме того, тесно связан с симпатической нервной системой. Вообще для насекомых характерна большая концентрация нервных элементов. Такая концентрация повышает возможности управления отдельными системами органов и поднимает общий морфофизиологический уровень организма как целостной единицы.
- Нервная система, и в частности головной мозг, устроена у разных членистоногих, однако, весьма различно. Существенные различия обнаруживаются между низшими и высшими представителями даже в пределах классов, а иногда и отрядов. Так, например, отношение размеров мозга к объему туловища равняется у майского жука 1:3290, у муравья - 1:280, а у пчелы - 1:174.
- На очень высоком уровне развития находится нервная система головоногих моллюсков, в корне отличаясь от таковой других моллюсков. Особенно это относится к их весьма сложно устроенному головному мозгу. Обращает на себя внимание исключительная концентрация мозговых ганглиев: ганглии слились воедино и образовали общую околопищеводную массу. Основания зрительных нервов образуют громадные вздутия - оптические ганглии, которые своими размерами нередко превосходят сами церебральные узлы.
- Нервы, отходящие от мозга к эффекторам, достигают очень большой мощности - до миллиметра и больше в диаметре, что в 5-10 раз превышает толщину нервов большинства позвоночных! Этим обеспечивается значительно большая скорость проведения нервных импульсов, чем у низших моллюсков. Соответственно огромной величине глаза исключительно развит и зрительный нерв. Выдающийся советский гистолог А. А. Заварзин показал большое сходство тонкого гистологического строения оптических центров головоногих и позвоночных.
- Таким образом, мы видим, что глубокие различия между элементарной сенсорной и перцептивной психикой находят свое воплощение и в структуре нервной системы уже на низшем уровне перцептивной психики.

Движения животных находящиеся на низшем уровне развития перцептивной психики

- Огромное разнообразие "экологических ниш", занимаемых насекомыми и другими членистоногими, обусловило, естественно, развитие весьма различных форм приспособления в области строения и поведения этих животных. Наиболее существенным и характерным для эволюции членистоногих, особенно насекомых, было завоевание новой среды обитания - суши. Членистоногие - первые наземные животные в истории земли. Переход на сушу был сопряжен с развитием особых органов передвижения - конечностей в виде сложных рычагов, состоящих из отдельных, соединенных суставами члеников, по которым членистоногие и получили свое название. Такие сложные рычаги (их аналогами являются конечности наземных позвоночных) наилучшим образом служат для передвижения по твердому субстрату путем отталкивания от него. Членистоногие в состоянии передвигаться по суше почти всеми возможными способами (ползание, ходьба, бег как по горизонтальным, так и по вертикальным поверхностям, прыгание, передвижение в толще грунта). В воде членистоногие плавают, ныряют, ползают и даже бегают по поверхности воды.
- У насекомых, кроме того, в связи с переходом к жизни в воздушной среде впервые появился и совершенно новый способ передвижения - полет с помощью крыльев. Насекомые способны развить в полете очень большую скорость: у некоторых стрекоз она достигает 90 километров в час, у самца овода - даже 122 километра в час. Поистине поразительна частота взмахов крыльев у многих насекомых. Так, мотылек делает лишь 9 ударов в секунду, пчела же - 190, а комнатная муха - 330, но у некоторых мух и перепончатокрылых скорость вибрации крыльев достигает до тысячи ударов в секунду. Столь быстрые движения и соответственно частоты мышечных сокращений не наблюдаются ни у каких других животных.
- Соответственно и крылевая мускулатура насекомых отличается исключительно сложным устройством: она состоит из множества различно располагающихся мышечных пучков, частично-действующих как антагонисты. Большую сложность обнаруживают и другие отделы мышечной системы.
- Вообще у насекомых (не считая крылевой мускулатуры насекомых) различают следующие отделы мышечной системы: мышцы туловища, заведующие его движениями; мышцы конечностей, с помощью которых движется вся конечность по отношению к туловищу; мышцы отдельных члеников конечностей; мышцы внутренних органов.
- Как видно, мускулатура насекомых отличается высокой степенью дифференцированности и специализированности. К тому же, подавляющее большинство их мышц - поперечнополосатые. Количество отдельных мускулов исключительно велико - полторы тысячи и более. Внушительна и сила мышц: насекомые способны таскать предметы, иногда в сто раз превышающие их собственный вес. В целом, как отмечал Догель, у членистоногих мышечная система беспозвоночных достигает "апогея своего развития" как в морфологическом, так и в физиологическом отношении.

Насекомые

Дальнейшее развитие и усложнение сегментарной нервной системы наблюдается у высших беспозвоночных животных - насекомых.

По сравнению с червями и моллюсками, у них усложняется внешнее и внутреннее строение тела, которое делится на голову, грудь, брюшко, появляются крылья, конечности и т.д.

Соответственно и в единстве с этим усложняется и совершенствуется нервная система. Узлы, имеющие отношение к одной какой-нибудь части тела, сливаются вместе и образуют нервные центры.

Наряду со специализацией нервных центров, развиваются механизмы, координирующие их взаимосвязь и взаимозависимость.

Особенно усложняется головной узел, воспринимающий зрительные, обонятельные, осязательные и другие раздражения и регулирующий движения конечностей, крыльев и других органов.

Головной узел у насекомых увеличивается и усложняется в зависимости от разнообразия жизнедеятельности. Так, например, у рабочих муравьев он значительно больше и сложнее, чем у самцов и самки, хотя относительные размеры тела у этих муравьев меньше, чем у самки.

Особенности строения головного ганглия обусловлены узкой специализацией и малой подвижностью самцов и самки и значительно более разнообразными активными формами поведения рабочих муравьев. Многочисленные исследования детально выявили своеобразие ощущений у насекомых.

У насекомых имеются разнообразные рецепторы весьма сложного строения. У них хеморецепция дифференцирована на обонятельную и вкусовую. У представителей ранее рассмотренных типов беспозвоночных (кишечнополостных и червей) обоняние и вкус слиты.

Нервная система пчелы

- У насекомых — нервная система часто осложняется благодаря слиянию ганглиев, приуроченных к голове, груди, брюшку, в результате образуются головные, грудные и брюшные узлы. Особенное развитие получает головной узел, связанный с органами чувств: зрением, обонянием, осязанием.
- Передняя часть надглоточного ганглия насекомых является зрительной частью, от нее идут нервы, направляющиеся к глазам, задняя часть — обонятельная, от средней части переднего ганглия идут нервы к усикам, а также отходит окологлоточная комиссура, связывающая надглоточный ганглий с подглоточным ганглием, который иннервирует роговые части и находящиеся на них вкусовые органы. Особенно важной частью переднего отдела головного ганглия насекомых являются «грибовидные», или «стебельчатые» тела; по-видимому это важные ассоциационные центры, особенно хорошо развитые у колониальных насекомых (муравьев, пчел, ос, термитов), обладающих сложными инстинктами.
- У полиморфных насекомых (пчел, муравьев), т. е. разделяющихся на самцов, рабочих и маток — плодущих самок, — замечается наибольшее развитие грибовидных тел у рабочих, меньшее — у маток и еще меньшее, почти рудиментарное состояние их у самцов.
- Установлено, что при переходе одиночных перепончатокрылых насекомых к жизни в сообществе, т. е. при осложнении условий их существования, усиливается развитие их грибовидных тел.
- У насекомых имеются разнообразные рецепторы весьма сложного строения. У них хеморецепция дифференцирована на обонятельную и вкусовую. У представителей ранее рассмотренных типов беспозвоночных (кишечнополостных и червей) обоняние и вкус слиты.
- Вкусовые рецепторы, или густорецепторы насекомых, приурочены главным образом ко рту, но у некоторых групп мух и у бабочек вкусовоспринимающими поверхностями являются кончики лапок.
- Густорецепторы лапок, прикоснувшихся к вкусовым предметам, дают сигналы, которые позволяют легко дифференцировать, например, сладкую жидкость, от неподслащенной воды, однако порог различения сладкого у мух в 20 раз ниже, чем у человека. Насекомые различают четыре вкусовых качества: сладкое, горькое, соленое и кислое.

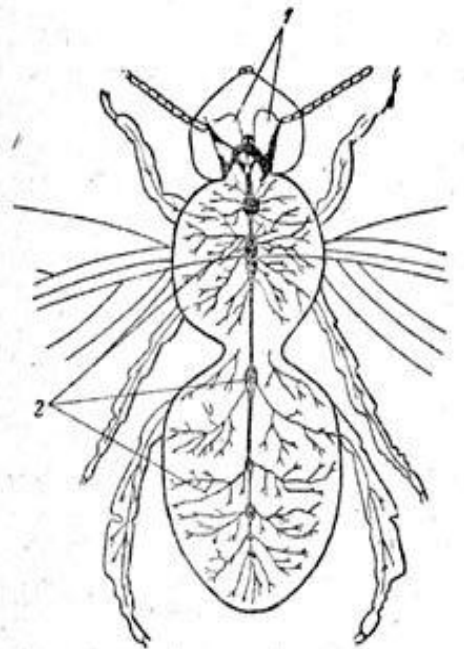


Рис. 9. Нервная система пчелы

Сенсорные способности насекомых, таксисы

Специфические условия, в которых живут насекомые, далеко идущее приспособление к ним двигательной активности при обилии и разнообразии качественно весьма различных агентов среды, управляющих их поведением,- все это обусловило появление у данных животных многих, и притом своеобразно устроенных, органов; чувств.

Таксисы

Таксисы (от греч. taxis – порядок, расположение) — инстинктивная форма пространственной ориентации животных, в соответствии с которой они начинают двигаться либо по направлению к благоприятным, жизненно необходимым элементам окружающей среды (положительные таксисы), либо от неблагоприятных (отрицательные таксисы).

Выделяют:

- фототаксисы как реакции на свет,
- хемотаксисы на химические раздражители,
- термотаксисы на температурные изменения,
- геотаксисы на силу тяжести,
- гидротаксисы на течение жидкостей.

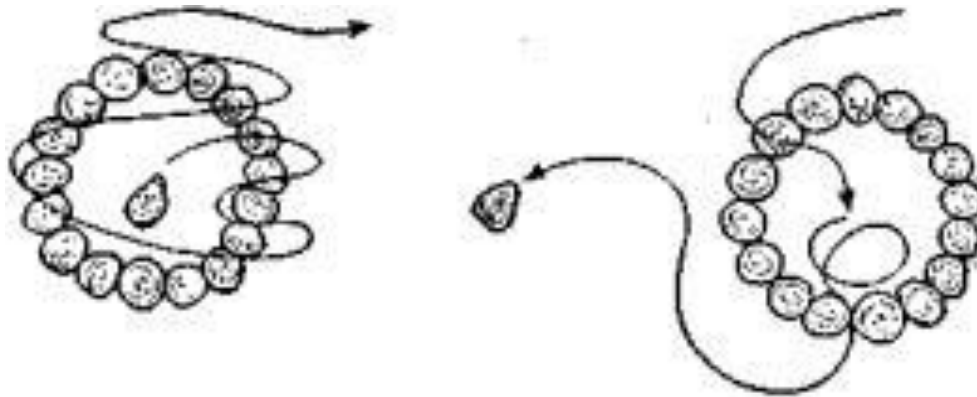
Для одноклеточных и многих низших многоклеточных животных характерны ортотаксисы как реакции на ускорение или замедление передвижения и клинотаксисы как реакции на изменение направления передвижения на определенный угол.



Таксисы насекомых

- Для ознакомления с таксисами у насекомых рассмотрим в качестве примера фототаксисы. Эти таксисы (положительные или отрицательные) встречаются у насекомых прежде всего в виде тропо-, тело- и менотаксисов, хотя не утратили своего значения и примитивные таксисы. Так, например, положительные и отрицательные клинотаксисы с четко выраженными маятнико-образными поисковыми движениями играют ведущую роль в оптической ориентации у многих личинок мух. Тропо- и телотаксисы связаны у них друг с другом многими переходными формами. У взрослых насекомых чаще всего встречаются, однако, четко выраженные телотаксисы. Как правило, тропотаксисное движение очень скоро переходит у них в телотаксисное. У комаров и вшей преобладает тропо-таксисная ориентация движения.
- Менотаксисы, относящиеся к более сложным формам ориентации, встречаются у высших насекомых (муравьев, пчел, бабочек, жуков). Немецкий исследователь поведения насекомых М. Линдауер выделяет здесь следующие четыре случая: 1) угол фиксации источника света случаен (муравьи, жук-навозник); 2) угол фиксации является врожденным (некоторые бабочки); 3) угол фиксации сообщается особями одного вида друг другу ("танцы" пчел, информирующие об угле ориентации по положению солнца); 4) угол фиксации выучивается в индивидуальном порядке. Последний случай можно уже отнести к высшей категории таксисов - мнемотаксисам (выученная ориентация), которые широко распространены среди позвоночных, но также встречаются у высших насекомых (пчел, ос, муравьев).
- Необходимо, однако, подчеркнуть, что и в тех случаях, когда ориентация осуществляется на основе других фототаксисов, поведение насекомых одновременно определяется рядом дополнительных факторов. Например, доказано, что у многих насекомых характер их фототаксисного поведения сильно видоизменяется в зависимости от температуры воздуха, времени дня, физиологического состояния и т. д. Хорошо известно, что муха не реагирует на свет, пока спокойно летает по комнате. Но стоит начать ее преследовать, как у нее сейчас же "просыпается" положительный фототелотаксис: она быстро направляется к источнику света, к окну.
- Аналогичным образом насекомые реагируют на разнообразные механические, температурные, химические и оптические раздражения, на силу тяжести, и соответственно у них встречаются во многих различных формах тагмо-, рео-, анемо-, гидро-, гео-, термо-, хемо-, фото- и другие таксисы.

Мнемотаксис у роющей осы *Philanthus* (опыт Тинбергена)



После отлета осы кольцо из шишек вокруг норки было перемещено в сторону. После возвращения оса ищет норку внутри кольца и находит ее лишь после- повторных облетов

Обоняние у насекомых

Обоняние и осязание насекомых связано с особой так называемой топахимической чувствительностью.

Осязательные органы чувств, или тангорецепторы, у членистоногих находятся в усиках, антеннах и щупальцах.

У насекомых, в частности у тараканов, усики играют не только роль хеморецепторов, но и тангорецепторов: тараканы с отрезанными усиками не в состоянии правильно ориентироваться в пространстве.

Хеморецепция — именно запах — играет большую роль, особенно у колониальных насекомых — пчел при опознавании чужих особей. Если, например, в один из ульев, не имеющих пчелы-матки, посадить матку из другого улья, то пчелы ее тотчас же убивают; если же пересаживаемую пчелу предварительно продержать в улье пчел-хозяев, изолировав в маленькой клеточке, где она примет запах гнезда хозяев, то чужая пчела может быть посажена в гнездо безнаказанно.

Дифференцирование по запаху своих от чужих характерно и для муравьев. Чужака-муравья, попавшего в гнездо муравьев-хозяев, после ощупывания его усиками, обычно изгоняют или убивают. Если же враждующим муравьям из разных семей отрезать усики, они мирно сожительствуют в одном гнезде. Хеморецепция насекомых играет большую роль и при распознавании полов. По запаху бабочки-самцы находят бабочку-самку даже в том случае, если последнюю посадить в коробку.

У муравьев обоняние, как и зрение, играет большую роль. Обоняние помогает муравьям ориентироваться в пространстве при нахождении пути к гнезду после выхода из него. Когда же они теряют обонятельные следы, то пользуются зрением, руководствуясь направлением солнечных лучей.

Некоторые бабочки-самки (например, тутового шелкопряда) особенно пахучи, и оказалось, что к одной из таких бабочек, посаженной в коробку на 6,5 часов, слетелось 127 бабочек-самцов.

Хеморецепторы и у бабочек находятся на усиках, и если самцам бабочек отрезать усики, то они не находят самку.

Экспериментальное изучение обоняния у насекомых

Прекрасное развитие обоняния у насекомых известно из опытов Фабра, Фриша и других.

Жуки-могильщики и навозники издалика прилетают на приманку с большой быстротой и в большом количестве.

Некоторые насекомые (наездники) имеют такое острое обоняние, что находят под толстой корой дерева личинку другого насекомого и, прокалывая кору яйцекладом, откладывают в ней свои яйца.

Фабр наблюдал удивительное развитие обоняния у светляков. Крылатые самцы сотнями прилегли к бескрылым самкам, но когда Фабр прикрыл самок стаканом, то полеты прекратились. Эти же самцы собирались в пустой стакан, где раньше находились самки, на марлю, на вату и другие предметы, сохранившие запах самок.

Вкусовые ощущения у насекомых

- Вкусовые рецепторы, или густорецепторы насекомых, приурочены главным образом ко рту, но у некоторых групп мух и у бабочек вкусовоспринимающими поверхностями являются кончики лапок.
- Густорецепторы лапок, прикоснувшихся к вкусовым предметам, дают сигналы, которые позволяют легко дифференцировать, например, сладкую жидкость, от неподслащенной воды, однако порог различения сладкого у мух в 20 раз ниже, чем у человека. Насекомые различают четыре вкусовых качества: сладкое, горькое, соленое и кислое.
- Обонятельные рецепторы насекомых расположены на усиках, и если, например, отрезать усики у тараканов, то животные уже не могут находить подброшенную им пищу и погибают. Обонятельные рецепторы, как это доказано опытами Фриша, хорошо развиты и у пчел.
- Фриш сочетал посещение пчелами коробок, где помещалась подсахаренная вода, с дополнительным раздражителем — запахом эфирного масла: при этом оказалось, что в последующем пчелы летали в коробки только на запах, хотя поощряющая их пища не вкладывалась. На основании этих опытов Фриш пришел к заключению, что пчелы способны различать такие же разнообразные запахи, как и человек.
- Любопытные данные получены Миничем по *вопросу* о вкусовых ощущениях насекомых. Бабочки в его опытах всасывали воду с минимальным раствором сахара и отворачивались от такого же раствора хинина. При этом Минич установил, что вкусовые ощущения у бабочек во много раз острее, чем у человека, так как люди в таких же опытах растворов не различали.

Зрение у насекомых

- Большую роль в жизни насекомых играет зрение. В разном количестве у разных видов имеются простые одиночные глаза. Но главный орган зрения - своеобразный сложный глаз, получивший название фасеточного, так как его поверхность состоит из отдельных, четко ограниченных участков - фасеток. Каждой фасетке соответствует самостоятельный глазок - омматидий, изолированный от своих соседей пигментной прокладкой и функционирующий независимо от них. Общий внешний покров глаза образует над омматидиями утолщения, обозначаемые как роговица или роговой хрусталик и играющие роль диоптрического аппарата глаза. Каждый омматидий содержит 7-8 зрительных клеток, аксоны которых оканчиваются в оптических ганглиях мозга.
- Благодаря такому устройству сложных глаз в мозг насекомого передаются "мозаичные" изображения воспринимаемых предметных компонентов среды. Конечно, это не означает, что насекомое действительно видит окружающий мир в виде мозаики. В мозгу поступающие из отдельных омматидиев зрительные раздражения синтезируются в целостную картину, как это имеет место и у позвоночных? Все же нам очень трудно представить себе, как на самом деле видит насекомое.
- Еще в прошлом веке делались попытки установить путем фотографирования через фасеточные глаза четкость и дальность зрения насекомых и раков. Позже, в частности в 60-х годах нашего века, такие опыты повторялись, но едва ли возможно таким образом решить проблему, ибо, как известно, видит не глаз, а мозг. Насекомые, очевидно, весьма близоруки: ясное видение, например, бабочки крапивницы возможно лишь на расстоянии приблизительно 2-3 сантиметров. От объектов, расположенных дальше (уже начиная с 5-7 сантиметров), насекомые получают лишь расплывчатые изображения, но, очевидно, этого достаточно для их общей ориентировки в пространстве.
- На расстоянии пчела способна увидеть лишь объекты в сто раз большей величины, чем это необходимо для зрения человека. Отдельный цветок она увидит лишь тогда, когда она приблизится к нему вплотную. Все эти особенности зрения насекомых вполне соответствуют тому микроландшафту, в котором- живут эти животные.
- Острота зрения (разрешающая способность, т. е. способность видеть две сближенные точки) зависит у насекомых при прочих равных условиях, в частности, от количества омматидиев, которое, однако, сильно колеблется даже в пределах отрядов. Так, в отряде жуков это количество колеблется от трех-четырех десятков до нескольких десятков тысяч. У пчелы каждый глаз состоит приблизительно из четырех тысяч фасеток. Чем мельче фасетки, тем слабее в них освещение, но тем детальнее зрение. Особенно большое значение это имеет для предметного зрения. Кроме того, при более выпуклом глазе оси омматидиев сильнее расходятся, и в результате расширяется поле зрения. Одновременно суживается точка, видимая одной фасеткой, чем также увеличивается острота зрения.
- Наилучшим образом насекомые видят подвижные объекты или неподвижные предметы во время собственного движения. Пролетающая над лугом пчела, например, видит покачивающиеся на ветру цветы или же изображение неподвижного цветка скользит по ее фасеточному глазу. В любом случае это подвижное (расплывчатое) изображение заставляет ее спуститься вниз и обследовать растение с минимального, т. е. оптимального для зрения пчелы, расстояния.

Различение цветов у насекомых

- Что касается цветового зрения, то видимый ими спектр шире, чем у человека, так как его граница проходит в ультрафиолетовом секторе. Спорный вопрос о способности насекомых к восприятию красного цвета в настоящее время, очевидно, решен в положительном смысле (за исключением медоносной пчелы и некоторых других насекомых). Советский энтомолог Г. А. Мазохин-Поршняков считает, что вообще цветовое зрение у взрослых - насекомых представляет универсальное явление. По его данным, цвета различаются даже видами, активная жизнь которых протекает ночью.
- В экспериментальных условиях определенно доказана способность насекомых, в частности пчел, различать цвета. Границы цветного зрения пчел находятся между цветами с длиной волн 650—300 мμ.
- Но спектр, видимый пчелами, укорочен в красной части (по сравнению с таковым человека) и удлинен в сине-фиолетовой. Доказано, что пчелы различают четыре цвета: желтый, сине-зеленый, синий и ультрафиолетовый. Этот последний цвет не воспринимается человеческим глазом, а пчелы воспринимают его как самостоятельный цвет (муравьи также способны различать этот цвет). Но пчелы слепы на красный цвет, который различают бабочки, и если пчелы и посещают красные цветы, например мака, то этот цветок имеет для них ультрафиолетовую окраску. Цветы многих европейских растений, которые мы называем красными, на самом деле имеют пурпурную окраску и пчелам кажутся синими. Близкие цвета одной и той же половины спектра пчелы нередко смешивают, например, желтый и оранжевый с зеленым, синий — с фиолетовым и пурпурным. Особенно хорошо удавалось дрессировать пчел на голубой и синий цвета. Пчелы явно предпочитают при свободном выборе синий и пурпурный цвета. К тому же выводу еще раньше Фриша пришел и замечательный исследователь насекомых Джон Леббок.

Опыты Фриша с пчелами на различение цвета

- Различение цветов у насекомых подробно изучал Фриш.
- Он исследовал этот вопрос в опытах на пчелах, проводимых по следующей методике: картонные прямоугольники серого цвета различной яркости были помещены на столе в случайном порядке, и среди них - один цветной картон с подкормкой (сахарный сироп). Сначала пчелы садились равномерно на все поверхности, но через некоторое время они начали прилетать только на цветной картон. Затем был поставлен контрольный опыт. Все картонки были перемешаны, и подкормка удалена. Через 4 минуты после этого на цветной картон прилетело 280 пчел, а на всех серых было за это время только 3 пчелы.
- Экспериментируя с разного цвета листами, Фриш в конце концов установил, что пчелы способны различать голубовато-зеленый, фиолетовый, желтый, синий, пурпуровый (он не соответствует нашему понятию пурпурного, и Фриш назвал его «пчелиным пурпуровым») и ультрафиолетовый. Причем последний имеет, видимо, для пчел особое значение. Чтоб убедиться в этом, Фриш время от времени покрывал листы бумаги, на которые были приучены прилетать пчелы, прозрачным фильтром, не пропускавшим ультрафиолетовых лучей. И пчелы начинали путаться — зеленый или синий цвет уже становился для них каким-то иным.
- Таким же методом была выявлена способность пчел к различению формы.
- Вслед за опытами Фриша многие исследователи выявили способность насекомых к усвоению навыков. Тернер, например, приучил тараканов различать зеленые и красные листы картоны посредством электрических ударов на одном и подкармливания на другом листе картона. Применяя такой же метод, Шнейрля установил, что муравьи усваивают правильный путь в коридорах довольно сложного лабиринта. Шиманский так же доказал возможность образования навыков у тараканов при нахождении пути в лабиринте.

Опыты Фриша на различение форм с пчелами (рис.)

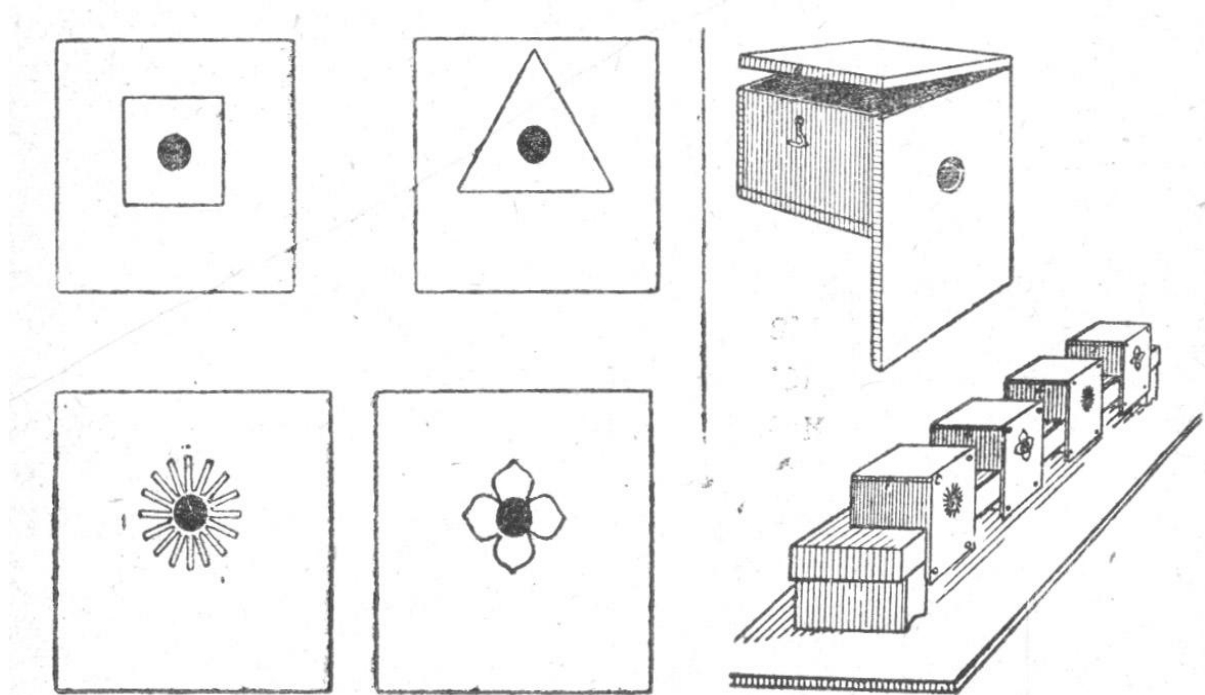


Рис. 10. Опыты Фриша на различение форм пчелами; справа — варианты эксперимента

Карл фон Фриш

Фриш (Frisch) Карл (р. 20.11.1886, Вена), немецкий (ФРГ) физиолог. Окончил Венский университет (1910). В 1910 защитил докторскую диссертацию. В 1914-18 работал в госпитале Красного Креста (Вена), в 1921-23 - в университете в Ростоке, в 1923-25 - в Бреслау (ныне Вроцлав), с 1925 - в Мюнхене, с 1950 профессор (с 1951 почётный профессор) Мюнхенского университета. Основные труды по изучению органов чувств у рыб и насекомых. Исследовал физиологические и биологические особенности пчёл. Широко применял методику образования условно-рефлекторных связей. В 1920-1922 опубликовал серию работ, получивших высокую оценку И. П. Павлова. В 1942 опубликовал классическую работу «Танцы пчёл», в которой расшифровал механизм передачи информации пчёлами, ориентацию пчёл, определение ими направления полёта, расстояния до цели и др. Нобелевская премия (1973; совместно с К. Лоренцем и Н. Тинбергеном).

Сочинения:

- * Фриш К. Из жизни пчел. (1966)
- * Фриш К. Из жизни пчел. (1980)
- * Фриш К. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. (1955)



Особенности «памяти» у насекомых

- Интересные материалы по вопросу об особенностях "памяти" у насекомых собраны крупным советским ученым В.А. Вагнером. Вагнер взял из шмелиного гнезда два десятка насекомых и унес их в закрытой коробке на несколько километров от гнезда. В разных местах эти шмели, предварительно помеченные различными красками, были выпущены. К вечеру Вагнер обнаружил всех шмелей в гнезде.
- Вопрос о том, является ли способность найти гнездо результатом запоминания или особым "чувством направления", окончательно не решен.
- В остроумных экспериментах Вагнера выяснены качественные особенности "памяти" у насекомых. Шмели, улетающие довольно далеко от гнезда, обычно всегда в него возвращаются, но в случаях перемещения гнезда на 1/2 метра, они его не находят. На основании этих данных Вагнер пришел к выводу, что насекомые запоминают не предметы, а направления, и что память у них не предметная, а топографическая (на место). В дальнейшем Бете произвел такие же опыты над пчелами. Оказалось, что пчелы не могли найти своего улья, который поворачивался исследователем на 90 градусов или отодвигался на 1 метр.
- Поведение насекомых главным образом складывается из инстинктов. Эта унаследованная форма сложного поведения дала основания к распространению различных мнений о разумной, целесообразной и вместе с тем загадочной и непонятной организации жизни таких существ, как насекомые.
- В действительности же ничего загадочного и разумного в инстинктивном поведении насекомых нет. Возникнув и закрепившись в процессе приспособления животных к условиям жизни, инстинкты проявляются приблизительно одинаково у особей одного вида.
- Шмели и пчелы, вылупившись из коконов, без всякой выучки или подражания строят из воска ячейки и соты точно так же, как и все особи данного вида.
- Кажущаяся разумной целесообразность инстинктивных действий опровергается множеством объективных наблюдений. Когда Фабр прокалывал внизу соты, из которых мед вытекал, то пчелы продолжали наполнять свои дырявые восковые ячейки. Жуки-могильщики, как известно, обладая прекрасным обонянием, издали слетаются к падали. Зарывая мертвую птицу, мышь и т.п. в землю, они затем откладывают на мертвое тело свои яйца.
- Фабр подвесил мертвого крота к перекладине на двух подставках так, что крот касался земли. Жуки прилетели на падаль, долго рыли под ней землю, но не сумели использовать добычу, так как они в своем поведении не вышли из системы обычных инстинктивных действий.

Предметное восприятие у насекомых

- Особый интерес представляет способность насекомых (и других членистоногих) к оптическому восприятию форм как необходимого компонента перцептивной психики. На уровне элементарной сенсорной психики различение форм еще невозможно.
- До недавнего времени считалось, что насекомые способны к восприятию формы, но лишь в специфических рамках. Эта специфика усматривалась в том, что в экспериментах насекомые, особенно пчелы, оказывались способными различать лишь фигуры, напоминающие по своим очертаниям цветы (например, кресты или звездчатые фигуры), простые же геометрические фигуры они в этих опытах не различали. Однако Мазохин-Поршняков (в работах, проведенных совместно с Г. М. Вишневской) показал, что пчел можно с полным успехом дрессировать и на такие фигуры, как треугольник, круг, квадрат, из чего он заключил, что пчелы способны распознавать фигуры непосредственно по их графическим признакам.
- О способности насекомых к распознаванию форм свидетельствуют и полевые опыты Тинбергена, в которых самки роющих ос обучались распознавать круг из сосновых шишек, выложенных вокруг входа в норку. После того как оса улетала за добычей, круг передвигался на 30 сантиметров в сторону. После возвращения оса искала норку сперва в центре круга (рис. 37). В следующих опытах к тому же шишки заменялись черными камешками, а вокруг норки выстраивался треугольник или даже эллипс из шишек, но оса тем не менее прилетала в круг, хотя из предыдущих опытов было известно, что оса вполне способна отличать камешки от шишек. Таким образом, пространственная ориентация осуществлялась здесь только по форме (кругу).
- Хотя у высших насекомых способность к предметному восприятию и не вызывает сомнения, в этом отношении они явно уступают позвоночным. Очевидно, это связано со специфическим строением органов зрения: разрешающая способность глаза зависит у насекомых от количества омматидиев. Чем их больше, тем выше эта способность, так как картина воспринимаемого объекта расчленяется на большее число точек. К тому же насекомые, как и другие членистоногие, очевидно, ориентируются преимущественно все же не по предметным компонентам среды как таковым, а по отдельным их признакам, как это имеет место на уровне элементарной сенсорной психики.

Общение и групповое поведение

- У высших беспозвоночных уже в полном объеме представлена категория поведения, которая, как было показано, только в зачаточной форме обнаруживается у некоторых представителей низших многоклеточных беспозвоночных.
- Речь идет об общении, которое у высших беспозвоночных проявляется иногда и в очень сложных формах подлинного группового поведения (в отличие от колониальной жизни, свойственной многим низшим беспозвоночным).
- Напомним, что общение, в точном значении этого термина, появляется только тогда, когда контакты между животными начинают осуществляться посредством специальных сигнальных действий.
- У головоногих моллюсков и членистоногих, особенно у насекомых, мы находим четкие системы коммуникации с передачей информации по разным сенсорным каналам. Это относится прежде всего к пчелам и муравьям, что, конечно, связано со сложной, высокодифференцированной структурой их сообществ и разделением функций между членами последних (распределение пищедобывательной, защитной и воспроизводительной функций между отдельными особями).

Общественные насекомые

Насекомые, ведущие общественный образ жизни (муравьи, термиты, осы, пчелы и некоторые другие), отличаются удивительно сложным поведением, огромным видовым разнообразием и высокой численностью во всех регионах Земли. Они достигли наиболее высокого развития среди беспозвоночных и играют очень важную роль в биосфере и далеко не безразличны в практическом отношении для человека. В этом классе имеется свыше миллиона видов, и было бы трудно ожидать одинакового уровня развития поведения у всех представителей данной группы. Мы рассмотрим только самый высокий уровень поведения, который показывает, что может быть достигнуто при наличии такой нервной системы, а также проанализируем связь между поведением и развитием нервной системы.

Общественные насекомые всегда привлекали внимание не только ученых-энтомологов, но и представителей многих других наук, натуралистов и даже писателей. Все дело в том, что колония общественных насекомых - это интереснейший объект для любой биологической науки от молекулярной биологии и генетики до экологии и теории эволюции. Поэтому исследования в русле социобиологии насекомых из года в год расширяются, привлекая к себе все больше специалистов из самых разных областей биологии.

У общественных насекомых чрезвычайно сложное поведение. Их поведение во многом напоминает поведение млекопитающих и даже иногда соперничает с ним, что *заставляет приписать насекомым разум и интеллект*. Экспериментальный анализ показывает, что насекомые очень сильно ограничены стимулом, т.е. они реагируют в стереотипной форме, в строгой зависимости от получаемого стимула. У высших форм насекомых имеется определенная пластичность поведения, и обучение у них достигает значительного уровня. Три особенности сделали возможным такое сложное поведение: наличие очень сложных органов чувств, которые позволяют осуществлять высокодифференцированную оценку окружающей среды; эволюция сочлененных придатков (суставных соединений) и их последующие преобразования в ноги и органы рта чрезвычайной сложности, делающие возможной исключительную манипулятивную способность; развитие мозга, достаточно сложного, обладающего необходимой интегративной способностью для организации огромного потока получаемой сенсорной информации и управления всеми движениями придатков. Многие в высокоорганизованном поведении общественных насекомых объясняется также врожденными реакциями на стимул. Например, чувство времени является у таких насекомых частью некоей системы "внутренних часов", которые регулируют периодическую активность многих животных. Однако визуальные ориентиры в окружающей среде являются приобретенными.

Поведение общественных насекомых

(на примере муравьев и пчел)

Поведение общественных насекомых включает в себя многие области. Основными из тех, которые удостоиваются внимания ученых чаще всего, являются коммуникация и социальные отношения.

Общественное поведение можно определить как взаимодействие двух или более индивидуумов и влияние одного индивидуума на другой. Например, скопление мотыльков вокруг лампы и мух на куске сахара является простым собранием индивидуумов, реагирующих на общий внешний стимул.

Ни одно звено цепи поведенческих актов насекомых не может обойтись без соответствующего механизма ориентации. В момент переключения с одного действия на другое неизменно используется и новый ориентирующий механизм, т.е. установка. Отправляясь на сбор нектара и пыльцы, пчела первоначально руководствуется целой серией ориентиров на местности, которые попадают ей на пути. Когда цветы-медоносы уже недалеко и насекомое видит их, ведущим стимулом оказываются очертания растений. На более близком расстоянии пчелу привлекает окраска венчиков, затем знакомый запах - зрительные и химические "путеводители пчел". Когда насекомое оказывается внутри цветка, вступают новые стимулы - запах нектара и ощущения от прикосновения к органам цветка. Роль каждого из этих стимулов состоит не только в том, чтобы вызвать очередную стадию в общей цепи действий и отключить предыдущую. Они одновременно заставляют действовать соответствующие механизмы ориентации с его целевыми установками.

Общение насекомых друг с другом (коммуникация) представляет собой комплексный процесс, включающий химические, слуховые, вибрационные, зрительные и тактильные стимулы.

Для изучения поведения общественных насекомых ученые чаще всего выбирают муравьев как самых активных представителей этого класса насекомых. Муравьи имеют исключительно сложные сообщества, состоящие из специализированных групп особей, которым свойственно культивация "грибных садов", "доение" тлей и изгнание чужаков из колонии.

Поведение муравьев в «социуме»

Семейство муравьев возникло в меловом периоде в условиях теплого или даже тропического климата. Наибольшее число видов этих насекомых и в настоящее время обитает в тропиках и субтропиках. Однако муравьи постепенно заселили также умеренные области Земли и проникли даже в районы с очень холодным климатом, достигнув зоны тундры. Изучением муравьев занимаются мирмекологи.

Хорошо известно, что рабочие особи муравьев, как и многих других общественных насекомых, могут очень тонко управлять яйцекладкой цариц и развитием личинок. Эта социальная регуляция может быть трофической, химической (феромонной) и поведенческой. Удалось доказать, что рабочие *Murgica rubra* и других видов муравьев эффективно контролируют развитие личинок и яйцекладку цариц. Когда короткодневные (т.е. содержащиеся при коротком дне в течение нескольких недель) рабочие кормят личинок и цариц, они "заставляют" их впасть в **диапаузу**.

Напротив, длиннодневные (т.е. содержащиеся при длинном дне) рабочие прекращают эту диапаузу, вызывая возобновление окукливания личинок и яйцекладки цариц даже в условиях короткого дня. Оказалось, что в специально сконструированных светоизолированных формикариях, где только выходящие из гнезда за пищей фуражиры подвергаются на "арене" воздействию того или иного фотопериода, эти муравьи способны передавать информацию о длине дня личинкам и царицам, индуцируя или прекращая их диапаузу. Когда две группы муравьев разделены двойной сетчатой перегородкой, не допускающей обмена кормом или тактильными стимулами, но пропускающей запахи, реактивированные длинным днем, муравьи из одной группы воздействуют на своих соседей, вызывая возобновление окукливания и яйцекладки.

Такой же эффект возникает, когда воздух из формикария с реактивированными рабочими поступает в группу диапаузирующих муравьев. Даже экстракты реактивированных рабочих вызвали прекращение диапаузы. В результате всех этих экспериментов было доказано существование выделяемого рабочими *Murgica rubra* нового для науки феромона-активатора. Функционирование такой сложной системы, как многовидовое сообщество муравьев, определяется характером поведения и взаимодействия особей на кормовом участке. Появляется всё больше данных в пользу того, что действие муравьев главным образом социально обусловлены. К настоящему времени известно о различных формах координации деятельности гнездовых рабочих, а также о способах добывания пищи и об особенностях ориентации.

Индивидуальное поведение муравьев

- Одна из наименее изученных сторон жизни муравьев - индивидуальное поведение особей и роль индивидуумов в жизни семьи. Среди немногих работ, посвященных изучению индивидуального поведения муравьев, большинство проведено в лабораторных условиях и посвящено, главным образом, функциональному разделению особей в семье и различиям в уровнях их активности. Наименее раздражимые особи несут обязанности, не требующие подвижности; другие выполняют работы, связанные с частой сменой задач и с постоянным активным движением.
- В естественных условиях индивидуальное поведение муравьев изучалось в плане функциональной дифференциации особей. Так, К. Хорстман выделяет среди внегнездовых рабочих три профессиональные группы: восходители на деревья, специализированные охотники на почве и сборщики строительного материала. Большинство муравьев таскают семена одно за другим, простираясь в густых зарослях, 8-9% срезают и тащат в гнездо целый стебелёк и лишь 1-2% сборщиков умеют сбрасывать зерна вниз с вершины холма.
- Наблюдения проводили в периоды высокой активности муравьев с момента выхода из гнезда до возвращения в него. Для статистической обработки отбирали "полные" рейсы, исключая муравьев, потерянных наблюдателями до возвращения в гнездо. Спектры поведенческих реакций муравьев во время рейсов весьма изменчивы. Однако можно выделить и присущие каждому муравью особенности. Характерно, что чем дальше муравьи отходят от гнезда, тем больший процент времени в их поведенческом репертуаре занимают ориентировочные реакции и меньший - контакт с другими муравьями. При повторных выходах на тот же маршрут доля ориентировочных актов уменьшается.

Способы передачи информации муравьями, обнаружившими пищу

- Г.М. Длусский систематизировал сведения, касающиеся способов передачи информации муравьями, обнаружившими пищу.
- Найдя источник пищи, разведчик совершает комплекс маркирующих движений - петлеобразные пробежки вокруг находки, которые иногда сопровождаются выделением следовых веществ или стредуляций.
- Комплекс маркирующих движений является следствием возбужденного состояния муравья и отсутствует у видов с низкой социальной организацией.
- В ответ на комплекс маркирующих движений разведчика может происходить самомобилизация фуражиров, которые включаются в процесс доставки пищи в гнездо. Это возможно только при достаточно высокой динамической плотности особей на кормовом участке.
- Возвращаясь в гнездо, разведчики могут оставлять или непрерывный пахучий след, или запаховые вехи.
- Известно, что в случае сложных механизмов мобилизации у некоторых видов используется комплекс сигналов. До недавнего времени для каждого вида муравьев описывали более или менее специфическую технику рекрутирования. Пока еще очень мало работ, в которых анализируется разнообразие способов передачи информации у одного вида.

Роль химической чувствительности в коммуникации муравьев

- У муравьев разные формы химической чувствительности играют, очевидно, большую роль, чем другие виды рецепции, и общение между особями осуществляется прежде всего по этому каналу: личинки муравьев выделяют специфические вещества, побуждающие взрослых рабочих особей кормить их по запаху, обитатели одного муравейника узнают "своих" и чужих". Даже о том, жив или мертв муравей, его сородичи узнают по специфическим выделениям.
- Согласование поведения обитателей муравейника происходит путем подачи и приема химических сигналов. Достаточно указать на химические средства муравьев (а также пчел и ос), выделение которых служит сигналом тревоги. Эти вещества выделяются муравьями в случае опасности и быстро распространяются по воздуху. Их восприятие вызывает у других муравьев ("солдат") защитную реакцию (готовность к нападению на врага), хотя источник опасности им еще не известен. Поскольку, однако, радиус действия такого сигнала, подаваемого одним муравьем (например, в случае вторжения в муравейник какого-либо насекомого), невелик, то он способен указать и место, откуда угрожает опасность. Чем больше эта Опасность, тем больше муравьев выделяют химические сигналы тревоги и тем больше, следовательно, особей призывается на помощь.
- По другим выделениям, оставляемым на субстрате в виде следа, муравьи узнают, куда, в какую сторону ушел их сородич. К тому же интенсивность такого пахучего следа указывает на количество пищи, обнаруженной в том месте, куда ведет след, тем более что, направляясь к муравейнику, муравьи наносят по пути пахучие метки лишь в тех случаях, когда они находили корм. При этом тем больше оставляется меток, чем больше обнаружено корма. Поскольку эти метки довольно быстро испаряются, вновь идущие по этому следу муравьи будут воспринимать лишь свежие метки, а таких будет все меньше по мере приближения кормового объекта. Таким образом, муравьи в конце концов узнают о том, что пищевые ресурсы в данном месте исчерпаны, и перестанут к нему направляться.

Системы мобилизации у африканского муравья - портного

- Б. Хольдоблер и Э.О. Вильсон выделили пять различных систем мобилизации у африканского муравья- портного:
- мобилизация на пищу с использованием пахучего следа и тактильных стимулов;
 - мобилизация на новую территорию (пахучий след и удары антеннами);
 - мобилизация на переселение, включающая транспортировку других особей;
 - ближняя мобилизация на врагов с использованием пахучего следа;
 - дальняя мобилизация на врагов, которая обеспечивается сочетанием химических и тактильных стимулов и приводом особей.

Химический способ передачи информации у пчел

- У некоторых пчел также существует химический способ передачи информации о нахождении пищи. Это относится, прежде всего, к пчелам из подсемейства Meliponinae, у которых нет "языка танца". Эти широко распространенные в тропиках пчелы не имеют жала, но яростно кусаются. У мелких форм (самая маленькая имеет длину всего 1,5 миллиметра) нашедшая пищу сборщица только приводит других пчел в возбужденное состояние, беспокойно бегая по сотам, толкая их и время от времени подбегая к летку. Вылетающие же пчелы ориентируются только по запаху цветов. У других видов возбуждение пчел первоначально достигается подобным же образом, но дополнительно сборщица, принеся взяток, приводит соты толчками в вибрирующее состояние. После этого она возвращается к обнаруженным цветам, а на обратном пути оставляет на траве, ветках или камнях через каждые два-три метра пахучие метки, по которым затем приводит группами других пчел к источнику пищи. Это достигается тем, что пчела-разведчица летает взад и вперед между двумя соседними метками, пока другие пчелы не присоединятся к ней. Следовательно, здесь мы имеем дело с комплексной передачей информации по оптическому, тактильно-вибрационному и, возможно, акустическому каналам, но при этом ведущую роль играют оставляемые сборщицей запахи.
- У нашей медоносной пчелы также существует химический способ передачи информации, но только как вспомогательный, когда она имеет дело с кормом, лишенным собственного заметного запаха. В этих случаях место нахождения кормового объекта метится секретом из так называемой железы Насонова.
- Однако основным и наиболее совершенным способом передачи информации о кормовых объектах являются "танцы".

«Танец пчел»

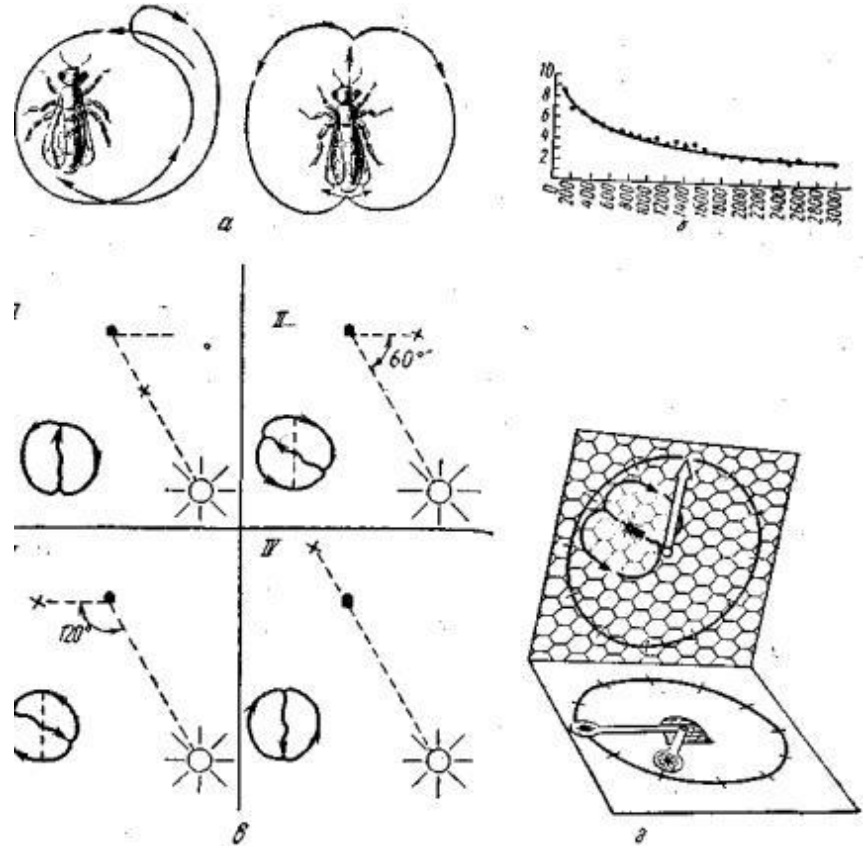
- Найдя источник пищи (нектара) и вернувшись в улей, пчела раздает другим пчелам-сборщицам пробы нектара и приступает к "танцу", который состоит из пробежек по сотам.
- Рисунок танца зависит от местонахождения обнаруженного источника пищи: если он находится рядом с ульем (на расстоянии 2-5 метров от него), то производится "танец-толчок" - пчела беспорядочно бежит по сотам, время от времени виляя брюшком; если же корм обнаружен на расстоянии до 100 метров от улья, то выполняется один из описанных К. Фришем танцев - "круговой", который состоит из пробежек по кругу попеременно по часовой стрелке и против нее. Если же нектар обнаружен на большем расстоянии, то выполняется "виляющий" танец, также описанный и изученный Фришем. Это пробежки по прямой, сопровождающиеся виляющими движениями брюшка с возвращением к исходной точке то слева, то справа. Интенсивность виляющих движений указывает на расстояние находки: чем ближе находится кормовой объект, тем интенсивнее выполняется танец.
- Кроме того, как тоже показал Фриш, во второй форме танца угол между линией пробежки и вертикалью (на вертикально расположенных сотах) соответствует углу между линией полета пчелы от улья к кормовому объекту и положением солнца. Таким образом, горизонтальное направление истинного полета переносится на вертикальную плоскость, ориентация по положению солнца подменяется ориентацией по земному притяжению. При этом, если следует лететь навстречу солнцу, пчела танцует снизу вверх, если же от солнца, то сверху вниз. Таким образом, медоносная пчела способна к транспозиции с фотоменотаксисов на геоменотаксисы: фиксированный угол к видимому положению солнца переносится в темном улье к силе тяжести.

«Танцы» пчел (рис.)

Обозначения:

- а) "круговой танец" (слева) и "виляющий" (справа);
- б) интенсивность выполнения "виляющих танцев" как показатель расстояния до местонахождения источника пищи (на оси ординат отмечено число "танцев" за 15 секунд, на оси абсцисс - расстояние до пищи в метрах)
- в) "виляющий танец" как показатель направления полета к источнику пищи / - навстречу солнцу, II - под углом 60° налево от положения солнца, III - направо от положения солнца, IV - от солнца. Точка - местонахождение улья, крестик - местонахождение пищи.

Изображения "танцев" следует представить себе на вертикальной плоскости (по Фришу); г) - схема иллюстрирующая транспозицию угла полета по отношению к положению солнца (горизонтальная плоскость) на вертикальную плоскость сот, на которых пчела выполняет "виляющий танец" (по Кэстнеру)



Ритуализация поведения

- Вершиной развития инстинктивных компонентов общения является ритуализация поведения, которая особенно четко выступает в воспроизводительном поведении насекомых, в частности в "ухаживании" самцов за самками. Вот типичный брачный "ритуал" самца бабочки бархатницы, описанный Тинбергеном: полетев вслед за самкой, самец садится рядом с ней, потом становится перед ней, начинает "дрожать" крыльями (передне-задние движения сомкнутых крыльев), затем повторно раскрывает и закрывает их, что сопровождается постукиванием усиками по крыльям самки. После этого самец обхватывает самку крыльями и зажимает между ними ее усики, которые при этом прикасаются к пахучему участку на крыльях самца. Только после этого, если самка не отвергает "ухаживания" самца, начинается спаривание.
- В этом примере обращает на себя внимание строгая фиксированность последовательности сигнальных поз и телодвижений, что и характерно для ритуализованного поведения. Как мы видим, при ритуализации двигательные акты всегда носят условный характер: выполняемые животным движения несут лишь сигнальную, но не непосредственно "механическую" функцию. Именно на этой основе зародился язык поз, телодвижений и звуков у животных во всем своем удивительном многообразии. При этом в условности сигналов находит непосредственное воплощение психический компонент общения.
- Наиболее сложные системы общения присущи, конечно, насекомым, живущим большими семьями. Это относится опять-таки в первую очередь к медоносной пчеле и муравьям. Дифференцированные и многообразные взаимоотношения между членами пчелиной семьи, опирающиеся на сложные формы коммуникации, являются уникальными ~в животном мире. По поводу этого сообщества высказывались самые различные мнения начиная от антропоморфичного толкования ее как копии человеческого общества или государства (сохранилось неудачное, вводящее в заблуждение название "общественные насекомые") до представления о некоей сумме независимо действующих "рефлекторных автоматов". Вместе с тем оказалось (исследования К. П. Трубецкой), что пчелиная семья представляет собой объединение особей, поведение которых носит самостоятельный, но не независимый характер. Самостоятельность поведения отдельных пчел проявляется прежде всего в резко выраженных индивидуальных различиях: предпочтение отдельных видов ульевых работ, различия в сроках и характере перехода от ульевой деятельности к летной и др. Большую сложность в количественном и качественном аспектах достигают взаимоотношения между обитателями улья, в результате чего функциональная настроенность одних пчел может оказать влияние на других. Рабочие особи с их повышенным уровнем нервной деятельности часто сообщают возбуждение другим, менее активным рабочим пчелам.

Территориальное поведение

Уже у кольчатых червей и низших моллюсков наблюдаются первые проявления территориального поведения, что выражается в приуроченности жизнедеятельности к постоянно занимаемому участку, на котором располагается и убежище ("дом") животного. Правда, выполнение жизненных функций (или хотя бы части из них) на определенном участке составляет лишь часть территориального поведения, равно как и наличие "дома" само по себе еще не является критерием последнего. При полноценном территориальном поведении, встречающемся лишь на уровне перцептивной психики, животное-хозяин своим видом, голосом или запахом дает знать сородичам о своем присутствии на занятом участке. Важную роль играет при этом "маркировка местности", т. е. нанесение пахучих или иных меток на разные объекты, особенно на периферии участка. Такими метками могут быть испражнения или выделения кожных желез, а также оптические знаки - содранная со стволов деревьев кора, вытоптанная трава и т. п.

Весьма существенным признаком территориального поведения является активная защита участка хозяином. Тинберген придает этому критерию наряду с привязанностью к местности особое значение. Враждебное отношение ("агрессивность") проявляется хозяином по отношению к любому представителю того же вида, особенно того же пола.

Часто такое поведение приурочено лишь к периоду размножения. Так, например, древесный таракан (*Cryptocereus punctulatus*), устраивающий гнездовую камеру в гнилой древесине, весьма интенсивно (и обычно успешно) защищает место, где находится эта камера, от вторжения других самцов. В случае поражения гнездовую камеру, где находится и самка, занимает победитель.

В высокоразвитых формах территориальное поведение, как показал немецкий этолог А. Хеймер, встречается у стрекоз. Это интересно уже потому, что стрекозы относятся к самым древним насекомым и, появившись в палеозое, дожили до наших дней, не претерпев за эти 250 миллионов лет существенных морфологических изменений. Вместе с тем, как показывает Хеймер, архаичность строения сочетается у них с высокоразвитым поведением, причем не только в сфере территориальности. Этот, казалось бы, парадоксальный факт сохранения древнейших признаков строения при наличии весьма прогрессивных форм поведения вновь подтверждает общее правило несоответствия морфологических и поведенческих признаков, если иметь в виду морфофункциональные отношения на уровне целого организма.

Территориальное поведение стрекоз

- Что же касается территориального поведения стрекоз (речь идет конкретно о равнокрылых стрекозах красотках - *Zygoptera*), то половозрелые самцы отыскивают места, пригодные для постоянного пребывания, которые и становятся их индивидуальными участками. Эти участки маркируются оптически, а именно путем ежедневных многократных облетов, и энергично обороняются от самцов-сородичей. Внутри индивидуального участка имеются основные и дополнительные места отдыха, а также зона для откладки яиц, границы которой маркируются упомянутым образом. В эту зону самец приводит самку посредством совместно выполняемого с ней "танца" на поверхности воды. Кроме того, самец "ухаживает" за самкой, выполняя на своей территории особый ритуализованный брачный полет, а во время откладки яиц он охраняет и сторожит самку или соответственно несколько самок, ибо один самец нередко спаривается подряд с несколькими самками. Охрана проявляется в том, что самец отгоняет других мужских особей, пытающихся спариваться с "его" самками, что мешает откладыванию яиц, сторожевая же функция состоит в том, что при попытке самок прервать это занятие самец заставляет их вернуться и возобновить его. Добавим еще, что территориальная борьба самцов выполняется в высокоритуализованных формах (подлинная борьба отсутствует!). В целом все поведение самцов (как и самок) отличается большой пластичностью.
- Таким образом, у данных видов стрекоз существует вполне развитое территориальное поведение: занимают индивидуальные участки, в которых выделяются функциональные зоны (отдыха, размножения), на этих участках выполняются все жизненные функции (за исключением сна: вечером самцы собираются в особых местах ночевки), хозяин дает знать о своем присутствии, маркирует и активно защищает участок.

Территориальное поведение муравьев

- Интересные особенности территориального поведения муравьев, были выявлены советским энтомологом А. А. Захаровым. Оказалось, что у муравьев существуют два основных типа использования кормовых участков: совместное использование угодий несколькими семьями и использование кормового участка населением лишь одного гнезда. При этом выявилась прямая связь между плотностью муравьев на участке и "агрессивностью": у видов с низкой плотностью участки не охраняются (кроме пригнездовой зоны), при высокой же плотности на кормовых участках появляются охраняемые территории, а между ними "нейтральные зоны" (рис. 40) Как показал другой советский исследователь, Г. М. Длусский, муравьи того же вида, принадлежащие к другим семьям, равно как представители других видов, в пределы этих территорий не допускаются.
- Наибольшую сложность территориальное поведение достигло у рыжих лесных муравьев, у которых наблюдается и наибольшая плотность особей на кормовых участках. Охраняемые территории этих муравьев достигают значительно большей величины, чем у других видов. Центральными элементами такой территории являются муравьиные тропы (постоянные кормовые дороги), длина которых нередко превышает 100 метров, а протяженность всей сети троп - 1 километр. Каждой дорогой пользуется лишь определенная группа муравьев ("колонна"), занимающая в муравейнике определенный сектор, примыкающий к "своей" дороге. Территория всей семьи подразделяется дорогами на отдельные части составляющие территории отдельных колонн. Между ними имеются также нейтральные пространства, как и между территориями семей, хотя и не столь выраженные, как в последнем случае. Границы территории маркирования и препятствуют "рассеиванию" муравьев. Муравьи двигаются по территории не хаотично, а в соответствии со структурой территории: в центральной и средней ее частях - по кратчайшему пути от дорог или муравейника, на периферии же - параллельно границам территории. Таким образом, траектория движения каждого муравья детерминируется методом нахождения его на территории (исследования И. В. Стебаева). Наибольшую охотничью активность муравьи развивают на периферии территории (далее 10 метров от гнезда). Сбор строительного материала производится в пределах двухметровой полосы вдоль дорог.
- Захаров справедливо отмечает сходство территориального поведения муравьев с таковым у птиц и хищных млекопитающих.

Объяснение сущности интегрированного социального поведение насекомых

- Интегрированное социальное поведение насекомых может быть в большей степени объяснено привыканием. Например, пришельцы в муравьиных и пчелиных гнездах распознаются по запаху и часто уничтожаются. Если, однако, пришелец появляется в то время, когда колония занята каким-то делом, он может остаться незамеченным и, в конце концов, может быть принят в колонию. Одним из объяснений подобного факта является то, что члены колонии привыкли к его запаху.
- В какой мере можно сравнивать сигнальную деятельность пчел, муравьев и других животных с языковым поведением? Сам по себе вопрос о природе языка сейчас оживленно дискутируется в связи с недавно открытыми способностями шимпанзе к общению с помощью амслена - системы жестов, которой пользуются глухонемые. Человекообразные обезьяны действительно могут пользоваться языком: на амслене они составляют предложения, придумывают собственные слова, шутят и ругаются.

Инстинкт и научение в поведении насекомых -1

- Долгие годы господствовало мнение, будто насекомые и другие членистоногие являются существами, поведением которых руководит жесткий "слепой инстинкт". Это представление укоренилось преимущественно под влиянием работ выдающегося французского энтомолога Ж.-А. Фабра, который сумел своими блестящими исследованиями убедительно показать, что даже сложнейшие действия насекомых не являются проявлением "разума", а выполняются на - врожденной, инстинктивной основе. Одностороннее развитие положений Фабра и привело к указанной неверной оценке поведения насекомых, к отрицанию не только разумности их поведения, но и к отрицанию, или хотя бы умалению, роли накопления индивидуального опыта, научения в их жизни.
- Как мы уже видели, формирование любой формы видотипичного, наследственно "закодированного", т. е. инстинктивного, поведения в онтогенезе всегда сопряжено в той или иной степени с какими-либо элементами индивидуально приобретаемого поведения, научения. О строго фиксированном инстинктивном поведении в "чистом виде" не приходится говорить даже относительно низших животных.
- В полной мере это относится и к насекомым, инстинктивное поведение которых также совершенствуется научением. В этом состоит основная роль научения в жизни насекомых. Можно, очевидно, считать, что научение стоит у насекомых и других членистоногих "на службе" у инстинктивного поведения. Как и у других животных, инстинктивные движения (врожденные двигательные координации) у них генетически строго фиксированы. Инстинктивные же действия, инстинктивное поведение являются и у насекомых в той или иной степени пластичными благодаря включению в них благоприобретаемых компонентов.
- В естественных условиях способность к накоплению индивидуального опыта проявляется у насекомых в неодинаковой степени в разных функциональных сферах. Чаще всего она связана с ориентацией в пространстве и пищедобывательной деятельностью. Примером могут служить отмеченные выше опыты по обучению пчел за пищевое подкрепление ориентироваться по различным рисункам. Другой пример - муравьи, которые очень легко (всего за 12-15 опытов) научаются проходить даже сложный лабиринт, но, насколько известно, не научаются действиям, лежащим за пределами указанных функциональных сфер. Такая специфическая направленность (и одновременно ограниченность) способности к научению является характерной особенностью научения у представителей всего типа членистоногих.

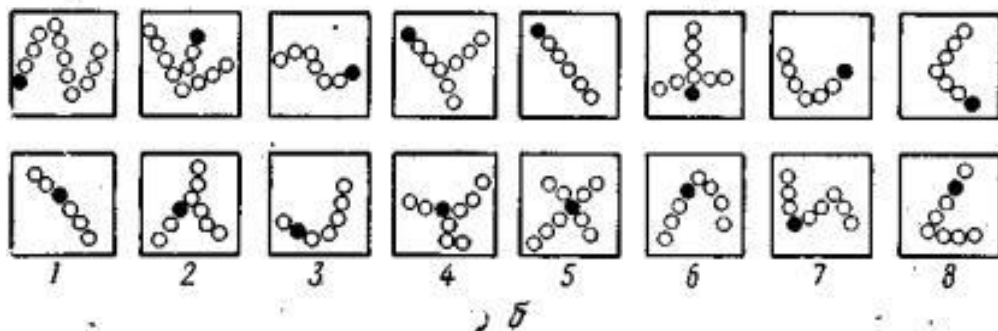
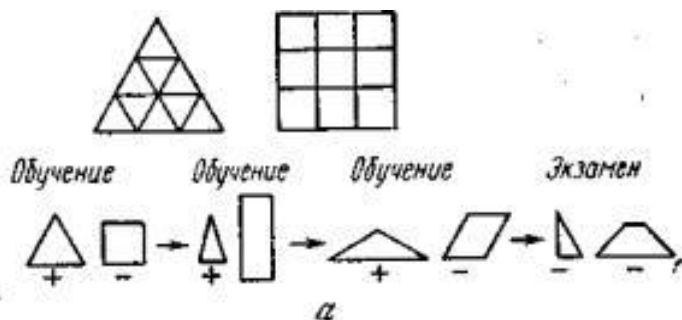
Инстинкт и научение в поведении насекомых -2

- Роль научения в поведении насекомых наглядно выступает и в танцах пчел - этих высших представителей членистоногих. Отстаивая взгляд, будто насекомые, в том числе пчелы, являются "стимульно связанными, рефлекторными животными, американские ученые В. Детьер и Э. Стеллар заявляют, например, что выполнению и интерпретации сложного танца пчелы не обучаются. Вместе с тем, как показали советские исследователи Н. Г. Лопатина, И. А. Никитина, Е. Г. Чеснокова и другие, процессы научения не только уточняют, но и модифицируют коммуникационные способности пчелы в онтогенезе и расширяют набор сигнальных средств.
- Более того, как установили названные исследователи, биологическая значимость сигнальной деятельности медоносных пчел определяется стереотипом условных рефлексов, приобретаемых в онтогенезе по мере освоения пространства и при общении в семье. Оказалось, что интерпретация передаваемой в танце информации о расстоянии и направлении полета к источнику пищи возможна лишь в том случае, если пчела до этого научилась соотносить местонахождение корма с характером информации, содержащейся в танце сборщиц. Кроме того, тактильный компонент танца (вибрации брюшка) не имеет врожденного сигнального значения. Последнее приобретается в онтогенезе также условно рефлекторным путем: пчелы, не имевшие в онтогенезе контактов (пищевых) с танцовщицей, не в состоянии интерпретировать этот существеннейший элемент танца. Следовательно, каждая пчела должна в основном научиться "понимать" язык танца. С другой стороны, образование временных связей оказалось важным и для формирования самой способности к выполнению танцев.
- Таким образом, нет неизменных форм поведения даже там, где прежде всего требуется стереотипность, - в сигнальных позах и телодвижениях. Даже такое врожденное коммуникативное поведение, как "танцы" пчел, не только дополняется и обогащается процессами научения, не только переплетается с ними, но и формируется в комплексе с индивидуально приобретаемыми элементами поведения.

Эксперименты Г.А. Мазохина-Поршнякова

- Конечно, медоносная пчела занимает среди насекомых исключительное положение, и далеко не у всех представителей этого огромного класса психическое развитие достигает такой высоты.
- Об исключительных психических качествах медоносной пчелы свидетельствуют, в частности, экспериментальные данные, говорящие о наличии у нее аналогов некоторых высших психических функций позвоночных.
- Речь идет об установленной Мазохиним-Поршняковым высокоразвитой способности пчелы к зрительным обобщениям, например, типа "треугольник" и "четыреугольник" (независимо от конкретной формы, соотношения размеров и взаимной ориентации фигур), "двуцветность" и др.
- В одной из серий опытов пчелам предлагалось выбрать из попарно предъявляемых фигур те, у которых один локальный признак (зачерченный кружочек) находился на конце цепочки из кружочков независимо от длины и формы этих цепей. Со всеми предложенными им задачами, даже в наиболее сложных вариантах, пчелы вполне справлялись. При этом отмечалась большая пластичность, нестандартность поведения, что экспериментатор справедливо связывает с непрерывной изменчивостью условий среды (непостоянство освещения, взаимного расположения, формы, окраски и многих других признаков компонентов среды), при которых этим насекомым приходится добывать пищу. Мазохин-Поршняков приходит к выводу, что выбор незнакомого объекта на основе обобщенных зрительных образов (иногда неправильно обозначаемых им как "понятия") есть свидетельство нестандартного использования пчелами личного опыта, его применения в новой ситуации, отличной от обстановки первоначальной выработки соответствующего навыка.
- Таким образом, здесь справедливо подчеркивается наличие и значение факта переноса определенного навыка в новую ситуацию и решение сложной задачи на основе индивидуального опыта, зафиксированного в виде обобщенного зрительного представления. В этом отношении мы действительно находим уже у пчел психические способности, аналогичные тем, которые относятся к предпосылкам интеллектуальных действий высших позвоночных животных. Однако одних этих предпосылок недостаточно для интеллектуального поведения, мышления животных, особенно если смотреть на эти высшие психические функции животных как на ступень по направлению к зарождению человеческого сознания. Поэтому описанные способности пчел не могут служить и критерием для признания у них мышления и уж во всяком случае не приходится говорить о наличии у пчелы рассудочной деятельности, хотя бы и в элементарной форме, как толкует результаты своих исследований Мазохин-Поршняков. Признавая у высших животных наличие своеобразных мыслительных способностей, интеллекта, нужно со всей определенностью отдавать себе отчет в том, что рассудок, т. е. разум, сознание как качественно иная категория психического отражения не присущи ни одному из животных, а только человеку.

Изучение способности медоносной пчелы к зрительному обобщению (опыты Г.А. Мазохина-Поршнякова)



Обозначения:

- а) общая схема проведения опытов; вверху - тестовые фигуры, внизу последовательность отдельных этапов формирования реакции на обобщенные признаки треугольника и четырехугольника (+ пищевое подкрепление);
- б) опознавание рисунков по локальному признаку. В каждом опыте предлагалась на выбор одна пара из верхнего и нижнего ряда рисунков; подкреплялись только фигуры из верхнего ряда

Георгий Александрович Мазохин-Поршняков

Георгий Александрович Мазохин-Поршняков (1924-1998) доктор биологических наук, профессор, лауреат Государственной премии СССР (1987), энтомолог, основатель нового в России биофизического направления в энтомологии, глава школы по изучению биофизики и физиологии органов чувств насекомых.

Всего опубликовал более 240 работ.

- Мазохин-Поршняков Г.А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965
- Мазохин-Поршняков Г.А. Зрение и визуальная ориентация насекомых. М. Знание. 1980. 63с.
- Мазохин-Поршняков Г.А. (ред.). Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: изд-во МГУ, 1983, 261 с.



Возможности муравьиного интеллекта

- Возможности муравьиного интеллекта давно занимали умы исследователей. Долгое время господствовало мнение о том, что у насекомых вырабатываются лишь элементарные условные рефлексы. Однако сама по себе способность муравьев к запоминанию и научению была экспериментально продемонстрирована с помощью различных методик.
- Плененный способностью муравьев к обучению, Теодор Шнейрла многие годы сочетал изучение муравьев в полевых условиях со всесторонними лабораторными экспериментами. Изучение тропических бродячих муравьев позволило ему детально разобраться в роли обонятельных стимулов, управляющих движением муравьиных полчищ. Развивая свои исследование в Нью-Йоркском музее естественной истории, он разработал лабиринты для изучения наиболее распространенных видов муравьев. Двигаясь в этих лабиринтах, муравьи доказали свою способность запоминать и находить правильный путь, даже не имея возможности ориентироваться по собственному пахучему следу. Они могут использовать также результат обучения в новой ситуации, что ставит их способности близко к пределу доступного для насекомых. Приобретение опыта, в том числе основанное на подражании, имеет особенно большое значение для муравьев, так как в среднем срок жизни рабочих особей муравьев - 1,5-2,5 года, т.е. больше, чем у многих грызунов.
- При решении задач, требующих объединенных усилий группы особей, или задач, основанных на подражательных реакциях, должна проявляться неоднородность психических возможностей и индивидуального опыта муравьев. У муравьев разнообразие стереотипов поведения связано, прежде всего, с наличием фиксированных различий в функциях, выполняемых разными особями. В небольших функционально однородных группах муравьев выделяются "одаренные" особи, которые обладают хорошей памятью и играют роль активаторов при выполнении различных функций и организации групп.
- Различия в способностях и уровне активности рабочих особей можно наблюдать даже в относительно простых ситуациях, когда группа сталкивается с препятствием на пути к пище или гнезду. Такой опыт был проведен в 1968 г. с трофобионтами, которые спускались по стволу березы к муравейнику. Ствол окружили кольцом пластилина с нафталином. Преодоление этого препятствия не было хаотическим: группа из 6-7 фуражиров останавливалась перед кольцом и ожидала своего "вожака" - самого активного муравья, который первым преодолевал препятствие и затем пробегал через кольцо туда и обратно, сопровождая остальных муравьев. Возможно, что здесь проявились отношения доминирования-соподчинения, связывающее знакомых между собой особей, которые используют перекрывающиеся поисковые участки.
- Опыты дают основание полагать, что ранг особей и их поведение в группах зависят от психофизиологических свойств и к тому же поддерживаются активным взаимодействием. Оказалось, что индивидуальная борьба за доминирование выражается в увеличении двигательной активности соперничающих особей, а также в проявлениях агрессивности и прямого противоборства. В частности, муравьи устраивают своеобразные турниры, когда претендующий на первенство фуражир пытается занести соперника в гнездо. Два фуражира некоторое время толкают друг друга, стараясь сложить соперника "чемоданчиком". Если это долго не удается ни одному из них, муравьи разбегаются.

Способность муравьев усваивать логическую структуру задачи и применять полученный опыт в измененной ситуации

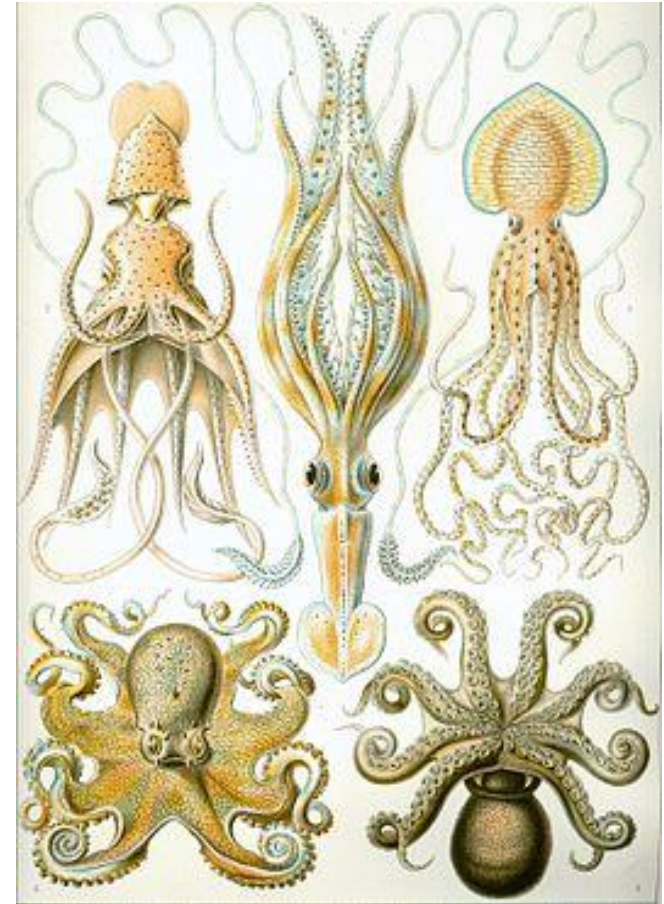
- Высокий уровень психической организации муравьев вполне позволяет задуматься об их способности усваивать логическую структуру задачи и применять полученный опыт в измененной ситуации. Эти две формы поведения: обучаемость и способность улавливать логические связи - были разграничены Г. Харлоу, который таким образом поставил вопрос об объективном изучении рассудочной деятельности животных. По В. Келеру, основной критерий разумного поведения - решение задачи с учетом всей ситуации в целом. По-видимому, именно эта способность муравьев объясняет результаты эксперимента Дж. Брауэра, в котором семья муравьев, в течение трех лет ежедневно получавшая 10 Р/ч радиации, выстроила крытую дорогу, что позволило уменьшить дозу облучения.
- Согласованные действия муравьев на кормовом участке невозможны без обмена информацией о наличии и местонахождении пищи, о появлении свободной, пригодной для обитания территории, о вторжении врагов и т.п. В настоящее время выделяют следующие способы передачи информации у муравьев: **кинопсис** - реакция на визуально воспринимаемые характерные движения других особей; **выделение феромонов**, действующих либо как сигналы тревоги, либо как следовые вещества; звуковые **«стридуляционные» сигналы и тактильный (антеннальный) код**. Эти средства обмена информацией и способы взаимодействия муравьев на кормовом участке подробно описаны в монографии А.А. Захарова.

Мнение о принципиальной неспособности насекомых к логическим операциям

- Мнение о принципиальной неспособности насекомых к логическим операциям упорно продолжает сохраняться в научной среде, несмотря на работы Г.А. Мазохина-Поршнякова, посвященные медоносной пчеле.
- Этот автор экспериментально доказал, что пчелы могут многое: опознают классы фигур инвариантно к их размеру и взаимному повороту, т.е. обобщают фигуры по форме; способны генерализовать визуальные стимулы по признакам «новизна окраски», «двухцветность», «непарность» (последнюю задачу как наиболее сложную решают лишь единичные особи).

Головоногие моллюски

- **Головоногие**, или **цефалоподы** (лат. *Cephalopoda*, от др.-греч. κεφαλή «голова» и др.-греч. ποῦς «нога») — класс моллюсков, характеризующийся двусторонней симметрией и 8, 10 или большим количеством щупалец вокруг головы, развившихся из «ноги» моллюсков.
- Головоногие - самые необычайные, крупные, и самые совершенные из всех моллюсков. Они достигли весьма высокой степени развития. Это своего рода приматы среди беспозвоночных обитателей моря.
- Все головоногие исключительно морские животные. Обитают они только в океанах и морях с повышенной соленостью. Среди них есть формы, ведущие придонный образ жизни и обитающие в толще воды. Встречаются головоногие и на разных глубинах, как на мелководье, так и в глубоких впадинах.
- <http://www.youtube.com/watch?v=GDjbBacqPUY> - видео



Нервная система головоногих МОЛЛЮСКОВ

- Нервная система головоногих моллюсков сложнее, чем у всех других беспозвоночных животных.
- Ганглии ее очень велики и так плотно сближены друг с другом, что, по существу, образуют единую высокоспециализированную нервную массу.
- По тонкости своих чувств, точности восприятия и сложности ответных реакций и поведения головоногие превосходят многих морских животных.
- Ученые, исследовавшие их поведение в экспериментах, пришли к выводу, что в образовании условных рефлексов и процессов торможения у головоногих много общего с высшими позвоночными. При этом мозговые центры, отвечающие за эти функции у позвоночных, по своему происхождению не гомологичны таковым у головоногих.
- Большой степени совершенства у головоногих моллюсков достигают глаза. Глаз осьминога мало отличается от глаза млекопитающего или даже человека. Острота зрения этих животных исключительно велика. Конкуренцию им могут составить только глаза совы, кошки и человека. Рекордным является и размер глаз. Так, глаза каракатицы лишь в десять раз меньше ее самой, а у гигантского спрута глаза достигают 40 см в диаметре. Это самые большие глаза в мире животных!
- Кроме глаз, осьминоги имеют и светочувствительные клетки, рассеянные в коже. Кроме них, в кожных покровах присутствуют осязательные, обонятельные и вкусовые клетки.
- Вкусовая чувствительность головоногих очень велика. Хорошо выражено у них и чувство равновесия.

Зрение у головоногих моллюсков

- У головоногих моллюсков - зрение играет не меньшую, если не большую, роль, чем у насекомых, и является у них, безусловно, ведущей рецепцией (хотя эти животные ориентируются и хорошо развитыми осязанием и химической чувствительностью).
- Соответственно и орган зрения получил у головоногих исключительное развитие: головоногие обладают наиболее крупными глазами не только среди обитателей морей, но и вообще в животном мире, причем не только в относительном, но и в абсолютном отношении.
- Глаза гигантских спрутов (род *Architeuthus*) достигают в поперечнике 40 сантиметров при общей длине животного (считая и "руки") до 20 метров. Для сравнения можно указать, что у всех, даже самых- крупных, китов (например у 30-метрового голубого кита) диаметр глаза составляет немногим больше десяти сантиметров. Поразительна и огромная разрешающая способность (зоркость) глаза головоногих: на один квадратный миллиметр приходится у разных представителей головоногих от 40 000 до 162 000 палочек, у человека - 120000-400000, у совы, обладающей самым зорким глазом в мире, - 680000.

Предметное восприятие головоногих

- Что же касается предметного восприятия, то головоногие моллюски в отличие от низших моллюсков уже способны к подлинному предметному восприятию, что выражается прежде всего в различении ими формы объектов.
- Так, осьминог в состоянии отличить треугольник от квадрата, малый квадрат от большого, крест от квадрата, вертикальный прямоугольник от горизонтального, треугольник от ромба и т. д. Всего, как удалось установить, осьминог способен различать 46 разных форм (опыты Б. Б. Бойкотта и Дж. З. Янга). Все же зрение головоногих, хотя и сближается с таковым позвоночных, отличается и рядом примитивных признаков, делающих отражение предметов действительности недостаточно полноценным. Еще предстоит большая исследовательская работа для выяснения специфических особенностей оптических восприятий головоногих.

Поведение осьминогов

- Поведение осьминогов весьма разнообразно.
- Они активные хищники, потребляющие в пищу самую разную добычу.
- Многие виды строят для себя достаточно сложные убежища из камней и раковин.
- Размножаются головоногие, откладывая хорошо сформированные яйца или рожая живых детенышей. За кладками яиц самки тщательно ухаживают и их бдительно охраняют.

Головоногие хорошо обучаются

- Эксперименты показали, что головоногие хорошо обучаются. Они способны различать геометрические фигуры по форме, цвету и размеру. Выработанные условные рефлексы сохраняются у них в течение длительного времени. Наблюдения в океанариумах показали, что осьминоги хорошо приручаются, узнают ухаживающих за ними людей и охотно вступают с ними в контакт.
- В Брайтонском океанариуме был описан следующий случай. Однажды, по непонятной причине, из одного из аквариумов, накрытого стеклом, стали по ночам пропадать рыбы. Оказалось, что виноват в этом был живший в аквариуме, расположенном напротив, осьминог. Он сдвигал стекло, закрывающее его аквариум, вылезал наружу, переползал через проход, открывал аквариум с рыбами, влезал в него и учинял там разбой. Наевшись, он покидал аквариум, задвигал за собой стекло, возвращался домой и закрывал за собой крышку. Самое удивительное при этом, что в природе осьминоги практически никогда не покидают водную среду. Подобное поведение, несомненно, можно отнести к проявлению рассудочной деятельности. С поведением головоногих моллюсков, обитающих в глубинах океана, связано множество мифов и легенд.
- Рядом исследователей обращалось особое внимание на весьма развитое у осьминогов "любопытство", что выражается в обследовании ими биологически «бесполезных» предметов, а также на их высокоразвитые манипуляционные и конструктивные способности. Эти способности проявляются в строительстве валов и убежищ из камней, панцирей крабов, раковин устриц и т.п. Этот строительный материал осьминог подбирает, переносит и укрепляет "руками". Иногда такие гнезда представляют собой закрытые со всех сторон строения. По некоторым, правда, еще не подтвержденным наблюдениям осьминоги способны и к орудийным действиям, пользуясь камнями для защиты.

Противоречивость в способности головоногих к научению

- Вместе с тем и у головоногих наблюдается та же противоречивость в способности к научению, что и у насекомых. Так, например, у осьминога вообще хорошо развита способность к научению на зрительные и тактильные стимулы, но в ряде случаев он оказывается не в состоянии решить, казалось бы, несложные задачи. Особенно это относится к преодолению преград: осьминог не способен находить обходной путь, если приманка (краб) располагается за прозрачной преградой (в стеклянном цилиндре или за проволочной сеткой). Тщетно пытаюсь овладеть приманкой в прямом направлении, осьминог не хватается ее сверху, через край. Правда, по Бойтендийку, некоторые осьминоги все же способны решить несложные задачи обходного пути. При этом, очевидно, большое значение имеет прежний опыт особи. Другие головоногие уступают осьминогу по своим психическим способностям.
- Конечно, при оценке подобных экспериментов необходимо иметь в виду, что здесь ставятся биологически неадекватные, а поэтому и неразрешимые задачи: в естественных условиях осьминог никогда не оказывается в ситуации, когда непосредственно зримая жертва оказывается недостижимой. К тому же задачи обходного пути относятся к разряду весьма сложных - с ними не справляются не только черепахи, но и куры (в биологически несравненно более адекватных условиях).

Рыбы

- Класс наиболее примитивных позвоночных, именно класс рыб, включает исключительно водных обитателей. Жизнь в водной среде выработала ряд приспособительных морфологических признаков рыб: веретенообразную обтекаемую форму тела, слитие головного отдела с туловищным, появление конечностей в виде парных плавников, которые вместе с хвостом и хвостовым плавником превосходно обеспечивают передвижение в воде. Органы чувств рыб: обоняние, осязание, зрение, слух приурочены к головному отделу тела рыбы.
- В соответствии с изменением природных условий у позвоночных животных развивается определенное строение тела и нервной системы, а также возникают характерные формы поведения. У рыб, например, условия существования в воде не только создали ряд особенностей строения тела, но и своеобразную инстинктивную деятельность в области размножения, питания и самосохранения.
- Большинство рыб мечет икру, которую самцы поливают молоками (спермой) и в дальнейшем оставляют на произвол судьбы. Некоторые рыбы перед икрометанием делают в песке углубление, куда откладывают оплодотворенную икру. Немногие рыбы (колюшка) строят для икры особые гнезда.
- Количество икринок различно у разных рыб - от нескольких единиц до миллионов.
- Характерно, что рыбы, откладывающие небольшое количество икринок, сохраняют их в более безопасных местах, чем рыбы, обладающие высокой плодовитостью.
- Многие морские рыбы мечут икру в пресной воде. Для этого они собираются в огромные стаи и направляются в устья рек. Здесь они задерживаются на некоторое время и затем устремляются вверх по течению.
- В реках Камчатки кета, горбуша и другие рыбы собираются такой густой массой, что затрудняют движение судов.
- В некоторых местах крайние ряды рыб вытесняются на берег. Преодолевая пороги и плотины, рыбы устремляются выше и дальше по течению.
- Различные виды рыб заходят в разные реки, причем отдельные из этих видов следуют один за другим в определенном порядке.

Зрительные ощущения у рыб

- Рыбы имеют хорошо развитый орган зрения (глаз), позволяющий видеть на расстоянии, примерно, одного метра; при условии аккомодации посредством оттягивания назад хрусталика, глаз может видеть и далее, до 10—12 м.
- В связи с жизнью рыб в разных водных условиях, глаза то совсем утрачиваются — у некоторых глубоководных рыб, — то смещаются на темя — у донных рыб (камбалы), — то становятся телескопическими, допускающими бинокулярное зрение — у океанических глубоководных рыб.
- Рыбы, живущие на огромных глубинах в полной тьме, имеют недоразвитые рудиментарные глаза или совсем слепы. У некоторых рыб глаза неподвижны (хищные подвижные рыбы), у других (плоских и донных) глаза способны вращаться в пределах 360° , что важно при обследовании рыбами мест нахождения пищи, при подстерегании добычи. Доказана светочувствительность и всей поверхности кожи тела некоторых видов рыб. В условиях водного обитания зрение рыб (одновременно с обонянием и осязанием), конечно, играет роль при нахождении пищи.
- Экспериментально установлена способность рыб к весьма хорошему различению яркости и менее хорошему различению цвета, что имеет значение для их питания; обнаружилось, что нередко рыбы поедают неисчислимое количество организмов, обладающих способностью свечения (сельди).
- При содержании рыб в аквариуме и освещении последнего с двух сторон различными цветами, например, красным в одном и синим в другом направлении, рыбы (*Atherina herpestus*) собираются в синей части аквариума. При освещении аквариума спектральными лучами эти же рыбы группируются в желто-зеленой части спектра: по-видимому, цветной спектр для рыб укорочен в длинноволновой части[64].
- Экспериментально установлено, что рыбы могут различать пять основных цветов спектра — красный, желтый, голубой, фиолетовый и ультрафиолетовый. Кроме того, доказана способность рыб к различению движущихся предметов, величины предметов, разнящихся по длине на несколько сантиметров, формы оптических изображений (блесны).
- Зрительная рецепция является ведущей у верховодных рыб, преследующих быстро движущуюся добычу, например, рачков.

Способность рыб координировать зрительные восприятия с двигательной активностью

- Некоторые виды рыб, подплывая к прибрежным растениям, завидев добычу, — живых насекомых — пускают в нее струю воды и таким приемом сбивают жертву в воду и поглощают ее (**Toxodes**). Иные рыбы — окунь-лазун (**Anabas scandens**) — сами выпрыгивают из воды на прибрежные растения и охотятся за насекомыми, некоторое время пребывая в воздухе . Заметив движение жертвы в воде, хищные рыбы обычно фиксируют ее глазами, останавливаются против нее, а потом быстро схватывают.
- Многостороннее развитие рецепции рыб обеспечивает им многообразие приемов добывания пищи. Некоторые хищные рыбы (морской черт), питающиеся живой добычей, активно подстерегают ее, зарывши тело в песок на дне водоема и выставив только свои глаза; они мгновенно схватывают добычу ртом при ее приближении.
- Все эти способы ловли, конечно, требуют острой зрительной рецепции, способности координировать зрительные восприятия с двигательной активностью.

Органы равновесия и слуховой чувствительности у рыб

- У рыб имеются органы равновесия и слуховой чувствительности.
- Первые представлены примитивно устроенными ушами — тремя полукружными каналами и оттолитами — по бокам головы; при их удалении рыба теряет нормальную ориентировку в пространстве.
- Своеобразный орган чувств, так называемая боковая линия, расположенная с обеих сторон вдоль всего тела рыбы, приспособлен к улавливанию ритмических колебаний воды: эти колебания, отражаясь от твердых предметов, помогают рыбе установить их наличие и оплывать препятствия. Органы боковой линии улавливают тонкие различия течений и ритмических движений воды, что ориентирует рыб в направлениях при плавании и уберегает от уноса из рек в моря.

Звуки «издаваемые» рыбами

- Вопреки общераспространенному мнению, что «рыбы немые», по новейшим данным оказывается, что некоторые, особенно океанические глубоководные рыбы способны издавать звуки.
- Эти звуки, уловленные и изученные экспериментально с помощью осциллографа и записанные на магнитофоне, по-видимому, служат на больших морских глубинах, где царит полная тьма, способами связи рыб между собой.
- Установлено, что звуки, издаваемые разными видами рыб, различной высоты и силы; эти звуки неодинаковы у взрослых и молодых особей того же вида; у первых они ниже, нежели у вторых. Таким образом, способность слышания звуков рыбами, несомненно, связана со способностью их издавать звуки.

Ощущения рыб

- В поисках пищи рыбы ориентируются обонятельными, зрительными и другими ощущениями.
- Специальные опыты показали, что запах пищи привлекает рыб. Рыбы подплывали в аквариумах к мясным пакетам, не реагируя на пустые.
- Давая рыбам пищу цветными щипцами, один ученый приучил их выплывать только к красным, зеленым и другим щипцам, т.е. к определенным цветным сигналам.
- Наиболее простые и убедительные опыты по изучению особенностей ощущений рыб произведены по методу условных рефлексов.

Экспериментальные исследования возможности формирования условных рефлексов у рыб

- Наиболее простые и убедительные опыты по изучению особенностей ощущений рыб произведены по методу условных рефлексов.
- Первые такие опыты были произведены проф. Ю.П. Фроловым следующим образом: к спинному плавнику рыбы, плавающей в аквариуме, прикреплялась резиновая нить. Конец этой нити связывался посредством резинового барабанчика с системой рычагов и отметчиков. Вслед за условным сигналом (звуковым или цветным) в воду аквариума пускали ток. Получив электрический удар, рыба сильно дергала резинку, и отметчик вычерчивал своеобразную кривую. Повторяя такие опыты, Фролов установил, что через некоторое время рыбы сразу при появлении условного сигнала дергают резинку, хотя ток в воду больше не пускается.
- Вслед за Фроловым, в Институте мозга имени В. М. Бехтерева выработали условные рефлексы у рыб более простым способом. На условный раздражитель (красный цвет, звонок и др.) рыбам подавался у края аквариума подкорм. Через определенное количество сочетаний, разное у карпов, карасей, окуней и других, рыбы начинали выплывать к месту подкорма сразу при появлении условного раздражителя.

Особенности навыков у рыб

- Особенности навыков у рыб выявлены в известных опытах Мебиуса. В аквариуме, где находилась голодная щука, устанавливалась стеклянная перегородка, за которую пускали маленького карася. Щука десятки раз бросалась на карася и ударялась при этом о перегородку с такой силой, что разбивала себе пасть до крови. Через некоторое время щука переставала бросаться на добычу, и, когда перегородка снималась, карась свободно плавал по всему аквариуму, - щука больше на него не нападала.
- С большим трудом усвоив навык, щука с таким же трудом его изменяет.
- В опытах, где рыбы должны были обойти прозрачную перегородку в аквариуме и попасть к кормушке через особое боковое отверстие в перегородке, они оказались неспособными к решению задачи, и навык не был усвоен рыбами после многих сотен проб (Д. Н. Кашкаров).

Поведение рыб

- Поведение рыб в основном инстинктивно и стереотипно.
- Оно мало и медленно изменяется в индивидуальном опыте.
- Но, несмотря на то, что передний (большой) мозг у рыб мало развит, и что кора мозга отсутствует, рыбы все же способны к усвоению некоторых простейших навыков.

Амфибии

Амфибии (Amphibia), земноводные или голые гады; класс позвоночных, характеризующийся голою кожей (без чешуй), холодной кровью и жаберно-легочным дыханием; класс позвоночных четвероногих животных, в числе прочих включающий тритонов, саламандр, лягушек — всего более 6700 (по другим данным — около 5000) современных видов, что делает этот класс сравнительно немногочисленным. В России — 28 видов, на Мадагаскаре — 247 видов.

Развитие их сопряжено с превращением (метаморфоз), заключающимся, главным образом, в переходе от жаберного дыхания к легочному и в развитии конечностей: лишь у некоторых метаморфоз проходит еще в матке матери, так что молодь выходит на свет уже в готовой форме; некоторые амфибии на всю жизнь сохраняют зачаточные жабры; животные сухопутные и водные.

Три отряда:

- 1) хвостатые или саламандровые (Urodela);
- 2) безхвостые или лягушки;
- 3) безногие (Apoda).

Класс амфибий представляет первый этап на пути перехода позвоночных от водного существования к наземному. Изменение водного образа жизни - переход к полуводному и полуназемному - привело к изменению внешнего вида, строения тела, мозга, органов чувств и основных типов поведения этих животных.



Вкусовые ощущения у амфибий

- У амфибий во взрослом состоянии утрачивается так хорошо представленный у рыб орган боковой линии, воспринимающий колебания, вибрации воды; органами осязания амфибий являются не только кожа, но и специальные осязательные бородавки. Хотя вся кожа амфибий способна воспринимать химические раздражения, но их органы вкуса сосредоточиваются во рту.
- Саламандры способны различать 2 %-ный раствор сахара и 0,03 %-ный раствор хинина. Язык саламандр чувствителен к кислотам и солям. У наземных амфибий химическая чувствительность ниже, чем у водных. У амфибий в коже найдены отдельные тепловые и холодные точки, а также точки, способные воспринимать прикосновение и боль. Это указывает на их чувствительность к перемене температуры, механическим и болевым воздействиям. Известно, что температурный фактор в жизни амфибий играет большую роль, так как при снижении t° до $+7, +8^{\circ}$ они впадают в состояние холодного оцепенения, зарываются в мох, в ил, под корни деревьев, где и перезимовывают до весны и потепления.

Органы обоняния амфибий

- Органы обоняния амфибий, расположенные в передней части головы, более сложны, чем у рыб, и играют одновременно со зрением большую роль при отыскивании пищи.
- При опускании в аквариум мешочка с червяками тритоны тотчас чуют их и начинают искать, наклонив голову.

Слуховые ощущения у амфибий

- Гораздо сложнее устроен и орган слуха амфибий; у них значительно более, чем у рыб, развита способность издавания сильных звуков (кваканья), особенно в период размножения при взаимном нахождении разных полов.
- В экспериментальной ситуации обнаружилось, что на звук хвостатые амфибии не реагируют, бесхвостые амфибии (лягушки) реагируют весьма ограниченно: они, например, никак не реагируют на такие звуки, как хлопанье в ладоши, свист, стрельба; при звуке в 50—1000 колебаний в секунду у них изменяется кривая дыхания, они настораживаются, но биологически значимые для них звуки, например, шлепанье по воде и искусственное кваканье вызывают ответные реакции лягушек — первое побуждает их к прыганью в воду, второе — к ответному кваканью

Зрительные ощущения у амфибий

- Глаза амфибий приспособлены к видению на более далекое расстояние, чем глаза рыб, они дают более отчетливую картину окружающего. Так же, как и рыбы, амфибии воспринимают движение предметов, что связано с питанием некоторых видов амфибий живой движущейся добычей. Лягушка может умереть с голоду, но не схватит неподвижно сидящую близ нее муху; с другой стороны, она будет стараться захватить движущийся даже несъедобный предмет.
- При осуществлении акта питания у лягушки происходит координация движений глаз и подвижного, выбрасываемого наружу липкого языка, обеспечивающего прилипание жертвы, которую лягушка втягивает в рот и заглатывает, обычно закрыв при этом глаза. При нарочитом прикреплении движущейся добычи, лягушка производит выбрасывание языка, а вслед затем осуществляет мнимое заглатывание жертвы. Древесные лягушки, заметив жертву, сами прыгают к добыче, у этих лягушек при отыскивании пищи обоняние играет ведущую роль, так как их добыча неподвижна.
- О различении амфибиями формы и величины предметов сведений нет. Амфибии способны к различению цвета, но главным образом в области коротковолновой части спектра, они чувствительны к ультрафиолетовым лучам и особенно к фиолетовому цвету.
- Координирование деятельности зрительных рецепторов с двигательной активностью амфибий явственно обнаруживается не только при акте питания, но и в поведении, связанном с инстинктом самосохранения. Инстинкт самосохранения, самозащиты у амфибий проявляется весьма своеобразно.

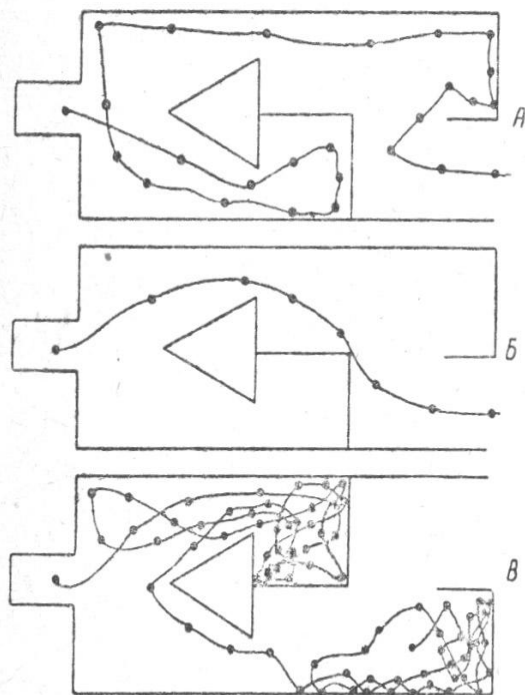
Забота о потомстве у амфибий

- С частичным переходом к наземному образу жизни связано многообразие способов размножения и заботы о потомстве.
- Все эти сложнейшие формы поведения амфибий выработались и эволюционировали под влиянием внешней среды, закрепляясь в формах, наиболее выгодных для процветания вида. Таким образом, у амфибий родители устанавливают определенные конкретные связи между биологически значимыми объектами в виде оплодотворенных яиц и личинок и собой, частями своего тела, благодаря наличию специальных приспособлений на нем для прикрепления, вмещения и сокрытия яиц.
- Они используют предметы окружающей среды, дифференцируя материал, пригодный для стройки (листья, ил, пенистую массу). Они выделяют этот материал из окружающей среды, производят над ним определенные, не только обрабатывающие манипуляции, но и переносят его и конструктивно связывают отдельные части материала, например, делая круговые ограды из ила, приглаживая внутренние стенки кольцевого гнезда, сближая, склеивая края листьев. Все эти действия могут осуществляться лишь при условии дифференцировки животными предметов, т.е. практического анализа окружающей среды и практического синтезирования предметов, включенных в цепь в основном стереотипного инстинктивного проявления поведения животных, выражающегося в уходе за потомством. Этот практический анализ и синтез, конечно осуществляется на базе довольно сложной аналитико-синтетической деятельности их мозга.

Амфибии способны к обучению

- Амфибии способны к обучению, однако их ассоциативные способности не превышают таковые у рыб.
- У лягушки легко выработался отрицательный условный рефлекс на пищевой объект после подкрепления ударом электрического тока. Очевидно, высокая скорость выработки подобных рефлексов связана с тем, что именно так в природе эти животные обучаются распознавать съедобные и несъедобные объекты. Таким образом, отрицательные пищевые рефлексы можно отнести к категории натуральных.
- С другой стороны, лягушки и тритоны в течение длительного времени продолжали попытки схватывания видимой, но недоступной добычи, находящейся за стеклом или помещенной в прозрачный стакан.
- Обучение в лабиринте показало, что, в конце концов, амфибии способны обучаться, однако на это требуется весьма значительное время.
- Экспериментаторы приходят к выводу, что образовавшиеся условные связи амфибий отличаются инертностью, непластичностью и лишают животных возможности переучивания при перемене положительного стимула на отрицательный и обратно.
- Установка на обучение у них практически не вырабатывается.

Ориентировка лягушки в лабиринте



- У наземных амфибий, особенно у жаб, быстро вырабатываются условные пищевые рефлексы: после 4—7 проб неприятных на вкус мохнатых гусениц жаба отказывалась их брать. Точно так же после немногих опытов жабы переставали брать движущиеся кусочки бумаги. Иногда обычное пищевое поведение амфибий затормаживается после одной пробы рыжего муравья или червя, обмакнутого в какой-либо ядовитый химический раствор. У лягушки легко выработался отрицательный условный рефлекс не схватывать насекомое, после того как это схватывание сопровождалось электрическим ударом (опыты Шеффера).
- С другой стороны, лягушки и тритоны длительно не могли приобрести способность затормозить схватывание видимой, но недостижимой пищи, например, находящейся за стеклом, или заключенной в целлулоидный стакан. Они продолжали попытки схватить подобную пищу даже при введении отрицательных раздражителей, например, в том случае, когда кожа их челюстей сильно повреждалась острыми иглами, окружавшими приманку.
- Помещенная в лабиринт лягушка через 120 опытов научилась выбираться к выходу наиболее кратким путем, но при перестановке лабиринта лягушка действовала согласно уже образовавшемуся навыку и не могла быстро переучиться, чтобы выбраться из тупиков к выходу.
- При окрашивании стенок лабиринта — одной в белый, другой в красный цвет — научение лягушки в лабиринте пошло быстрее, но при изменении окраски на обратную, лягушка не могла ориентироваться по цвету положительного стимула, приуроченного к определенному направлению коридора лабиринта и сбивалась в решении. При ориентировке животного в лабиринте обнаружилось, что зрительные стимулы имеют подсобное значение в отношении осязательно-кинестетических.

Рис. 22. Ориентировка лягушки в лабиринте

Формы отражения окружающего мира у амфибий

- Таким образом, формы отражения окружающего мира у амфибий мало отличаются от форм отражения у рыб.
- Амфибии могут реагировать только на ограниченный круг сигнальных признаков, который для них остается постоянным, например, движение добычи или ее запах, вызывающие реакцию схватывания. Съедобный предмет как таковой, не воспринимается амфибиями как пища, если он неподвижен. Следовательно, в предмете выделяется лишь свойство, а не сам предмет: то подвижность, то запах предмета. У амфибий, несомненно, более сложен, чем у рыб, практический синтез раздражителей, обнаруживающийся как при акте питания, так и, в особенности, в многообразии конструктивной их деятельности при гнездостроении.
- В акте питания у амфибий мы наблюдаем интеграцию зрительной и обонятельной рецепции с осязательной, вкусовой и двигательной.
- В меньшей степени, чем у рыб, у земноводных доказано наличие способности к индивидуальному использованию опыта. При этом для установления условно-рефлекторных связей сигнальными раздражителями являются, главным образом, химические и физические.
- Формы отражения окружающего мира у амфибий мало отличаются от форм отражения у рыб.
- Отметим утрату ненужной для взрослых форм земноводных вибрационной чувствительности, столь полезной для типичных водных обитателей — рыб и, наоборот, улучшение более необходимой для жизни в воздушной среде зрительной и слуховой рецепции, весьма расширяющей анализ окружающего, участвующей в осуществлении таких жизненно важных актов, как например, питание, размножение.
- В процессах сложнейшего конструирования гнезд, воспроизводимых при участии зрения, осязания, кинестезии, в актах выбора, переноса, обработки, размещения, скрепления различных материалов (с привлечением глины, пены, листьев и других предметов среды) мы имеем усложненную видовую, стереотипно протекающую деятельность амфибий, связанную с соответственно усложненной аналитико-синтетической деятельностью их мозга.
- У амфибий наземных (жаб) в большей степени, чем у водных (лягушек), развиты тормозные процессы мозга.
- Водные амфибии оказались малоспособными к перестройке поведения при изменении сигнального значения раздражителей — пространственных и цветовых.

Общая характеристика низшего уровня перцептивной психики (по Фабри, 1976) - 1

На низшем уровне перцептивной психики уже представлены все те прогрессивные признаки, которые характеризуют перцептивную психику вообще, но во многих отношениях поведение относящихся сюда животных носит и примитивные черты, сближающие его с поведением нижестоящих животных. Так, основную роль играет ориентация поведения, по-прежнему, по отдельным свойствам предметов, но не по предметам как таковым. Предметное восприятие явно играет еще подчиненную роль в поведении, в котором преобладают ригидные, жестко запрограммированные, сугубо инстинктивные элементы.

Вместе с тем важно подчеркнуть, что, несмотря на преобладание в поведении врожденных элементов, у рассматриваемых нами таксономических групп животных, в частности насекомых, накопление индивидуального опыта, научение играют существенную роль. При этом в процессах научения наблюдается и определенная противоречивость, сочетание прогрессивных и примитивных черт. Специфическая направленность, приуроченность этих процессов к определенным функциональным сферам, как и само подчиненное положение, которое занимает научение по отношению к инстинктивному поведению, несомненно указывают на переходное положение данного уровня психического развития между элементарной сенсорной и развитой перцептивной психикой.

Однако это никоим образом не означает, что насекомым, как и другим представителям рассматриваемой группы животных, недостает пластичности поведения. Наоборот, у них в полной мере проявляется общая закономерность, что усложнение инстинктивного поведения неизбежно сочетается с усложнением процессов научения (и наоборот). Только такое сочетание обеспечивает подлинный прогресс психической деятельности.

Инстинктивное поведение представлено на рассматриваемом уровне психического развития уже весьма развитыми новыми категориями: групповое поведение, общение, ритуализация. Особую сложность приобретают формы общения у видов, живущих огромными семьями, из которых лучше всего изучены пчелы. Язык пчел, этих высших представителей членистоногих, относится к наиболее сложным формам общения, которые вообще существуют в животном мире. Возможно, что новые исследования познакомят нас с поразительными психическими способностями и других насекомых, но на сегодняшний день пчелы представляются нам наиболее развитыми в этом отношении. Наиболее сложные формы инстинктивного поведения закономерно сочетаются у них с наиболее разнообразными и сложными проявлениями научения, что обеспечивает не только исключительную согласованность действий всех членов пчелиной семьи, но и максимальную пластичность поведения особи. Психические способности пчел (как и некоторых других высших насекомых) в некоторых отношениях, очевидно, уже выходят за рамки низшего уровня перцептивной психики.

В ином направлении, чем у членистоногих, шло развитие психической активности у головоногих моллюсков. По некоторым признакам они приблизились к ветви, ведущей к позвоночным, о чем уже свидетельствуют их крупные размеры и отмеченные выше особенности строения нервной системы, и особенно зрительного рецептора, что непосредственно связано с резким увеличением скорости движения по сравнению с другими моллюсками.

Общая характеристика низшего уровня перцептивной психики (по Фабри, 1976) -2

- Поведение головоногих еще совершенно не достаточно изучено, но уже известны многие примечательные их способности. Прежде всего, они выделяются существенным усложнением инстинктивного поведения. У головоногих уже встречаются территориальное поведение (занятие и защита индивидуальных участков), «агрессивность», которая только намечается у высших червей, групповое поведение (стаянная жизнь кальмаров и каракатиц), в сфере размножения появляются ритуализованные формы поведения, что находит свое воплощение в видоспецифическом «ухаживании» самцов за самками. Все это присуще только высшим животным
- Очень важным представляется и то обстоятельство, что впервые у головоногих появляется способность к установлению контактов с человеком, к общению с ним, результатом чего является возможность подлинного приручения этих животных (в отличие от насекомых!).
- Таким образом, головоногие, далеко оставив позади других моллюсков, как и вообще всех низших беспозвоночных, достигли, несомненно, высокого уровня психического развития, во многом сблизившись с позвоночными животными.
- Тем не менее следует думать, что в психической деятельности головоногих действительно сочетаются прогрессивные черты, сближающие их с позвоночными, с примитивными - наследством низших моллюсков. К примитивным чертам относятся и известный «негативизм» научения: головоногие легче научаются избегать неприятных раздражений, чем находить благоприятные. И в этом нетрудно усмотреть общность с поведением животных, обладающих элементарной сенсорной психикой.
- На низшем уровне перцептивной психики находится, очевидно, хотя бы отчасти, и ряд представителей низших позвоночных. Однако в корне различные строение и образ жизни членистоногих и позвоночных являются причиной того, что и их поведение и психика, в сущности, несопоставимы. Так, одной из отличительных особенностей насекомых являются их малые по сравнению с позвоночными размеры. В связи с этим окружающий насекомое мир представляет собой нечто совершенно особое: это не микромир простейших, но и не макромир позвоночных. Человеку трудно себе представить этот мир насекомых с его (с нашей точки зрения) микроландшафтами, микроклиматами и т.д. Хотя насекомые живут рядом и вместе с нами, они живут в совершенно иных условиях температуры, освещения и т.п. Уже поэтому психическое отражение действительности не может у насекомых не быть принципиально иным, чем у позвоночных, да и у большинства других беспозвоночных.
- Но поскольку наиболее общие признаки психического отражения, характерные для данного его уровня, присущи всем упомянутым животным, можно, очевидно, по поводу рассмотренных нами в качестве примера насекомых сказать, что мы имеем здесь дело с типичными проявлениями низшего уровня перцептивной психики, но в формах, отвечающих тем особым условиям жизни этих животных, которые отмечались выше.

Пути эволюции перцептивной психики - 1

«В мире животных процесс эволюции привел к трем вершинам: позвоночные, насекомые и головоногие моллюски. Соответственно высокому уровню строения и жизнедеятельности этих животных мы наблюдаем у них и наиболее сложные формы поведения и психического отражения. Представители всех трех "вершин" способны к предметному восприятию, хотя, очевидно, только у позвоночных эта способность получила полное развитие. У остальных двух групп перцепция развилась своеобразными путями и качественно отличается от таковой у позвоночных. Аналогично обстоит дело и с другими решающими критериями стадии перцептивной психики, не говоря уже о том, что высшего уровня развития перцептивной психики достигли в процессе эволюции вообще только представители позвоночных, и то явно не все. Только у высших позвоночных обнаруживаются все наиболее сложные проявления психической деятельности, которые вообще встречаются в мире животных.

Сравнивая беспозвоночных с позвоночными, необходимо также учесть, что ни головоногие, ни членистоногие не имеют никакого отношения к предкам позвоночных. Путь, ведущий к этим вершинам, отклонился от пути к третьей вершине еще на очень раннем этапе эволюции животного мира. Поэтому высокое развитие морфологических и поведенческих признаков, отмеченных нами у этих животных, является при сравнении с позвоночными лишь аналогией, обусловленной мощным повышением общего уровня жизнедеятельности, характерным для всех трех групп животных»(Фабри,1976).

В поведении животных переплетаются взаимосвязанные, унаследованные инстинкты, условные рефлексы и навыки, приобретенные в индивидуальной жизни.

Постепенно, в ходе эволюции, в связи с развитием головного мозга, индивидуальные навыки усложняются и начинают приобретать все большее и большее значение в поведении животных. Благодаря различным условиям развития и различиям в строении органов и организма, инстинкты также становятся качественно иными. Инстинкты птицы, собаки и обезьяны качественно различны, хотя и обозначаются общим понятием. Общая эволюция поведения животных проходит в основном от стереотипно инстинктивных к индивидуализированным формам.

Усложнение поведения у членистоногих и позвоночных шло разными путями. Так, в типе членистоногих мы видим прогрессивное развитие инстинктивного поведения, достигающего высочайшей степени сложности и совершенства. У многих общественных и одиночных насекомых и целого ряда видов пауков психическая деятельность этого типа достигает необычной высоты, сложности и целесообразности. Это, например, строительные инстинкты пауков, общественные и строительные инстинкты насекомых, инстинкты, связанные с заботой о потомстве и т.п. Каждый из таких инстинктов представляет собой длинную цепь очень точно регулированных и строго повторяющихся действий, которые при обычных условиях существования представляют самые удивительные примеры приспособления животных к совершенно определенным условиям существования. Роль приобретенных компонентов в этих цепях довольно мала. Как отмечает А.Н. Северцов, «эволюция приспособлений при помощи изменения поведения животных здесь пошла в сторону прогрессивного развития наследственно фиксированного поведения (инстинкта)».

Пути эволюции перцептивной психики -

2

- У позвоночных животных эволюция пошла в направлении прогрессивного развития индивидуально-приспособительной деятельности, т.е. наследственно не фиксированных действий. Инстинктивные компоненты поведения у позвоночных в процессе развития особи гораздо сильнее «обрастают» условнорефлекторными и элементами разума. Это наблюдается даже в тех случаях, когда мы имеем дело со сложными инстинктами высших позвоночных, как, например, с гнездостроительными или миграционными инстинктами птиц или родительскими инстинктами у амфибий, птиц и млекопитающих.
- В сравнительном ряду позвоночных можно отметить прогрессивное развитие пластичности поведения и индивидуально-приспособительной деятельности. У рыб и амфибий она в основном сводится к сравнительно простым условным рефлексам, значительно сложнее индивидуально-приспособительная деятельность у рептилий, наибольшая высота она достигает как у птиц, так и у млекопитающих, развиваясь параллельно. Пластичность поведения и у тех, и у других имеет громадное биологическое значение и позволяет высшим представителям этих двух групп быстро приспосабливаться к весьма разнообразным и быстро изменяющимся условиям. Это становится особенно актуальным, когда животным приходится приспосабливаться к изменениям, вносимым в их жизнь человеком.
- Как отмечал А.Н. Северцов, «наибольшее значение приспособлений этого типа мы, конечно, видим при эволюции человека, где они несомненно играли первенствующую роль. Можно сказать, что благодаря развитию сознательно-разумной психики, способность непосредственных предков человека и самого человека к приспособлению повысилась в невероятной степени, и что именно благодаря этой способности человек и занял, не только в ряду млекопитающих, но и в ряду всех животных, доминирующее положение; он может приспособляться в чрезвычайно короткое с эволюционной точки зрения время решительно ко всяким изменениям и условиям существования».

Высший уровень развития перцептивной психики

- К высшим позвоночным относятся только два класса: птицы и млекопитающие, в пределах которых и обнаруживаются проявления высших психических способностей животных.
- Среди низших позвоночных намечаются промежуточные ступени психического развития, характеризующиеся разными сочетаниями элементов низшего и высшего уровней перцептивной психики.

Высший уровень стадии перцептивной психики

Характеристика уровня психического отражения

Элементарные формы мышления, проявляемого в способности к решению задач в практическом, наглядно-действенном плане.

Особенности поведения, связанные с данным уровнем

Готовность к научению, к усвоению способов решения задач, их запоминанию и переносу в новые условия.

Виды живых существ достигших этого уровня развития

Высшие позвоночные: птицы и некоторые млекопитающие.

Развитие нервной системы высших ПОЗВОНОЧНЫХ

- Центральная нервная система позвоночных животных состоит из спинного и головного мозга, лежащих внутри позвоночного столба и черепа. Головной мозг разделяется на пять отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый. Эти части мозга имеют различное относительное положение и разную относительную величину у разных классов позвоночных.
- Головной мозг зародышей позвоночных развивается из мозговой трубки. В переднем конце мозговой трубки зародыша образуется пузырь, в дальнейшем делящийся на три части: передний, средний и задний мозговые пузыри. В процессе развития из заднего пузыря образуются продолговатый мозг и мозжечок, из среднего - средний мозг и из переднего - полушария головного мозга и промежуточный мозг.
- Функции этих отделов головного мозга хорошо изучены как у животных, так и у человека.
- Продолговатый мозг, например, регулирует деятельность важнейших жизненных процессов - дыхания, пищеварения и кровообращения. Мозжечок имеет отношение к согласованности движений и напряжению мышц. Средний мозг регулирует движения, связанные с раздражениями, идущими от органов чувств (зрение, слух).
- Промежуточный мозг, наряду с регуляцией ряда сложных движений, связанных, главным образом, с переживанием различных чувств, воспринимает вкусовые, обонятельные, зрительные, слуховые, осязательные и болевые раздражения.
- Передний мозг, или большие полушария, является центром личного опыта и активных действий. Его функции усиливаются и усложняются на высших ступенях развития животного мира.
- Чем выше стоит по своему развитию позвоночное животное, тем сложнее становится строение его головного мозга. Особенно разрастаются большие полушария, которые у высших животных образуют на своей поверхности кору, состоящую из ряда слоев нервных клеток (серое вещество мозга), и прикрывает собой все остальные отделы мозга.
- Развитие нервной системы не происходит как равномерный, прямолинейный процесс. В зависимости от условий эволюции животного мира изменяется и усложняется строение нервной системы с разными отклонениями и упрощениями. Например, обонятельные области мозга и обонятельные ощущения у рыб относительно развиты гораздо больше, чем у птиц, так как в воде чаще приходится ориентироваться с помощью обоняния, а в воздухе - главным образом, зрением.
- Зрительные центры мозга и мозжечок у птиц относительно более развиты, чем такие же центры мозга у млекопитающих. Соответственно этому у птиц также особенно хорошо развиты зрительные ощущения и способность согласования движений. Обонятельные области собак превосходят обонятельные доли человеческого мозга. Всем известно, что собаки воспринимают запахи гораздо лучше человека: ищейки находят след по запаху за много метров, а охотничьи собаки чуют дичь в воздухе.
- Специальное развитие той или иной области головного мозга и соответствующих органов чувств и ощущений объясняется приспособлением животных к условиям жизни и является результатом длительного процесса естественного отбора.
- Мозг достигает своего наивысшего развития у млекопитающих. У этих животных чрезвычайно усложняется кора больших полушарий, которая образует складки (извилины) и борозды. Внутреннее строение коры головного мозга также усложняется по мере перехода от низших к высшим формам животных.
- Особенно усиливается развитие лобных и теменных областей полушарий головного мозга.

Локомоция

Локомоция (*от лат. locus — место и motio — движение*) — передвижение, разновидность движений животных и человека, связанная с их активным перемещением в пространстве.

К локомоции относятся плавание, полёт, различные виды наземного передвижения (в том числе ходьба и бег человека). Локомоция играет огромную роль в жизни животных: передвигаясь, они ищут пищу, спасаются от врагов и т. и.

Существует много способов локомоции — от простейшего амёбоидного движения некоторых одноклеточных до сложных локомоторных актов.

Типы локомоции менялись и усложнялись в процессе эволюции животных, во многом определяя и особенности их строения. Появление новых типов локомоции связано с совершенствованием двигательного аппарата, органов чувств и особенно центральной нервной системы.

Наиболее сложна и многообразна локомоция у позвоночных — яркий пример взаимосвязи формы и функции в эволюции: плавание, полёт, планирование, лазание, прыгание, брахиация (или качание на руках), хождение и бег на 4 или 2 ногах.

Различные аллюры, или походки (шаг, рысь, иноходь, четырёхногий или двуногий рикошет, галоп), в отличие от способов локомоции, определяются не строением двигательного аппарата, а различиями в координации работы конечностей.

Становление локомоции в филогенезе

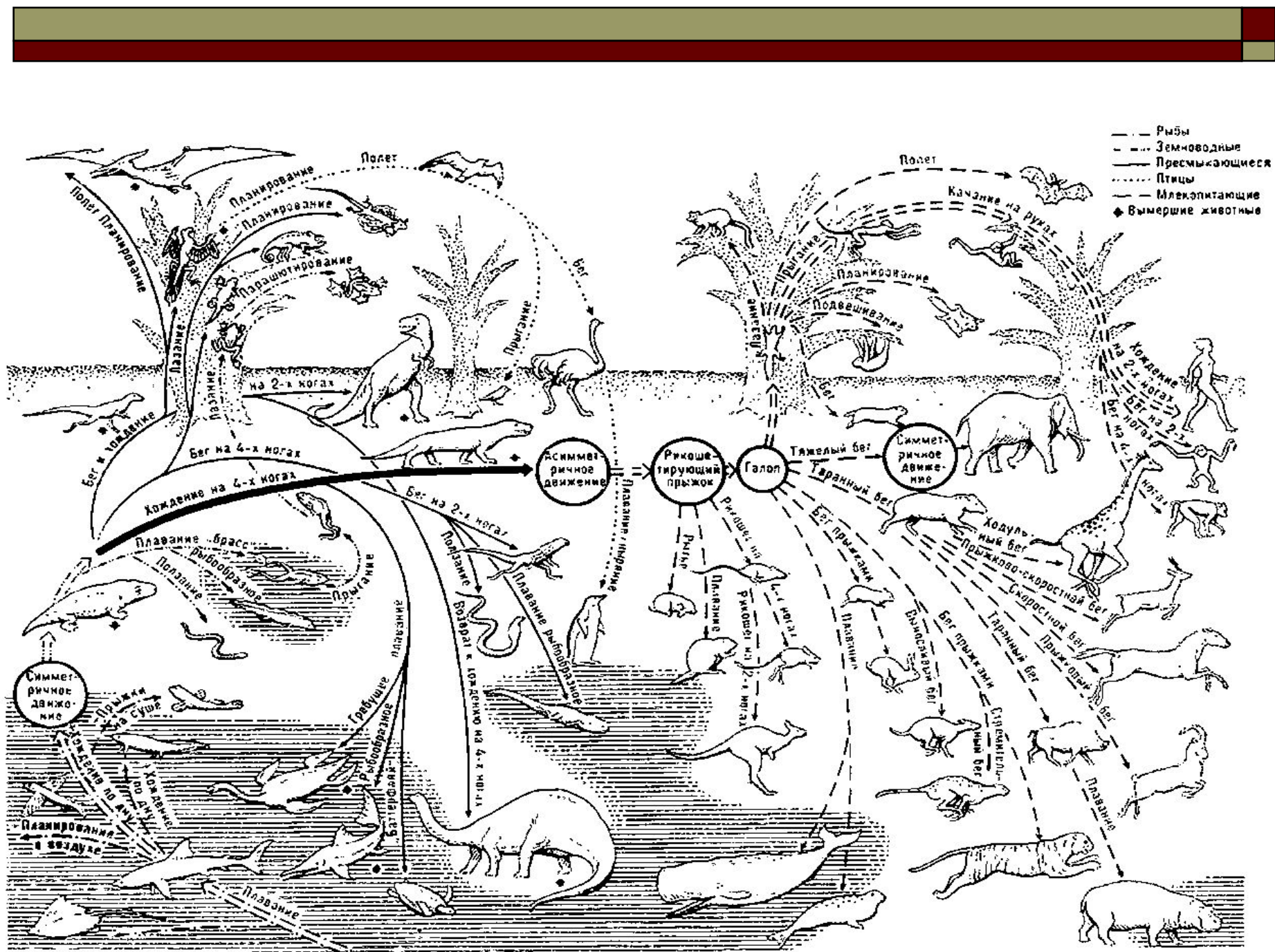
Исходный способ локомоции — плавание путём изгибания тела в горизонтальной плоскости.

С выходом на сушу главным органом локомоции становятся конечности. В основе локомоции наземных позвоночных лежит хождение, а при скоростной локомоции — бег на 4 или, реже, 2 ногах.

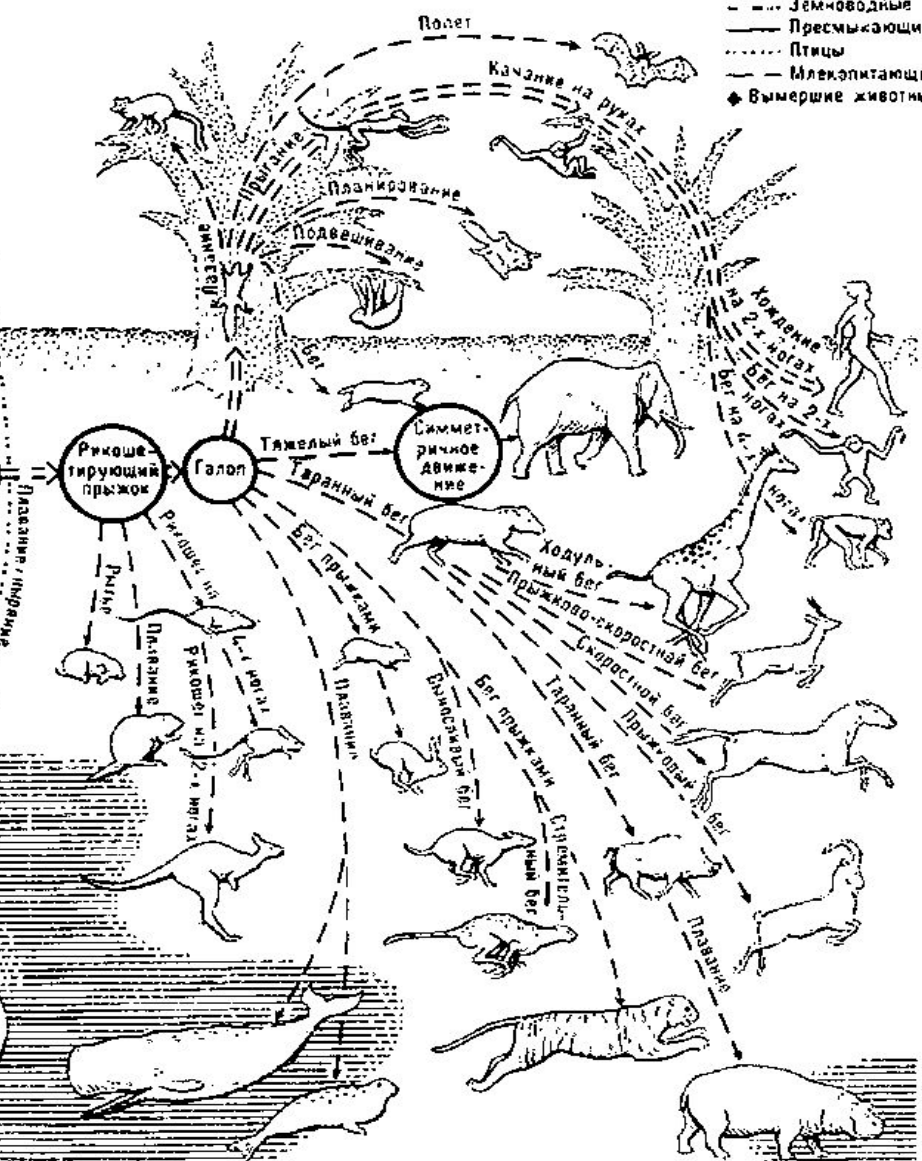
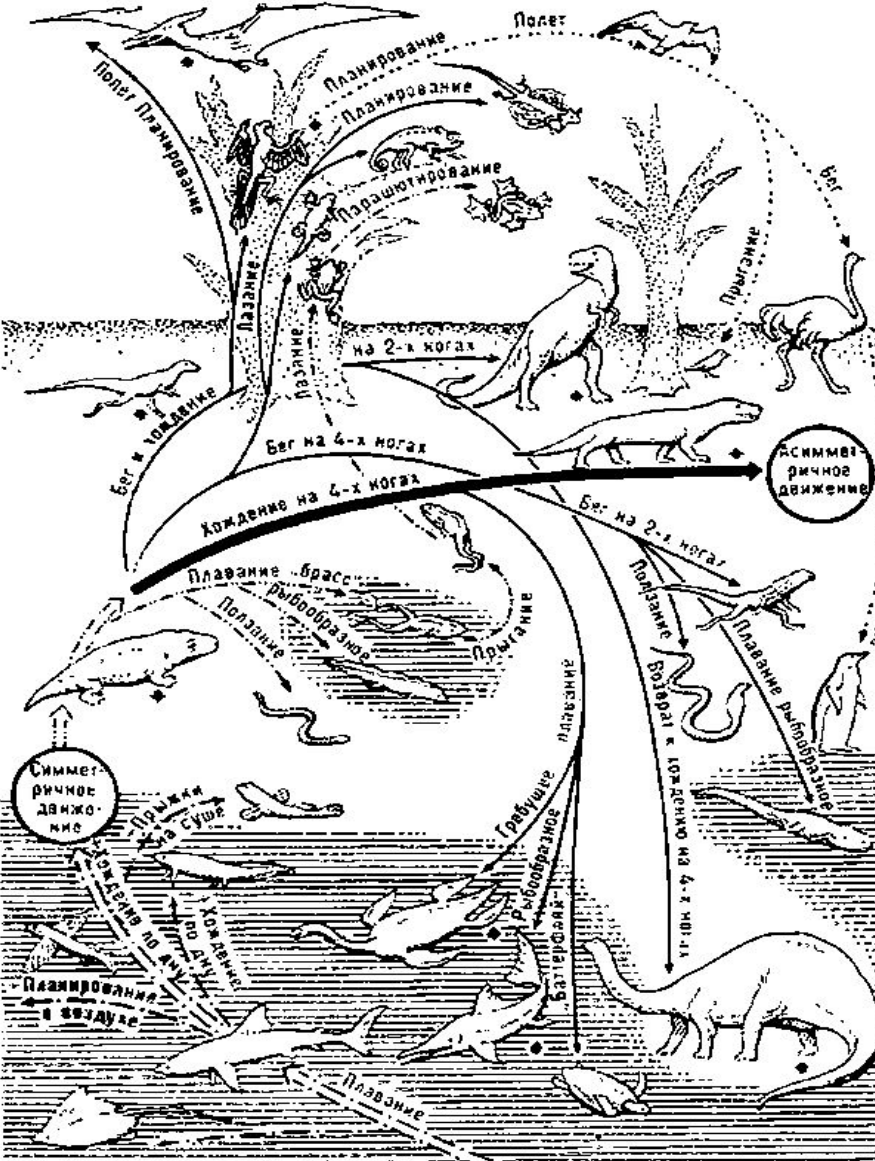
Различают 2 главных типа наземной локомоции: симметричную — конечности работают поочередно (за передней лапой всегда следует диагональная от неё задняя, редко наоборот) или попарно (в каждой паре одна передняя и одна задняя конечность) и асимметричную — за поочередной или синхронной работой передних лап в движение включаются задние.

Первые наземные позвоночные передвигались с помощью симметричной локомоции — шага, когда все лапы работают поочередно с равными интервалами. Потребность в более быстрой локомоции при несовершенстве самого аппарата движения привела к изменению ритма: интервал в работе диагональных конечностей уменьшился, а односторонних увеличился — появились рысеобразный шаг, а затем и рысь с её в унисон работающими диагональными конечностями.

Лишь при коренном усовершенствовании двигательного аппарата (это совпало с появлением млекопитающих) развились иноходь, при которой в унисон работают конечности одной стороны, и асимметричная локомоция, более эффективная и скоростная, чем симметричная. Так возник четвероногий рикошет; от него произошёл галоп — наиболее прогрессивная локомоция, характерная для млекопитающих.



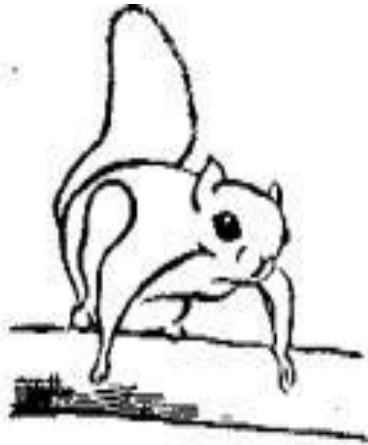
- Рыбы
- - - Земноводные
- Пресмыкающиеся
- Птицы
- Млекопитающие
- ◆ Вымершие животные



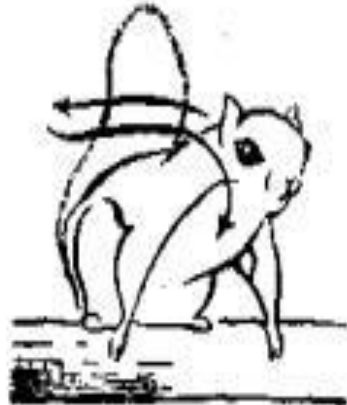
Локомоция у позвоночных

- Мышечная система позвоночных состоит из симметрично расположенных вдоль тела сегментов. Правда, по сегментное расположение мышц выражено у хордовых слабее, чем у членистоногих и червей, а у высших представителей позвоночных оно сильно нарушено. Различают соматическую мускулатуру, обслуживающую эффекторные органы, и висцеральную - мускулатуру внутренних органов и кожи. Соматическая мускулатура состоит всегда из поперечнополосатых мышечных волокон.
- Конечности позвоночных представлены непарными и парными образованиями. Непарные конечности имеются только у круглоротых и рыб. Это спинной, заднепроходный и хвостовой плавники. Парные конечности, передние и задние, сильно различаются у разных позвоночных соответственно своей функции (плавники, крылья, лапы, ласты, ноги, руки), однако сравнительное изучение строения их скелета позволяет отчетливо проследить эволюционные преобразования от общей примитивной начальной формы.
- Основная функция конечностей состоит у всех животных в локомоции, в перемещении животного в пространстве. Однако у многих членистоногих и позвоночных, сюда добавляется еще функция опоры приподнятого над субстратом тела. Поэтому в этих случаях говорят об опорно-локомоторной функции конечностей. Не вдаваясь здесь в детальное рассмотрение разнообразных форм этой основной функции конечностей позвоночных, укажем лишь на некоторые существенные моменты.
- Видный советский ученый Н. А. Бернштейн писал, что постепенно назревшая в филогенезе потребность в быстрых и мощных движениях привела на одной из его ступеней к возникновению и параллельному развитию "костно-суставных кинематических цепей скелета" и поперечнополосатой мускулатуры, снабженной соответственными нервными образованиями. У позвоночных эти скелетно-мышечные системы ("неокинетические системы", по Бернштейну) получают существенное прогрессивное развитие по сравнению с членистоногими, причем особенно это относится к рассматриваемым здесь высшим позвоночным, в частности к их локомоторным способностям. Бернштейн указывает в этом отношении на глубокие качественные различия между низшими и высшими позвоночными, обусловленные усложнением возникающих перед организмом двигательных задач, возрастанием разнообразия реакций, требующихся от организма, более высокими требованиями в отношении дифференцированности и точности движений. "Достаточно напомнить, - пишет Бернштейн, - насколько, например, аэродинамический полет птицы сложнее почти полностью гидростатического плавания рыбы или насколько богаче по контингентам участвующих движений охота хищного млекопитающего по сравнению с охотой акулы. Молодая отрасль проворных теплокровных млекопитающих победила тугоподвижных юрских завров именно своей более совершенной моторикой"

Специфические движения летяги для определения удаленности предметов



Летяга «прицеливается» перед прыжком: приподнявшись, животное производит боковые движения головой в горизонтальной плоскости.



Подобные ориентирующие движения животные производят особенно часто при передвижении в незнакомой местности (по Смирину и Орлову)

Современные этологические исследования локомоторной активности

- В современных этологических исследованиях локомоторная активность изучается в ее видотипичных проявлениях как адаптация к специфическим условиям существования: разновидности и особенности ходьбы, бега, прыганья, лазанья, плавания, полета и т. д. определяются особенностями образа жизни и служат важным приспособлением к окружающей среде. Вместе с тем всем формам локомоции присуща ритмичность, выражающаяся в том, что движения выполняются в четкой последовательности многократно и относительно стереотипным образом (хотя поведение животного в целом при этом не является стереотипным). Эта ритмичность основана на эндогенной центрально-нервной стимуляции и проприоцепторной обратной связи. Помимо проприоцепторной чувствительности внешние импульсы лишь регулируют эти ритмы, соотносят их параметры (сила, скорость, длительность движений и т. д.) с конкретными условиями тех ситуаций, в которых оказывается животное. В частности, внешние раздражения вызывают начало или конец локомоторных движений, хотя и это может произойти в результате эндогенной стимуляции.
- При этом необходимо, правда, учесть, что локомоторная активность включает в себя и ориентировочные компоненты, имеющие, конечно, и определенное познавательное значение. Так, например, прыгающие животные, особенно древесные, должны перед прыжком точно "рассчитать" расстояние. Как показали советские исследователи поведения животных В. М. Смирин и О. Ю. Орлов, это делается с помощью особых движений "взятия параллакса" (рис. 42). Оказавшись в новом месте, летяга "прицеливается" к разным предметам, это же она делает перед каждым прыжком, хотя со временем число таких движений уменьшается. В итоге уходящее от опасности животное придерживается заранее "отработанного" пути без лишних движений и совершает прыжки с поразительной точностью.

Манипулирование

- Эффекторные органы позвоночных всегда выполняют сразу несколько функций - помимо основной функции еще большее или меньшее число дополнительных. В этом проявляется мультифункциональность этих органов. Что касается конечностей высших позвоночных, то, как уже отмечалось, их основой является опорно-локомоторная функция; все же дополнительные их функции сводятся к разнообразным формам манипулирования предметами (пищевыми или несъедобными). Особый интерес представляют для зоопсихолога формы манипулирования передними конечностями, которые в процессе эволюции привели к орудийной деятельности приматов и тем самым стали важнейшей биологической предпосылкой зарождения трудовых действий у древнейших людей.
- Говоря о манипуляциях, дополнительных функциях передних конечностей у высших позвоночных, необходимо иметь в виду, что сложные и разнообразные дополнительные функции присущи у этих животных и ротовому аппарату, причем существует далеко идущее функциональное взаимодействие между этими двумя основными эффекторными системами. Поэтому целесообразно анализировать дополнительные функции передних конечностей и ротового аппарата в комплексе. Так, например, у взрослых лисиц обнаруживается 45 дополнительных функций передних конечностей и ротового аппарата, у барсука - 50, у енота - около 80, а у низших обезьян (макаков и павианов) - свыше 150 (данные Фабри).
- Важно отметить, что по мере специализации млекопитающих в сфере локомоции часть дополнительных функций передних конечностей передается челюстному аппарату. Так, например, в ряду медведь - енот - барсук - лисица конечности лисицы в наибольшей степени приспособлены к продолжительному быстрому бегу. Но при этом дополнительные (манипуляторные) функции конечностей сводятся к минимуму и соответствующие жизненно необходимые движения (например, в сфере питания) выполняются почти исключительно ротовым аппаратом. Как раз наоборот обстоит дело у медведей.
- Если иметь в виду познавательное значение манипулирования, то следует особенно выделить те его формы, при которых животное удерживает предмет перед собой свободно на весу обеими или одной конечностью. Такая фиксация предмета дает животному наилучшие возможности для комплексного (оптического, ольфакторного, тактильного, кинестетического и пр.) обследования, особенно в ходе деструктивного воздействия на него (практического анализа). По данным, полученным Фабри, это дает при известных условиях обезьянам, а отчасти и другим способным на это млекопитающим, наиболее всестороннюю и разнообразную информацию, необходимую для развития высших форм психической активности. Оказалось, что медведи владеют тремя способами фиксации объекта на весу, еноты - шестью, низшие обезьяны и полуобезьяны - тремя десятками таких способов! К тому же только обезьяны обладают достаточно развитыми двигательными возможностями, чтобы произвести подлинный деструктивный анализ (расчленение) объекта на весу.
- первым начинает функционировать челюстной аппарат, позже появляются движения передних конечностей, которые, однако, вначале еще нуждаются в поддержке более сильной системы челюстного аппарата. Впоследствии движения конечностей становятся все более сильными и самостоятельными и одновременно все более разнообразными, т. е. возрастает их мультифункциональность. Ряд функций, в частности хватательные, первоначально выполнявшиеся челюстями, переходит при этом к конечностям. Вершиной этого развития являются дифференцированные движения, выполняемые только одной конечностью. Как уже отмечалось, прогрессивное развитие дополнительных двигательных функций передних конечностей являлось и является важнейшим фактором психического развития.

Комфортное поведение.

Сон и покой

- Разновидностью манипулирования можно отчасти считать комфортное поведение, служащее уходу за телом животного, с той лишь особенностью, что объектом манипулирования является не посторонний предмет, а именно собственное тело. Но, кроме того, сюда относятся и нелокализованные движения, производимые всем телом и лишенные специальной пространственной направленности. В итоге можно выделить следующие категории комфортных движений: очищение тела, потряхивание, почесывание (определенного участка тела об субстрат), катание по субстрату, купание (в воде, песке и т. д.).
- Комфортное поведение широко распространено и среди членистоногих (достаточно вспомнить, как муха чистит лапками голову, крылья и т. п.), иногда встречаются и специальные морфологические образования или даже органы для очищения тела. Инстинктивная природа комфортных движений обнаруживается в видоспецифичности их выполнения, равно как в строгой фиксированности участков тела, очищаемых тем или иным органом и способом. Столь же четко видотипичными являются и позы сна и покоя. Так, например, у зубров, бизонов и их гибридов было описано всего 107 видотипичных поз и телодвижений по 8 сферам поведения (исследования М. А. Дерягиной). Наибольшее число поз (2/3) приходится на сферы сна, покоя и комфорта. При этом любопытно, что у детенышей (до 2-3 месяцев) всех трех изученных групп животных видотипичные различия в этих сферах еще не выражены. Напрашивается вывод, что эти различия формируются постепенно в более позднем возрасте.
- Если рассмотреть одну из форм комфортного поведения, облизывание, то, согласно Дерягиной, оказывается, что только бизон облизывает стоя корень хвоста или приподнятую переднюю ногу, но только зубр облизывает стоя бедра задней ноги и т. д. Если не считать гибридов, то существуют несколько способов облизывания, из них присущих только зубру - один, только бизону - четыре, общих зубру и бизону - четыре. Здесь опять проявляются четкие различия в инстинктивных движениях у близкородственных видов (зубр и бизон рассматриваются иногда даже как подвиды).

Сенсорные способности

- В полном соответствии с высокоразвитыми эффекторными системами высших позвоночных находится и высокий уровень их сенсорных способностей. Наибольшее значение имеют органы слуха и равновесия (внутреннее ухо, начиная с земноводных - дополнительно среднее ухо, а у млекопитающих также и наружное ухо), обоняния (обонятельные мешки и раковины) и зрения (глазные яблоки). Хорошо развиты также кожная и мышечная (тактильно-кинестетическая) и термическая чувствительность, вкус, а в ряде случаев и другие виды чувствительности (электрическая, вибрационная и др.). Соответственно развиты у позвоночных и разные таксисы.
- Зрение лучше всего развито у птиц и приматов. Оно играет важную роль в их пищедобывательной, оборонительной, воспроизводительной и других формах поведения, обеспечивая четкую ориентацию животного в пространстве. Особое значение приобретает зрение при дальней ориентации мигрирующих птиц, а также внутритерриториальной ориентации млекопитающих. Хорошо изучена, например, ориентация птиц по топографическим признакам (например, береговой линии), поляризованному освещению небосвода и астрономическим ориентирам - солнцу, звездам. Последний случай представляет собой наглядный пример ориентации на основе менотаксисов.
- У многих млекопитающих ориентация на своей территории (индивидуальном участке или территории стада) осуществляется с помощью фото- и хемоменотаксисов (по оптическим и ольфакторным меткам). Кроме того, даже у хуже видящих млекопитающих (например куньих) зрение играет немаловажную роль при ориентации по подвижным объектам, особенно во время ловли добычи. Даже животные с определенно плохим зрением, как, например, моржи, которые над водой близоруки, пытаются ориентироваться с помощью не только обоняния, но и зрения, особенно, опять-таки, когда имеют дело с подвижными объектами (приближающимися к ним животными или людьми).
- Наиболее мощным зрением, очевидно, во всем мире животных обладают хищные птицы. Достаточно сказать, что сокол способен при благоприятных условиях увидеть сидящего голубя на расстоянии почти полутора километров. Равным образом грифы находят свой корм (трупы животных) на огромном удалении с помощью зрения. Но они не в состоянии обнаружить прикрытые останки животных. Но это относится лишь к птицам, обитающим в степных просторах восточного полушария. Грифы же Центральной и Южной Америки (например, черные американские грифы), разыскивающие пищу в густых лесах, не могут пользоваться зрением и находят ее, как это ни кажется невероятным, не менее успешно и с не меньшего расстояния с помощью обоняния. Аналогично обстоит дело и у млекопитающих. У копытных, обитающих на открытых пространствах, сильнее развито зрение, чем у их родственников, живущих в лесах, даже если животные принадлежат к одному и тому же роду (например, бизон - преимущественно степное животное - и зубр - обитатель лесов).

Сопоставление роли зрения и обоняния в ЖИЗНИ ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

- Сопоставление роли зрения и обоняния в жизни высших позвоночных показывает, что у большинства млекопитающих ведущую роль играет обоняние, которое достигает у них удивительной остроты (только акулы могут в этом отношении сравниться с ними). Так, крот чувствует добычу сквозь толщу земли, белый медведь - сквозь лед. Бурый медведь чувствует на расстоянии 20 метров мед, зарытый в землю на глубину 50 сантиметров. Хорошо известны поразительные обонятельные способности собак и копытных.
- Однако, как уже отмечалось, в каждом конкретном случае степень развития обоняния (и соответствующих морфологических структур в рецепторе и головном мозге) определяется особенностями биологии вида. Так, например, по Б. С. Матвееву, даже у родственных видов, обитающих в сходных условиях, но различающихся по биологии, - у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*) - наблюдаются существенные сенсорные различия. Полевые мыши поедают разнообразный корм - много семян, а также животный корм, полевки же - преимущественно зеленый корм, который всегда имеется в избытке. Вследствие этого обоняние развито у полевой мыши сильнее, чем у полевки.

Ориентировочно-исследовательская активность

ЖИВОТНЫХ

- Одним из показателей уровня психического развития животных, несомненно, является степень развития у них ориентировочно исследовательской активности. Вот что пишет по этому поводу Б.Ф. Сергеев: "Тех, кому посчастливилось близко познакомиться с человекообразными обезьянами у нас на Севере, где они, помещенные за решетку и тщательно опекаемые человеком, освобождены от всех забот (добывания пищи, необходимости всегда быть начеку, ежедневного строительства гнезд для ночлега и др.), а потому имеют достаточно большой досуг, поражает, сколько времени и с каким самозабвением шимпанзе способны предаваться изучению любой игрушки, любого сложного предмета, оказавшегося у них в клетке. Самое удивительное, что эта игра, продолжающаяся часами, осуществляется совершенно бескорыстно. Конечно, животное, разобрав последовательно шесть матрешек, не откажется съесть орех или сливу, оказавшуюся на месте седьмой, но интерес обезьяны к игрушке сразу же коренным образом изменится: больше уже она не будет подолгу возиться с матрешками, разнимать их и пытаться складывать снова, засовывать одну половинку в углубление другой, исследовать это углубление пальцами, стучать матрешек друг о друга или бросать на пол, прислушиваясь к звукам, которые они издадут. Теперь, получив игрушку в собранном виде, шимпанзе, не теряя времени даром, доберется до сливы, если ее туда положили, и тотчас же теряет интерес к самой матрешке, а если внутри ничего не найдет, то может не на шутку рассердиться, но играть с матрешками все равно больше не будет.
- Аналогичные реакции животных по изучению отдельных предметов, элементов среды или изменений в окружающей обстановке получили название ориентировочно-исследовательского рефлекса, или ориентировочно-исследовательской деятельности. Правда, в таком объеме, как у шимпанзе, мы больше ни у кого из животных не обнаружим интереса к незнакомым и явно бесполезным, с утилитарной точки зрения, предметам или явлениям. Даже мартышки и прочие низшие обезьяны гораздо менее любознательны, чем антропоиды. О других животных и говорить не приходится. Собака, например, заинтересовавшись незнакомым предметом, скорее всего, ограничится тем, что тщательно его обнюхает. Значительно реже собаке захочется взять незнакомый предмет в зубы или потрогать его лапой.
- По степени развитости ориентировочно-исследовательского рефлекса с шимпанзе могут поспорить только дети, и то не раньше, чем достигнут одного года. Зато к 3-4 годам, когда малыши овладеют речью, она становится новым механизмом познания окружающего мира. В жизни каждого ребенка бывает период, когда слова "почему", "зачем" и "как" он произносит чаще всех остальных слов.

Развитие ориентировочно-исследовательской деятельности в филогенезе

- Развитие ориентировочно-исследовательской деятельности в **филогенезе** изучено совершенно недостаточно. На самых ранних этапах эволюции организмов у них нет еще и намека на возможность осуществления ориентировочных реакций. В этот период окружающая среда оказывает непосредственное влияние на метаболизм клеток и тканей. Позже возникают специальные структуры, воспринимающие изменения среды и передающие информацию исполнительным элементам нервной системы. На этом этапе развития анализ раздражителей, воздействующих на организм, осуществляется только по их биологическому качеству и в связи с их значимостью.
- Намного позже в ходе филогенетической эволюции живые организмы приобрели способность "проводить анализ" внешних раздражителей по их физическим параметрам независимо от биологического значения этих воздействий, что представляет собой качественно новую ступень в развитии отражения внешнего мира центральной нервной системой животных, так как этим была заложена основа для восприятия биологически индифферентных раздражителей - важнейшего завоевания эволюции. Оно создало условия для неизмеримо более точных и дифференцированных реакций на внешние воздействия. Только с этого момента можно говорить о наличии у животных высшей нервной деятельности как таковой, т.е. о развитии у них способности к образованию индивидуально приобретаемых временных связей между бесчисленным множеством индифферентных раздражителей и ограниченным набором реакций организма. Это значительно увеличило приспособляемость животных к меняющимся условиям среды.

Способность воспринимать и анализировать индифферентные раздражители

- Способность воспринимать и анализировать индифферентные раздражители - необходимая предпосылка для того, чтобы они оказались в состоянии вызывать ориентировочную реакцию животных. Ориентировочный рефлекс - многокомпонентная реакция организма на новизну в самом широком значении этого слова, направленная на обеспечение всестороннего анализа внешних раздражителей. Сюда входят такие реакции, которые обычно скрыты от наблюдателя, например рефлекторное повышение чувствительности рецепторных клеток, и такие бросающиеся в глаза общеповеденческие реакции, как поворот и настораживание ушей, поворот головы, конвергенция глаз на рассматриваемом предмете, приноживание, сближение с заинтересовавшим предметом и прочие реакции, направленные на его изучение. Кроме вычленения и анализа новых раздражителей ориентировочный рефлекс играет важную роль в процессах обучения. Он обеспечивает активацию нервных центров, повышая их возбудимость до уровня, необходимого для замыкания временной связи.
- Ориентировочный рефлекс обладает двумя важнейшими особенностями. Во-первых, неспецифичностью. Для возникновения ориентировочной реакции безразлично, с каким раздражителем встречается животное: со зрительным, звуковым, обонятельным или термическим. Любой из них вызовет ориентировочный рефлекс. Для проявления ориентировки необязательно даже появление нового раздражителя, достаточно изменения характера, давно действующего и уже утратившего способность вызывать ориентировочный рефлекс. Он возникнет при увеличении или уменьшении силы раздражителя, частоты его появления, при изменении локализации его в пространстве, скорости его передвижения и т.д. Во-вторых, ориентировочный рефлекс способен угашаться в результате повторных воздействий раздражителя и увеличения вероятности его очередного появления.

Общение у высших позвоночных

У высших позвоночных особой сложности достигают и процессы общения. Как и у других животных, средства коммуникации включают у них элементы различной модальности - ольфакторные, тактильные.

Ольфакторная сигнализация, т. е. передача информации другим особям химическим путем, преобладает в территориальном поведении, особенно при маркировке местности у хищных и копытных. Для этого служат специальные железы, расположенные в различных участках кожи и выделяющие специфический пахучий секрет. Последний распространяется по воздуху или наносится на различные предметы (стволы и ветки растений, камни и т. д.). Пахучие метки производятся также с помощью испражнений. Выделениями пахучих желез маркируется и след, что способствует нахождению друг друга особями одного вида. Однако во всех этих случаях общение существенно не отличается от того, что мы наблюдаем, скажем, у насекомых.

Видотипичные, инстинктивные компоненты поведения позвоночных, служащие для акустического и оптического общения между животными, как правило, ритуализованы. Оптическое общение осуществляется прежде всего с помощью выразительных поз и телодвижений, о чем уже говорилось выше. Видоспецифические отличия выражаются часто в мало заметных человеку, но четко генетически фиксированных деталях, вызывающих совершенно специфические, зачастую ритуализованные реакции у особей того же вида. Особенно часто такие различия наблюдаются у близкородственных животных, причем прежде всего в сигнальных системах, связанных с размножением. Здесь они служат одним из факторов биологического разграничения видов.

Зоосемантика звуковых сигналов ПТИЦ

- Зоосемантика звуковых сигналов птиц охватывает практически все сферы их жизнедеятельности. Эти сигналы служат опознаванию особи (в частности, ее видовой принадлежности), оповещению других особей о физиологическом состоянии экспедиента (сюда относится, например, "попрошайничество") или об изменениях в окружающей среде (появление врага или, наоборот, кормового объекта и т. п.). При этом богатые зоопрагматические средства птицы позволяют экспедиенту передавать перцепиенту весьма детализованную информацию. Так, грач, подлетающий с кормом к гнезду, оповещает об этом насиживающую самку криком, могущим иметь четыре разных оттенка, на которые самка также отвечает разными звуками. Эти оттенки голосовых реакций птиц подчас настолько тонки, что не воспринимаются человеческим ухом.
- Очень большое значение имеют не только четкие межвидовые различия акустического общения, но и индивидуальные, по которым особи узнают друг друга (самец - самку, птенцы - родителей и друг друга, члены стаи - друг друга и т. п.). Интересно, например, что, по данным В. Г. Торпа, в ряде случаев совместно поющие партнеры откликаются только на голос друг друга, но не реагируют на пение других особей. Особенно индивидуально различными являются территориальные крики птиц, оповещающих о занятости участка.

Ригидность и пластичность в поведении ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

- Как уже указывалось, вопреки еще распространенному мнению инстинктивное поведение не теряет своей значимости в процессе эволюции, так как оно принципиально не может замещаться изучением. Подчеркнем еще раз, что инстинктивное поведение является видовым поведением, научение - индивидуальным, и поэтому ничем не оправдано противопоставление этих двух основных категорий психической деятельности в качестве якобы различных генетических ступеней. На самом деле, как мы могли убедиться, прогресс инстинктивного поведения, в частности в ряду позвоночных, неразрывно связан с прогрессом индивидуально-изменчивого поведения, поэтому позвоночные с высокоразвитыми формами научения обладают и не менее развитыми сложными формами инстинктивного поведения.
- Вместе с тем темпы эволюционных преобразований и специфическая роль в эволюции у инстинктивного поведения и научения различны. Главным образом, как показал Северцов, это относится к высшим позвоночным, особенно млекопитающим, у которых психика приобретает значение решающего фактора эволюции благодаря сильному развитию процессов научения, в том числе в высших их проявлениях - интеллектуальных действиях. Но при этом сохраняется в полной мере значение инстинктивной основы поведения, равно как медленно совершающихся изменений инстинктивного поведения. Приведенные примеры в достаточной мере показывают большое разнообразие истинных инстинктивных движений у высших позвоночных, вполне видотипичных, генетически фиксированных и достигающих в ряде случаев большой сложности. Конечно, и у высших позвоночных инстинктивные компоненты служат прежде всего для пространственно-временной ориентации наиболее жизненно важных поведенческих актов. Пространственная ориентация осуществляется и здесь на основе таксисов: тропо-, тело- и менотаксисов, т. е. типичных врожденных элементов поведения, к которым, однако, прибавляются мнемотаксисы, характеризующиеся индивидуальным запоминанием ориентиров. В последнем случае мы уже имеем дело с накоплением индивидуального опыта, и поскольку именно мнемотаксисы играют в жизни высших позвоночных особенно большую роль, то, следовательно, врожденные способы ориентации существенно обогащаются здесь индивидуально приобретаемыми способами.
- В этой связи следует отметить, что, как и у других животных, биологическая адекватность реагирования на компоненты окружающей среды обеспечивается и у высших позвоночных именно инстинктивными элементами поведения. Биологически значимые объекты встречаются в окружающей животное среде в весьма разнообразных и, главное, постоянно меняющихся видах. Мы уже знаем, что их потребление или избегание, т. е. адекватное реагирование на биологические ситуации, возможно лишь в том случае, если животное руководствуется некими постоянными признаками этих объектов и ситуации. Именно это и происходит на генетически фиксированной, врожденной основе, когда животное реагирует на ключевые раздражители. К высшим позвоночным это относится точно так же, как к нижестоящим животным. Но у первых реакции на ключевые раздражители в очень большой степени конкретизируются индивидуальным опытом, становятся более четко направленными на объекты инстинктивного поведения, так как дополнительно ориентируются хорошо развитым предметным восприятием. Тем самым инстинктивные действия приобретают и известное познавательное значение для животного, ибо помогают ему при ознакомлении с окружающей действительностью.

Инстинктивное поведение достигает у высших позвоночных в ритуализованном общении

- Особенно высокого уровня развития инстинктивное поведение достигает у высших позвоночных в ритуализованном общении животных друг с другом.
- Именно в сфере общения инстинктивные формы поведения достигают наибольшей стереотипности.
- Совершенно ясно, что иначе, без жестко фиксированных зоопрагматиче-ских средств, не может быть взаимопонимания между животными, т. е. не может быть подлинной передачи информации.
- Вместе с тем именно полноценное общение является необходимым условием для высшей интеграции в области поведения - интеграции поведения отдельных особей и целых сообществ.

Приобретаемые элементы общения

- У многих птиц птенцы не смогут петь видотипичным образом, если своевременно не слышали пения своих родителей. Несомненна роль научения и в образовании индивидуальных особенностей звукового общения, а также в многочисленных случаях акустического подражания у взрослых птиц. В последнем случае оказалось, что заимствованные звуки могут служить для общения наряду с собственными. На этой основе развивается межвидовое общение птиц, т. е. передача информации между особями разных видов. Здесь индивидуально приобретенные коммуникативные компоненты с четким сигнальным значением уже не только модифицируют и обогащают собственно инстинктивные компоненты, но и выступают во вполне самостоятельной роли.
- Индивидуально приобретаемые элементы общения представляют особый интерес, так как показывают возможность выхода за пределы закрытых коммуникативных систем животных. Особенно это относится к общению животных с человеком, в частности при дрессировке служебных собак и т. п. Вероятно, расширенное общение с животными сыграло в свое время немаловажную роль и при одомашнивании диких видов. Все это, разумеется, оказалось возможным лишь на высшем уровне перцептивной психики, т. е. у высших позвоночных.
- Сказанное о роли благоприобретаемых компонентов в инстинктивном поведении высших позвоночных вполне относится и к другим сферам поведения. Например, что у зубров и бизонов видотипичные признаки поведения появляются лишь на определенном этапе онтогенеза. Хотя здесь, несомненно, имеет место созревание некоторых видотипичных двигательных компонентов вне зависимости от частных внешних условий, все же и в этих процессах участвуют элементы научения. В остальном ограничимся здесь отсылкой к тому, что раньше говорилось по этому поводу об онтогенезе поведения.
- В разных поведенческих актах удельный вес врожденных и благоприобретаемых компонентов различен, что и в навыках позвоночных содержатся качественно-гетерогенные элементы. Навыки формируются на основе безусловно-рефлекторных процессов, в их состав всегда входят консервативные двигательные компоненты, придающие навыкам в некоторых отношениях сходство с инстинктивными действиями. Более того, именно формирование таких консервативных компонентов составляет во многих случаях конечный итог и биологическую сущность образования навыка. Это относится к двигательным стереотипам, автоматизмам, возникающим как результат закрепления навыка в ходе тренировки. Столь примитивные навыки встречаются не только у низших позвоночных. Наоборот, заученные автоматизированные действия играют немаловажную роль и в жизни высших млекопитающих, включая обезьян, а также человека (например, техника письма, повседневные "бытовые" движения и т. п.). У рыб же такими элементарными навыками, очевидно, ограничиваются их способности к научению. С этим связан и тот факт, что у рыб крайне трудно, если вообще возможно, переделать положительное значение раздражителя на отрицательное, и наоборот. Причиной тому является, в частности, недостаточное развитие ассоциативных функций головного мозга низших позвоночных. Как показал советский физиолог Б. Ф. Сергеев, только на уровне костистых рыб и земноводных появляется способность к образованию временных связей между всеми анализаторными системами и функциями организма, но еще отсутствуют внутри- и межанализаторные ассоциативные временные связи. Анализаторные системы еще разобщены, локализованы в различных отделах мозга.

Звуковые сигналы у птиц, семейства куриные

- Большого разнообразия звуки достигают и у таких птиц, как куриные. Это обусловлено жизнью диких кур в труднопросматриваемых густых кустарниковых зарослях, где условия для оптического общения особенно неблагоприятны. Наиболее громкие и "впечатляющие" звуки куриных птиц - это крики петухов. Их слышимость (для человеческого уха) достигает 2 километров. В отличие, например, от звуков, с помощью которых петух подзывает кур к найденному им корму, кукареканье производится однократно, но зато дольше и на более высоких частотах. Это относится и к звуковым сигналам тревоги (например, при обнаружении врага), испуга или угрозы. Чем выше тональность, громкость и длительность этих сигналов, тем сильнее их эффект. Свое "кукареку" петух кричит на самых "высоких нотах", но всегда одинаковым образом: отклонения не превышают полтона.
- Кукареканье - это своего рода вызов другим петухам, и те отвечают ответными криками, правда, лишь в том случае, если соперники - петухи одного "ранга". Если же в пределах видимости закричит петух, занимающий подчиненное положение, то господствующий попросту атакует его, "не удостаивая" ответным криком. Когда же перекликаются петухи, разделенные большим расстоянием и не видящие друг друга, то это типичные территориальные крики, т. е. акустическая маркировка местности, оповещение о занятости участков стайками кур - петухом и его "гаремом". Большое же биологическое значение крика заключается в том, что он предотвращает или хотя бы уменьшает частоту петушиных боев, а вместе с тем обеспечивает захват, освоение и защиту участков, а в конечном итоге расселение вида, но безвредным путем, ибо дело ограничивается одним запугиванием. Петух-соперник заранее предупреждается о том, что данный участок уже занят и ему придется искать другое пригодное для поселения место. И только в том случае, если все такие места уже заняты, начнутся бои за овладение участками. В этом случае победитель - животное более сильное не только в физическом, но и в психическом отношении - станет продолжателем рода, и это, конечно, тоже выгодно для процветания вида, для его прогрессивной эволюции. Аналогичную роль играет у других птиц пение. У домашних же кур крестьянский двор и прилегающие места остаются для петуха его участком, о занятии которого он непрестанно напоминает криком, хотя это поведение уже потеряло свое биологическое значение, поскольку человек обеспечивает все потребности домашних животных и управляет эволюцией вида. Надо думать, что чрезвычайная близость расположения участков домашних петухов заставляет их интенсивнее кукарекать, чем это имело бы место в дикой природе, так как в селе популяция кур "сверхплотная".
- Мы не останавливаемся на звуковом общении млекопитающих, так как у них господствуют те же закономерности, что и у птиц.

Зрительные ощущения ПТИЦ

- У птиц весьма велики большие полушария переднего мозга, а в них — полосатые тела; в связи с острым зрением птиц особое развитие получают зрительные доли их среднего мозга и перекрещивающиеся зрительные нервы.
- Перерезка зрительных нервов у голубя с одной стороны вызывает слепоту голубя на глаз другой стороны. Птица с удаленными полушариями неспособна узнавать знакомые предметы (например, птица-самка перестает узнавать своих птенцов).
- Необычайное развитие получили большие по объему глаза птиц, способные к аккомодации, и не только к монокулярному, но у некоторых птиц и к бинокулярному зрению. Острота зрения некоторых хищных птиц превосходит таковую человека. Хищная птица — сокол сапсан (**Falco peregrinus**) видит на земле небольших птичек величиной с горлиц с расстояния свыше 1077 м.
- Экспериментально доказано, что птицы способны различать цвета так же хорошо, как человек, но оттенки цвета они видят хуже, чем человек. Они различают формы предметов (круг, треугольник, прямоугольник), рисунки (горизонтальные полосы), величины, изображения (в виде разного количества пятен), причем по степени различения они лучше всего дифференцируют величину, хуже степень освещенности и цвет и еще хуже форму предметов. Доказано, что птицы способны различать направление движения предметов.
- Столь высоко развитое зрение имеет для птиц огромное значение в связи с их ориентацией в беспредельном воздушном пространстве при полетах, при опознавании ими вех на пути возвращения к гнездам, при обнаружении и ловле живой, тоже летающей добычи, при сезонных перелетах птиц за тысячи километров от мест их обитания, в связи с наступлением зимы и неблагоприятными условиями добывания корма.

СЛУХ И ГОЛОСОВЫЕ СПОСОБНОСТИ ПТИЦ

- При испытании слухового анализатора птиц (голубей) оказалось, что они различали свист, звук рожка, звонок, стук метронома; они дифференцировали силу, высоту и тембр звуков. Верхняя граница слышимости птицами звуков лежала между 11 000—12 000 колебаний в секунду. Птицы дифференцировали высокие тона хуже, чем низкие. В пределах третьей и четвертой октав голуби были способны различать полутона, в шестой октаве они различали лишь терции.
- Слух птиц по отношению к биологически значимым раздражителям значительно более развит, чем у рептилий; птицы реагировали на еле слышимые человеком шумы. Тонкость слуха птиц подтверждается их способностью к пению, тончайшему модулированию своего голоса, различающемуся у разных видов птиц по высоте, силе звука и ритму, и замечательной способности птиц к подражанию не только пению и звукам птиц других видов, но и голосам других животных и даже голосу человека.
- Птица-пересмешник может подражать звукам дятла, издаваемым им ударами клюва по дереву, мяуканью кошки, воркованью голубя, блянию ягненка, карканью ворона. Некоторые вороновые птицы (вороны, вороны, галки), а также скворцы и особенно попугаи превосходно имитируют звуки вдоха, кашля, чмоканья губами, щелканья пальцами, свиста и пения и даже членораздельной речи человека, точно воспроизводя интонацию и тембр голоса.
- Конечно, такое развитие слуха и голосовых способностей имеет для птиц большое биологическое значение, например, при обнаружении птицами издали живой добычи, при взаимных поисках самцов и самок в период размножения, при уходе за молодой. Известны призывные крики птиц, крики тревоги, угрозы и другие, связанные с выражением эмоциональных состояний птиц и косвенно служащие для особей своего вида сигналами к проявлению того или другого характера поведения (например, при подходе к партнеру для спаривания, избегании опасности, при отпугивании врагов — т. е. при пассивно- или активно-оборонительных реакциях птиц).
- Все эти звуки, конечно, не являются направленными сигналами и выражают лишь определенные эмоциональные состояния птиц, но они воспринимаются сочленами группы как биологически значимые для них раздражители среды; вызывая приспособительные положительные или отрицательные реакции.

Обонятельный, вкусовой и осязательный рецепторы у птиц

- Менее развиты анатомически и менее значимы функционально для птиц обонятельный, вкусовой и осязательный рецепторы.
- При сравнительно большом объеме полушарий переднего мозга для птиц характерна малая величина обонятельных долей (и обусловленное этим слабое развитие обоняния), большее развитие мозжечка, помогающего координации их движений и сохранению равновесия птиц при полетах.

Аналитико-синтетическая деятельность мозга птиц находится на значительно более высоком уровне по сравнению с таковой у рептилий

- Принимая во внимание сложные формы приспособительного поведения птиц, относящиеся к питанию, к самозащите, к брачным играм (токам), сопровождаемым воспроизведением специальных поз, телодвижений (подобия «танцев»), постройкой своеобразных шалашей и беседок, например, у шалашниковых райских птиц, наблюдая замечательное гнездование птиц, мы должны определенно признать, что аналитико-синтетическая деятельность мозга птиц находится на значительно более высоком уровне по сравнению с таковой у рептилий.
- Действительно, мы замечаем у птиц чрезвычайное расширение диапазона раздражителей, вызывающих деятельность их зрительных и слуховых рецепторов и интеграцию их восприятий в сложных комплексах эффекторных реакций птиц. Этими раздражителями, выделяемыми птицами из внешней среды, являются и живые, и неживые объекты, находящиеся в самых различных средах обитания в сложном соотношении с окружающим.
- Ловля хищниками добычи в воздухе, на лету, требует большой и точной координации зрения и кинестезии. Она нередко начинается, когда хищник находится еще на далеком расстоянии от местонахождения жертвы. Хищная птица, обзревая с высоты землю, находит притаившуюся живую добычу и не выпускает ее из поля своего зрения; при передвижении жертвы птица неотступно фиксирует ее глазами и координирует свою зрительную и двигательную деятельность, намечая путь полета и спуска, для овладения добычей.
- Высматривание некоторыми птицами добычи с воздуха, подкарауливание ее появления из воды (у хищных птиц, питающихся рыбой, — например, чаек), вылавливание добычи в воде путем ныряния под водой также требует тончайшей зрительной дифференцировки и анализа окружающего.
- У птиц, питающихся путем процеживания воды сквозь клюв-цедилку (у уток) или посредством обшаривания щелей под корой деревьев клювом и языком (у дятла), в акте питания принимает участие и осязательная рецепция.
- У растительноядных птиц, употребляющих в пищу семена растений, практический анализ окружающих предметов путем зрительных дифференцировок направлен на различение съедобных для них растений, выделение частей этих растений (плодов, семян, ягод), на обработку этих выделенных частей до момента освоения съедобной части.
- Особенно интересно, что этот практический анализ при выделении съедобных частей у разных видов птиц различен по отношению к одному и тому же виду растений. Например, плод вишни одни птицы (дрозды) поглощают целиком, другие (воробьи) ошипывают только мякоть плода, третьи (дубоносы) вылушивают и поглощают лишь косточку плода, бросая мякоть, как несъедобное. Эти особенности питания наследуются.
- Высокая степень зрительного анализа окружающего у птиц должна проявляться при поисках мест, подходящих для гнездования, в виде готовых убежищ (ямок, норок, дупел, расщелин скал), зарослей кустарника, крон высоких деревьев.
- Тонкий, преимущественно зрительный практический анализ сопровождается выбором птицами подходящего гнездостроительного материала, специфического для разных видов птиц, — травы, мха, стеблей, прутьев, веток, шерсти, перьев, паутины, волос, глины, ила и т. д.

Отличия млекопитающих от остальных животных

- **Взаимоотношения между особями.** Для взаимосвязей в сфере общения, группового поведения характерно выделение функциональных групп — не врожденное, а основанное на опыте, склонностях к определенному виду деятельности, особенностях НС. Животное может легко переключаться на выполнение других функций. Кроме того, разнообразны типы иерархических отношений: соподчинение может быть линейным, ветвящимся или круговым. Наиболее высокие по рангу особи обычно более агрессивны, но далеко не всегда это особи, наиболее развитые психически. Чаще всего наиболее высокий уровень психики свойственен субдоминантным особям. Кроме иерархических существуют другие типы взаимоотношений. Например, в табуне есть вожак (обычно это молодой жеребец, его функции — охрана и патрулирование территории) и лидер (старая опытная кобыла, принимающая решения в табуне). Животные понимают характер отношений между другими особями. Детеныш очень рано узнает, к какому рангу относится его мать, наблюдая за ее поведением в разных ситуациях, и учится ее поведению. Часто детеныши высокоранговых матерей становятся также высокоранговыми особями.
- **Имитационное научение.** Одно из важнейших отличий млекопитающих от других видов животных — продолжительное детство, что характеризует сложность взаимосвязей млекопитающих с миром. Длительное присутствие матери рядом с малышом обеспечивает его безопасность, дает возможность беспрепятственно играть. Долгое детство включает имитационное научение, характерное для всех животных, ведущих семейно-групповой образ жизни. Имитационное научение (научение на основе наблюдения за чужим опытом) позволяет освоить использование в деятельности предметов среды. Примером может служить орудийная деятельность у антропоидов: обезьяны используют палочки, камни и т. д. для добывания пищи и даже способны примитивно обрабатывать их. Такая орудийная деятельность отличается от видотипичной орудийной деятельности, врожденно присущей всем представителям данного вида.
- **Способность к научению.** У млекопитающих ассоциативные связи вырабатываются с 1-2 сочетаний. Для многих видов характерна способность отслеживать ситуацию благодаря использованию пространственных связей; у животных с более высоким уровнем развития психики — учет более сложных связей между объектами, это увеличивает пластичное поведение и дает возможность решать более сложные задачи.