

Hành vi của động vật

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 51.1 Những tín hiệu rời rạc thu nhận qua các giác quan có thể kích thích tạo ra cả những hành vi đơn giản và hành vi phức tạp
- 51.2 Học tập thiết lập nên những đường liên hệ đặc hiệu giữa kinh nghiệm và hành vi
- 51.3 Cả cấu trúc di truyền và môi trường đều góp phần phát triển các hành vi
- 51.4 Chọn lọc về sự sống sót của cá thể và sự thành đạt sinh sản có thể giải thích cho hầu hết các hành vi
- 51.5 Giá trị thích nghi tổng thể có thể giải thích cho sự tiến hoá của tập tính xã hội vị tha

TỔNG QUAN

Chúng ta sẽ nhảy chứ?

Những chú sếu đầu đỏ (*Grus japonensis*), cao khoảng mét rưỡi, tập trung ở những vùng đầm lầy của Đông Á. Sử dụng thị lực sắc bén của mình, chúng xác định chính xác nhiều con mồi, bao gồm các côn trùng, cá, động vật lưỡng cư và những động vật gặm nhấm nhỏ. Khi những con sếu tập trung thành những đôi hoặc các nhóm, chúng thường nhảy dựng lên, xoè, cúi khom và nhảy lên: nói ngắn gọn, chúng nhảy (**Hình 51.1**). Làm thế nào những chú sếu quyết định đó là thời gian để nhảy múa? Hơn nữa, tại sao tất cả chúng cùng nhảy?

Hành vi của động vật, dù là đơn độc hoặc xã hội, cố định hoặc thay đổi, đều dựa trên các hệ thống và các quá trình sinh lý. Một hành vi cá thể là một hành động được thực hiện bởi các cơ hoặc các tuyến dưới sự điều khiển của hệ thần kinh đáp ứng với một kích thích. Những ví dụ về hành vi bao gồm một động vật sử dụng các cơ ở ngực và họng nó để tạo tiếng hót, hoặc giải phóng một mùi đặc biệt để đánh dấu lãnh địa của nó. Hành vi là một phần cơ bản của việc thu nạp các chất dinh dưỡng cho tiêu hoá và của việc tìm kiếm một đối tác cho việc sinh sản. Hành vi cũng đóng góp cho sự cân bằng nội môi, như việc ong mật quần tụ để tạo và bảo tồn nhiệt (xem Chương 40). Nói tóm lại, tất cả sinh lý động vật đóng góp cho hành vi, và hành vi của động vật ảnh hưởng tới tất cả sinh lý.



▲ Hình 51.1 Tại sao những chú sếu lại nhảy múa?

Là quan trọng cho sự sinh tồn và sinh sản, hành vi chịu sự tác động của chọn lọc tự nhiên theo thời gian. Sự chọn lọc tác động lên hành vi cũng ảnh hưởng tới giải phẫu vì hình dạng cơ thể góp phần trực tiếp tới sự nhận biết và giao tiếp là cơ sở cho nhiều hành vi. Ví dụ, nhảy múa của sếu đầu đỏ cho phép những con đực và con cái hình thành những đôi bạn đời. Hình dạng cơ thể đặc trưng, màu sắc sặc sỡ và những kiểu hót đặc trưng của chim là những thích nghi cho phép các bạn tình tiềm năng nhận biết và giao tiếp với nhau trong giai đoạn tò mò.

Trong chương này, chúng ta sẽ nghiên cứu hành vi được kiểm soát ra sao, nó phát triển trong suốt đời sống của một động vật như thế nào và nó bị ảnh hưởng bởi các gene và môi trường thế nào. Chúng ta cũng sẽ khám phá những phương thức tiến hoá hành vi qua nhiều thế hệ. Khi chuyển từ nghiên cứu về những hoạt động bên trong của động vật tới những nghiên cứu về sự tương tác của con vật với môi trường ngoài thì chúng ta cũng bước vào giai đoạn chuyển tiếp tới những nghiên cứu rộng hơn về sinh thái là chủ đề trọng tâm của phần Tám.

KHÁI NIỆM 51.1

Những tín hiệu rời rạc thu nhận qua các giác quan có thể kích thích tạo ra cả những hành vi đơn giản và hành vi phức tạp

Nhìn chung, hành vi của một động vật là tổng hợp những đáp ứng của nó với các kích thích bên trong và bên ngoài. Ví dụ, xem xét con tắc kè hoa đực (*Norops sericeus*) giới thiệu trên **Hình 51.2**: nó đang đuổi yếm cổ, một vật da sặc sỡ sáng màu nằm dưới họng. Ở những thời điểm khác nhau, những con tắc kè đực sử dụng những cái yếm cổ để thu hút sự chú ý của những thành viên đồng loại khác nhằm thiết lập lãnh thổ và để hấp dẫn những con cái. Với nhiều loại tín hiệu kích thích khác nhau cũng như nhiều chức năng khác nhau có thể cùng có liên quan tới hành vi này hay hành vi khác của con vật, vậy làm thế nào những nhà sinh học có thể xác định các hành vi của động vật phát sinh ra sao và chúng đáp ứng chính xác những chức năng nào?



▲ Hình 51.2 Một chú tắc kè hoa đực có yếm cổ xoè.

Để trả lời câu hỏi này, các nhà sinh học hành vi tiên phong trong giai đoạn giữa những năm 1900 đã phát triển môn **tập tính học**, ngành nghiên cứu khoa học về cách các động vật có các hành vi ra sao, đặc biệt trong những môi trường tự nhiên của chúng. Một nhà tập tính học tiên phong người Hà Lan, Niko Tinbergen, đã cho rằng hiểu biết về bất kỳ hành vi nào cần trả lời bốn câu hỏi, chúng có thể được tóm tắt lại như sau:

1. Tín hiệu kích thích nào gợi lên hành vi, và những cơ chế sinh lý nào điều hoà đáp ứng?
2. Kinh nghiệm của động vật trong quá trình lớn và phát triển ảnh hưởng tới đáp ứng như thế nào?
3. Hành vi hỗ trợ cho sự sinh tồn và sinh sản như thế nào?
4. Lịch sử tiến hoá của hành vi là gì?

Hai câu hỏi đầu tiên hỏi về **nguyên nhân trực tiếp**: một hành vi xảy ra hoặc được điều chỉnh “như thế nào”. Hai câu hỏi cuối cùng hỏi về **nguyên nhân sâu xa**: “tại sao” một hành vi xảy ra lại liên quan đến chọn lọc tự nhiên.

Để hiểu sự khác biệt giữa nguyên nhân trực tiếp và nguyên nhân sâu xa, chúng ta hãy trở về với những chú sếu đầu đỏ trong Hình 51.1. Khi đã tạo thành một cặp bạn tình, những con sếu giao phối vào mùa xuân và đầu mùa hè. Một câu hỏi về nguyên nhân trực tiếp là hỏi những thay đổi về mùa ảnh hưởng tới thời điểm những con sếu đầu đỏ giao phối *như thế nào*. Câu hỏi này có thể đưa chúng ta tới nghiên cứu ảnh hưởng của độ dài ngày lên sự sản sinh các hormone và những đáp ứng với các hormone nhất định của sếu. Trái lại, hỏi *tại sao* những con sếu đầu đỏ sinh sản vào mùa xuân và hè liên quan tới nguyên nhân sâu xa. Một giả thuyết là trong những mùa đó những con chim bố mẹ dễ dàng tìm được thức ăn giúp con non phát triển nhanh chóng, điều này có thể làm tăng sự thành đạt sinh sản tương đối so với giao phối vào những mùa khác.

Ngày nay, những ý tưởng về nguyên nhân trực tiếp và nguyên nhân sâu xa liên quan tới ngành **sinh thái học hành vi**, ngành nghiên cứu về cơ sở sinh thái và tiến hoá cho hành vi của động vật. Như chúng ta sẽ thấy ngay sau đây, Tinbergen cùng với các nhà tập tính học úc Karl von Frisch và Konrad Lorenz, đã không chỉ cung cấp một cơ sở khái niệm cho nghiên cứu hành vi động vật mà còn áp dụng những ý tưởng này vào nghiên cứu các hành vi đặc biệt. Để ghi nhận những thành tựu của họ, cả ba đã chia sẻ giải thưởng Nobel năm 1973.

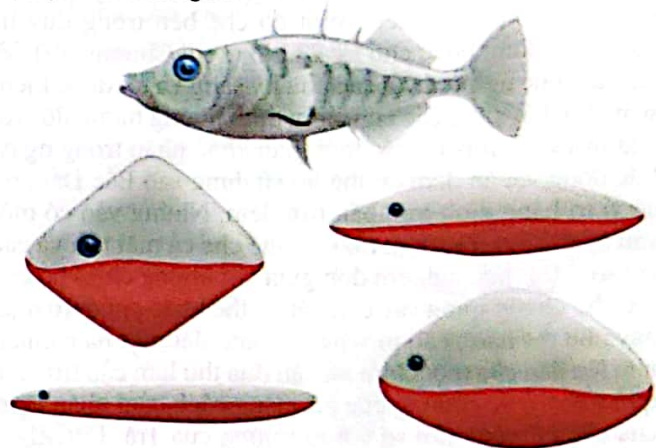
Hãy bắt đầu bằng khám phá các đáp ứng hành vi với những kích thích xác định, bắt đầu với một ví dụ từ công trình của Tinbergen.

Kiểu hành động rập khuôn

Một loại hành vi có liên quan trực tiếp tới một kích thích đơn giản là **kiểu hành động rập khuôn**, là một chuỗi các hành động bẩm sinh, về cơ bản không hề thay đổi, và một khi đã được khởi phát thì thường được thực hiện tới khi kết thúc. Tín hiệu gây nên hành động này là một tín hiệu bên ngoài được gọi là một **tín hiệu khơi mào**. Tinbergen đã nghiên cứu những gì đã trở thành một ví dụ kinh điển về tín hiệu khơi mào và hình thức hành động rập khuôn ở cá gai lưng đực (*Gasterosteus aculeatus*). Các con cá gai lưng đực có bụng màu đỏ, chúng tấn công các cá đực khác xâm phạm lãnh địa làm tổ của chúng. Tinbergen nhận thấy các con cá gai lưng của ông cũng có hành vi đáp ứng hung dữ khi một xe tải đỏ di ngang qua bể của chúng. Bị hấp dẫn bởi sự quan sát tình cờ này, ông đã tiến hành các thực nghiệm cho thấy rằng màu đỏ của phía dưới con vật xâm nhập thường kích phát hành vi tấn công. Một cá gai lưng đực sẽ không tấn công một cá không có màu đỏ (chú ý rằng các cá gai lưng cái không bao giờ có bụng màu đỏ), nhưng sẽ tấn công thậm chí là cả những mô hình cá giả nếu chúng có các vùng màu đỏ (**Hình 51.3**).



(a) Một cá 3 gai lưng đực tấn công các cá gai lưng đực khác xâm phạm lãnh thổ làm tổ của nó. Bụng màu đỏ của con đực xâm nhập (bên trái) tác động như một kích thích tín hiệu làm bộc lộ hành vi hung dữ.



(b) Mô hình giả ở trên cùng, không có phần dưới màu đỏ, không tạo ra đáp ứng hung dữ ở cá ba gai lưng đực. Các mô hình khác, có phần dưới màu đỏ đã tạo ra các đáp ứng mạnh mẽ.

▲ Hình 51.3 Tín hiệu khơi mào trong một kiểu hành động rập khuôn kinh điển.

? Hãy giải thích tại sao hành vi này lại được tiến hoá (nguyên nhân sâu xa).

Vận động có định hướng

Các tín hiệu môi trường không chỉ kích phát một số hành vi đơn giản mà còn là những tác nhân kích thích các con vật thay đổi hoặc định hướng cả các vận động đơn giản và phức tạp theo một hướng nhất định.

Tăng động và hướng động

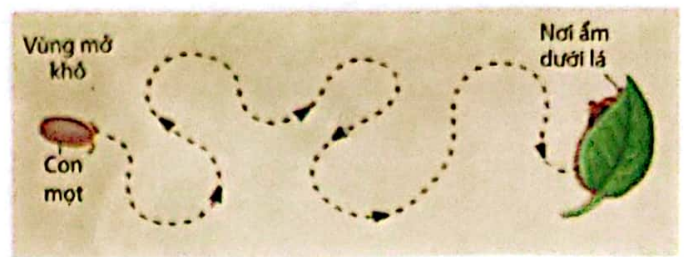
Khi thay đổi các vị trí, một số động vật dựa vào **tăng động**, là một sự thay đổi về mức độ hoạt động hoặc điều chỉnh tốc độ đáp ứng với một kích thích. Ví dụ, những con mọt gỗ (genus *Oniscus*) biểu hiện sự tăng động khi đáp ứng với thay đổi độ ẩm. Những động vật giáp xác trên cạn này hoạt động mạnh hơn ở các vùng khô và ít hoạt động ở các vùng ẩm ướt. Chúng không chuyển động về phía hoặc ra xa khỏi các điều kiện đặc biệt, nhưng mức độ hoạt động tăng lên của chúng trong những điều kiện khô làm chúng chắc chắn sẽ rời khỏi một vùng khô và đi vào một vùng ẩm ướt, nơi đó chúng tồn tại tốt hơn (Hình 51.4).

Trái ngược với sự tăng động, **hướng động** là sự di chuyển có định hướng về phía (hướng động dương) hoặc ra xa (hướng động âm) một số kích thích. Ví dụ, cá quả và nhiều loại cá sông khác tự động bơi hoặc tự định hướng theo hướng thượng nguồn (về phía dòng chảy). Sự hướng động này giữ cho cá khỏi bị cuốn ra xa và giữ cho nó đối diện với hướng từ đó thức ăn sẽ tới.

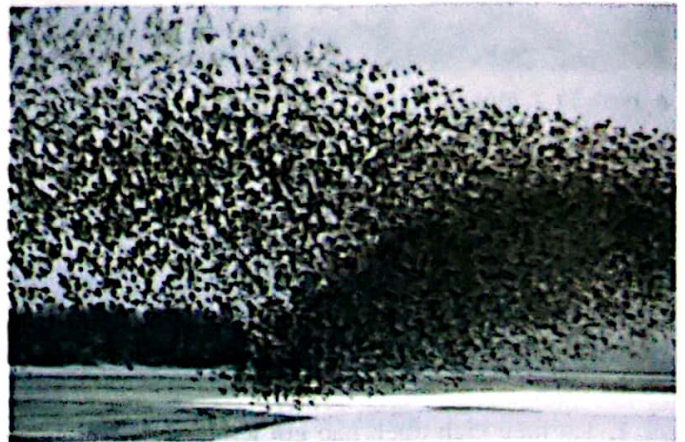
Di cư

Di cư – một sự thay đổi thường lệ, với khoảng cách xa về địa lý – quan sát được ở nhiều loài chim, cá và các động vật khác (Hình 51.5). Trong di cư, nhiều động vật đi qua các môi trường chúng chưa bao giờ gặp trước đây. Vậy làm thế nào chúng tìm được đường? Một số động vật di cư xác định vị trí tương đối của chúng so với mặt trời, nhưng có những vấn đề với giải pháp này. Vấn đề thứ nhất là vị trí tương đối của mặt trời so với Trái Đất thay đổi trong ngày. Nhiều nghiên cứu đã chứng minh rằng các động vật điều chỉnh với những thay đổi này bằng sử dụng **đồng hồ ngày đêm**, một cơ chế bên trong duy trì nhịp hoạt động hoặc chu kỳ 24 giờ (xem Chương 49). Ví dụ, các thực nghiệm với các chu kỳ sáng và tối được kiểm soát cho thấy rằng các con chim định hướng tương đối với mặt trời khác nhau ở các thời gian khác nhau trong ngày. Các động vật ăn đêm có thể lại sử dụng sao Bắc Đẩu, nó có vị trí hằng định trên bầu trời đêm. Nhưng vẫn có một vấn đề thứ hai: các đám mây có thể che cả mặt trời và các vì sao. Một thực nghiệm đơn giản với những chim bồ câu đưa thư chứng minh các con vật có thể khắc phục trở ngại này như thế nào. Vào một ngày u ám, đặt một nam châm nhỏ lên đầu của một chim bồ câu đưa thư làm cản trở hiệu quả việc trở về chuồng của nó. Bằng cách cảm nhận vị trí của chúng tương đối so với từ trường của Trái Đất, chim bồ câu và các động vật khác có thể định hướng không cần các tín hiệu mặt trời và các thiên thể.

Có hai giả thuyết tranh luận về làm thế nào các động vật phát hiện được từ trường Trái Đất trong định hướng các chuyến đi xa. Một ý tưởng dựa trên sự phát hiện mảnh từ tính, loại quặng sắt nhiễm từ, ở trong đầu của các cá và chim di cư. Một số nhà khoa học giả thuyết rằng sức hút Trái Đất lên các cấu trúc chứa từ tính kích phát sự



▲ Hình 51.4 Một kiểu tăng động. Các vận động thay đổi theo độ ẩm có thể làm tăng cơ hội để một con mọt gỗ đến được môi trường ẩm ướt và ở lại đó.



▲ Hình 51.5 Di cư. Mỗi mùa xuân, những con chim bãi bồi phương tây (*Calidris mauri*) di cư từ các vùng đất trú đông của chúng, có thể xa tận phía nam như Peru, đến các vùng đất để giao phối ở Alaska. Vào mùa thu, chúng trở về các miền đất trú đông của chúng.

truyền đạt các xung thần kinh tới não. Giả thuyết thứ hai cho rằng các con vật được hướng dẫn bởi các hiệu ứng của từ trường Trái Đất lên các thụ thể quang học trong hệ thị giác. Ý tưởng rằng các động vật “nhìn thấy” từ trường được ủng hộ bởi các thực nghiệm cho thấy rằng chim cần ánh sáng với các bước sóng nhất định ban ngày hoặc tự định hướng nhờ từ trường vào ban đêm.

Các nhịp hành vi

Mặc dù đồng hồ ngày đêm đóng một vai trò nhỏ nhưng quan trọng trong định hướng ở một số loài di cư, tuy nhiên nó lại có một vai trò lớn trong hoạt động hàng ngày của tất cả các động vật. Như thảo luận ở Chương 49, biểu hiện ra bên ngoài (đầu ra) của đồng hồ này là nhịp ngày đêm, một loại chu kỳ nghỉ ngơi và hoạt động hàng ngày có tác động sâu xa lên sinh lý hành vi. Đồng hồ ngày đêm thường được đồng bộ hoá với các chu kỳ sáng và tối của môi trường nhưng có thể duy trì hoạt động nhịp theo các điều kiện môi trường hằng định, như trong khi ngủ đông. Đã khám phá được cơ chế phân tử cơ bản liên quan với đồng hồ sinh học, các nhà khoa học giờ đây chuyển hướng sự chú ý của họ tới các tín hiệu từ đồng hồ điều hoà và phối hợp các hành vi hàng ngày.

Một số hành vi, như di cư và sinh sản, phản ánh các nhịp sinh học với một chu kỳ hoặc một giai đoạn dài hơn nhịp ngày đêm. Các nhịp hành vi gắn liền với chu kỳ năm của các mùa được gọi là **nhịp năm**. Mặc dù di cư và sinh sản thường liên quan với mức độ sẵn có của

thức ăn, những hành vi này không phải là một đáp ứng trực tiếp với những thay đổi về sự tiêu thụ thức ăn. Thay vào đó, các nhịp năm, giống như các nhịp ngày đêm, bị ảnh hưởng bởi các giai đoạn của sáng và tối trong môi trường. Ví dụ, các nghiên cứu với một số loài chim khác nhau cho thấy rằng một môi trường nhân tạo với thời gian sáng trong ngày kéo dài có thể làm giảm hành vi di cư ngoài mùa.

Không phải tất cả các nhịp sinh học đều gắn với các chu kỳ sáng và tối trong môi trường. Ví dụ, xem xét con cua kéo dãn (genus *Uca*). Những con cua kéo dãn đực có một sự bất đối xứng: một càng phát triển thành các phần khổng lồ, chiếm nửa trọng lượng của toàn bộ cơ thể (**Hình 51.6**). (Tên *kéo dãn* từ hình dáng của cua trong khi ăn, khi càng trước nhỏ hơn chuyển động tới lui trước miệng, ở phía trước của càng lớn). Các cua đực trưởng thành sống ở các hang trong bùn hoặc cát bị lấp và lộ do thủy triều vào ra. Trong khi ve vãn, con đực tự chặn trước cửa hang của nó, vẩy càng to để hấp dẫn một bạn tình tiềm năng. Khi nó quyến rũ được một con cái tới hang của nó, nó lấp con cái trong bùn hoặc cát để chuẩn bị giao phối. Hành vi bất bình thường này gắn với không chỉ độ dài của ngày mà còn với thời gian của trăng non và trăng tròn: thời gian hành vi theo chu kỳ mặt trăng gắn với sự sinh sản của cua vào những lúc thủy triều cao nhất. Thủy triều phân tán ấu trùng tới các vùng nước sâu hơn, nơi đó chúng hoàn thành sự phát triển sớm một cách tương đối an toàn trước khi trở về các bãi triều phẳng.

Các tín hiệu và giao tiếp của động vật

Vẩy càng của cua kéo dãn trong hành vi ve vãn là một ví dụ về một con vật (cua đực) tạo ra sự kích thích hướng dẫn hành vi của con vật khác (cua cái). Một kích thích được truyền từ một con vật này tới một con vật khác được gọi là một **tín hiệu**. Sự truyền đạt và tiếp nhận các tín hiệu tạo thành **sự giao tiếp** (truyền tin) của động vật, một thành phần cơ bản của các tương tác giữa các cá thể.

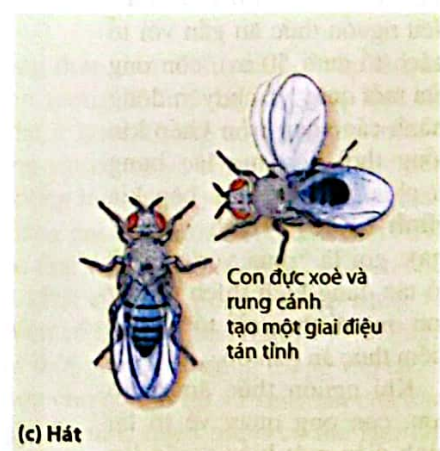
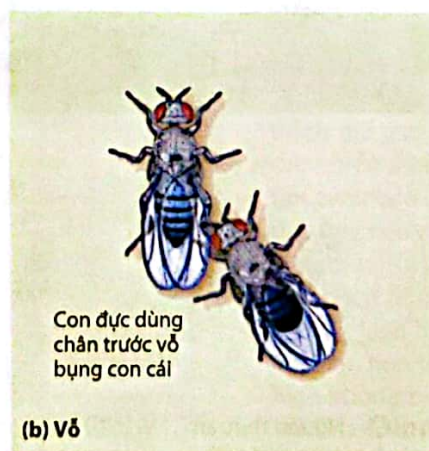
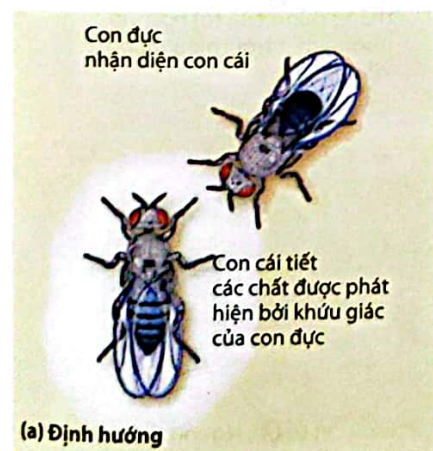
Để giới thiệu về các hình thức giao tiếp động vật, chúng ta hãy xem xét hành vi *ve vãn* của ruồi quả (*Drosophila melanogaster*). Hành vi *ve vãn* ở những ruồi quả này tạo



▲ **Hình 51.6** Cua kéo dãn đực vẩy các bạn tình tiềm năng. Các chu kỳ hành vi của cua kéo dãn gắn với thủy triều lấp và làm lộ hang của nó.

thành một **chuỗi kích thích-đáp ứng**, trong đó đáp ứng với mỗi kích thích bản thân nó lại tự kích thích cho hành vi tiếp theo.

Hành vi *ve vãn* ở ruồi quả được bắt đầu khi một con đực nhận biết và hướng tới một con cái cùng loài (**Hình 51.7a**). Khi con đực nhìn thấy con cái, nó dựa vào **giao tiếp thị giác**, dòng thông tin tới hệ thống thị giác. Ngoài ra, giác quan của con đực về mùi, hay hệ khứu giác, phát hiện các chất hoá học được con cái tiết vào không khí. Đây là một ví dụ về **giao tiếp hoá học**, sự truyền đạt và tiếp nhận các tín hiệu dưới dạng các phân tử đặc biệt. Khi nhận biết được con cái, con đực tiến tới và vỗ vào con cái bằng chân trước (**Hình 51.7b**). Sự đụng chạm này, hoặc **giao tiếp tiếp xúc**, báo cho con cái biết về sự hiện diện của con đực. Trong quá trình đụng chạm đó, các chất hoá học ở bụng con cái được truyền tới con đực, cung cấp thêm sự xác nhận bằng hoá học về nhận dạng loài của



▲ **Hình 51.7** Hành vi *ve vãn* của ruồi quả. Hành vi *ve vãn* của ruồi quả liên quan với một chuỗi các hành động rập khuôn nối tiếp nhau theo trình tự cố định.

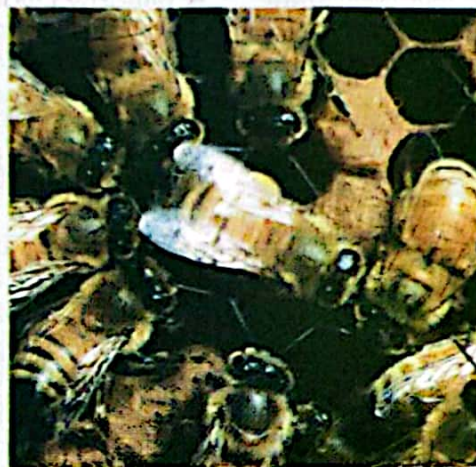
con cái. Ở giai đoạn thứ ba của hành vi ve vãn, con đực xoè và rung cánh, tạo ra giai điệu ve vãn đặc biệt (**Hình 51.7c**). Bài hát này, một ví dụ về *giao tiếp âm thanh*, thông tin cho con cái rằng con đực là cùng loài. Chỉ khi tất cả các dạng giao tiếp này thành công thì con cái mới cho phép con đực giao hợp.

Hình thức giao tiếp dùng để truyền thông tin liên quan chặt chẽ với cách sống và môi trường của một động vật. Ví dụ, hầu hết các động vật có vú ở cạn là loài ăn đêm nên thông tin bằng thị giác tương đối kém hiệu quả. Thay vào đó, các loài này dùng các tín hiệu khứu giác và thính giác, chúng hoạt động tốt cả trong tối và trong sáng. Ngược lại, hầu hết các loài chim hoạt động cả ngày đêm (hoạt động chủ yếu ban ngày) thực hiện giao tiếp chủ yếu bằng các tín hiệu thị giác và thính giác. Không như phần lớn các động vật có vú, người hoạt động cả ngày đêm, và lại giống như chim là người sử dụng chủ yếu giao tiếp thị giác và thính giác. Như vậy, chúng ta có thể phát hiện và thưởng thức những giai điệu và các màu sắc sắc rỡ mà chim dùng để giao tiếp nhưng lại mất đi nhiều tín hiệu hoá học các động vật có vú khác dựa vào đó để hoạt động.

Nội dung thông tin của giao tiếp ở động vật thay đổi đáng kể. Một ví dụ đáng chú ý là ngôn ngữ biểu tượng được các con ong mật dùng chia sẻ thông tin về vị trí của các nguồn thức ăn. Ngôn ngữ đó được phát hiện vào những năm 1940 bởi Karl von Frisch, ông đã theo dõi từng con ong mật châu Âu (*Apis mellifera*) khi chúng quay về một cái tổ ong đã được thiết kế đặc biệt để tiện quan sát. Một con ong quay về nhanh chóng trở thành trung tâm chú ý với các con ong khác, được gọi là những con đi theo (**Hình 51.8a**). Nếu nguồn thức ăn gần với tổ (cách tổ dưới 50 m), con ong vừa mới quay về chuyển động thành các vòng tròn khép kín đồng thời liên tục lắc bụng từ phía bên này qua bên kia (**Hình 51.8b**). Hành vi này, được gọi là “múa vòng tròn” có tác dụng kích thích những con ong đi theo rời tổ và tìm kiếm thức ăn gần đó.

Khi nguồn thức ăn xa tổ hơn, con ong quay về tổ lại trình diễn một kiểu “múa lắc bụng”. Kiểu múa này gồm một nửa vòng tròn theo một hướng, rồi một đường chạy

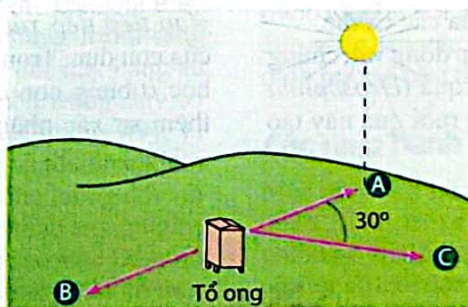
thẳng kèm theo lắc bụng, và sau đó lượn một nửa vòng theo hướng khác. Kiểu múa này thông báo cho những con ong đi theo cả về hướng và khoảng cách từ nguồn thức ăn tới tổ (**Hình 51.8c**). Góc của đường chạy thẳng so với mặt phẳng thẳng đứng của tổ là đúng bằng góc ở phương nằm ngang giữa nguồn thức ăn so với mặt trời. Ví dụ, nếu con ong quay về tổ và chạy theo đường làm thành góc 30° ở bên phải của phương thẳng đứng thì những con ong đi theo sẽ rời tổ bay 30° ở bên phải của phương nằm ngang của mặt trời. Một con ong múa với một đường chạy thẳng dài hơn và lắc bụng nhiều hơn khi chạy thẳng thì nó báo hiệu cho các con ong khác biết khoảng cách tới nguồn thức ăn là xa hơn. Khi những con ong nhận được thông tin và rời tổ thì chúng bay gần như trực tiếp tới khu vực đã được chỉ dẫn bởi kiểu múa lắc bụng. Nhờ sử dụng mùi hoa và các tín hiệu khác, chúng định vị được nguồn thức ăn trong khu vực.



(a) Các ong thợ quần tụ xung quanh một con ong vừa trở về từ một chuyến tìm mồi.



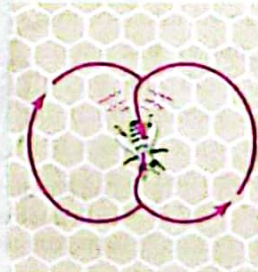
(b) Múa vòng tròn chỉ thức ăn ở gần



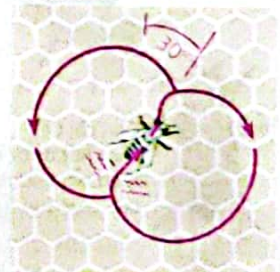
(c) Múa lắc bụng được thực hiện khi thức ăn ở xa, như ở hình dưới. Khoảng cách được chỉ bằng số lần lắc bụng trong đường chạy thẳng của điệu múa. Hướng được chỉ ra bởi góc (tương đối so với mặt thẳng đứng của tổ) hợp với hướng mặt trời chiếu thẳng xuống.



Vị trí A : Nguồn thức ăn ở cùng hướng mặt trời.



Vị trí B : Nguồn thức ăn ở ngược hướng mặt trời.



Vị trí C : Nguồn thức ăn ở 30° phía phải mặt trời.

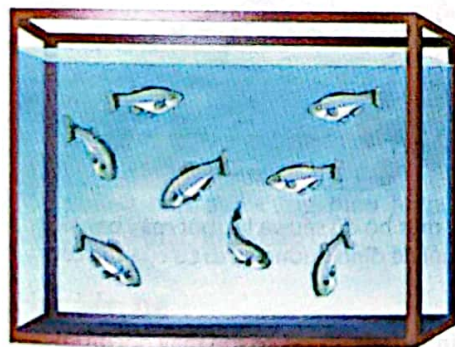
▲ Hình 51.8 Ngôn ngữ múa của ong mật. Các ong mật trở về tổ thông báo vị trí của các nguồn thức ăn bằng ngôn ngữ múa biểu tượng.

Các pheromone

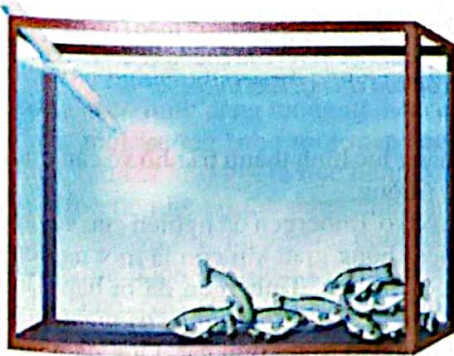
Nhiều động vật giao tiếp với nhau qua các mùi phát tán bởi các chất hoá học được gọi là các **pheromone**. Các pheromone đặc biệt phổ biến trong các động vật có vú và các côn trùng và thường liên quan với hành vi sinh sản. Ví dụ, các pheromone là cơ sở cho sự giao tiếp hoá học trong hành vi ve vãn của ruồi quả (xem Hình 51.7). Tuy nhiên, các pheromone không chỉ được sử dụng để giao tiếp ở khoảng cách gần. Các nhà nghiên cứu đã cho thấy rằng các pheromone từ một con sâu bướm cái có thể hấp dẫn một đàn ong từ xa vài kilômet. Khi các con sâu bướm tụ tập với nhau thì các pheromone cũng kích thích này sinh các hành vi ve vãn đặc biệt.

Bản chất hoá học của pheromone cũng đóng vai trò quan trọng. Trong một đàn ong mật, các pheromone do ong chúa và các con cái của nó, các ong thợ, sản sinh ra giúp duy trì trật tự xã hội phức tạp của tổ. Khi những con ong được ra ngoài tổ để giao phối với ong chúa thì chúng bị hấp dẫn bởi pheromone của con ong chúa nhưng khi những con ong được ở trong tổ thì chúng lại không bị ảnh hưởng bởi pheromone của ong chúa.

Các pheromone cũng có chức năng trong hành vi không sinh sản. Ví dụ, khi một con cá tuế hoặc cá trê bị thương, một chất báo động được tiết ra từ da cá phát tán trong nước sẽ tạo ra một đáp ứng hoảng sợ ở những cá khác. Những cá khác ở gần trở nên cảnh giác hơn và tạo thành các bầy đông chặt, thường ở gần đáy, nơi đó chúng an toàn hơn khi bị tấn công (Hình 51.9). Các pheromone có thể rất có hiệu quả ở các nồng độ thấp. Ví dụ, chỉ 1 cm² da của một con cá tuế chứa đủ chất cảnh báo để tạo ra một phản ứng trong 58.000 lít nước.



(a) Các cá tuế phân tán rộng rãi trong một bể cá trước khi một chất cảnh báo được đưa vào.



(b) Trong vòng vài giây khi chất cảnh báo được đưa vào, các cá tuế tập trung lại gần đáy của bể cá và giảm vận động của chúng.

▲ Hình 51.9 Các cá tuế đáp ứng với sự hiện diện của một chất cảnh báo.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

51.1

1. Nếu một quả trứng lăn ra khỏi tổ, một con ngỗng xám mẹ sẽ nhặt nó về bằng cách đẩy trứng bằng mỏ và đầu. Nếu các nhà nghiên cứu bỏ quả trứng hoặc thay bằng quả bóng trong quá trình này, con ngỗng tiếp tục đẩy mỏ và đầu nó hướng về phía trong tổ. Đây là loại hành vi gì? Hãy giải thích nguyên nhân trực tiếp và nguyên nhân sâu xa.
2. Sự di cư dựa trên các nhịp năm là đặc điểm thích nghi không thật phù hợp lắm đối với sự thay đổi khí hậu toàn cầu ra sao?
3. **ĐIỀU GÌ MỚI?** Giả sử bạn cho nhiều loài cá tiếp xúc với chất cảnh báo từ cá tuế. Gợi ý tại sao một số loài có thể đáp ứng tương tự như cá tuế, một số có thể tăng hoạt động, và một số có thể không thay đổi.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

51.2

Học tập thiết lập nên những đường liên hệ đặc hiệu giữa kinh nghiệm và hành vi

Với nhiều hành vi mà chúng ta đã bàn luận – như các kiểu hành động rập khuôn, hướng động, và tín hiệu pheromone – gần như tất cả các cá thể trong một quần thể biểu lộ cùng một hành vi, bất kể những khác biệt về môi trường bên trong và môi trường bên ngoài trong quá trình phát triển và trong suốt cuộc đời. Hành vi được cố định trong quá trình phát triển theo cách này được gọi là **hành vi bẩm sinh**. Trong các trường hợp khác, hành vi thay đổi phụ thuộc vào kinh nghiệm. Một trong các phương thức hiệu quả nhất mà các điều kiện môi trường có thể ảnh hưởng lên hành vi là qua **học tập**. Học tập là sự thay đổi của hành vi dựa trên các kinh nghiệm cụ thể.

Quen nhờn

Một trong các dạng đơn giản nhất của học tập là **quen nhờn**. Đây là hiện tượng không đáp ứng với loại kích thích mà truyền đạt ít hoặc không có thông tin mới. Ví dụ, nhiều loài động vật có vú và chim nhận ra các tiếng gọi cảnh báo của đồng loại, nhưng rốt cuộc không đưa ra đáp ứng nếu các tiếng gọi này không kéo theo một cú tấn công thực sự (hiệu ứng “tiếng chó sói kêu”). Quen nhờn cho phép hệ thần kinh của một động vật tập trung vào loại tín hiệu báo hiệu có thức ăn, bạn tình hoặc mối nguy thực sự, hơn là phí thời gian hoặc năng lượng vào các tín hiệu không phù hợp cho sự tồn tại và sinh sản của động vật. Theo phương thức này, quen nhờn có thể làm tăng giá trị thích nghi của một cá thể. Giá trị thích nghi của một cá thể được tính bằng mức độ đóng góp gene của cá thể đó vào vốn gene của quần thể ở thế hệ tiếp theo (xem Chương 23).

In vết

Một loại hành vi bao gồm cả các thành tố học tập và bản năng là **in vết**, được hình thành ở một giai đoạn nhất định trong cuộc đời. In vết là một loại hành vi tồn tại lâu dài đáp ứng với một cá thể hoặc một đối tượng nhất định. In vết khác với các loại học tập khác bởi có một **giai đoạn nhạy cảm**, cũng được gọi là **giai đoạn quyết định**. Đó là một giai đoạn phát triển rất ngắn mà chỉ khi đó các hành vi nhất định mới có thể học được. Trong giai đoạn nhạy cảm, con non in vết cha mẹ và học các hành vi cơ bản của loài, trong khi cha mẹ học cách để nhận ra con non của chúng. Ví dụ, trong số các con mòng biển, giai đoạn nhạy cảm cho một con mẹ gắn kết với con non kéo dài một tới hai ngày. Nếu sự gắn kết không xảy ra, con mẹ sẽ không chăm sóc con non, dẫn tới chết con và giảm sự thành đạt sinh sản của con mẹ.

Nhưng làm thế nào để con non biết in vết con vật nào hoặc cái gì? Ví dụ, làm thế nào những con chim non biết rằng chúng cần theo mẹ chúng? Khả năng đi theo mẹ ở chim là bẩm sinh nhưng thế giới bên ngoài cung cấp cho chim non tín hiệu để đi theo mẹ- **tín hiệu in vết**. Tín hiệu này là một cái gì đó mà dựa vào đó chim non sẽ định hướng đáp ứng của mình. Các thực nghiệm với nhiều loài chim nước chỉ ra rằng chúng không có bản năng nhận ra "mẹ". Chúng đáp ứng và nhận dạng đối tượng đầu tiên mà chúng gặp có các đặc điểm chính nhất định. Trong các thực nghiệm kinh điển được thực hiện trong những năm 1930, Konrad Lorenz cho thấy tín hiệu chủ yếu gây nên tập tính in vết ở loài ngỗng xám (*Anser anser*) là một đối tượng ở gần các con ngỗng non nhưng đang di chuyển rời xa chúng. Khi những con ngỗng con nở bằng lò ấp trứng trải qua vài giờ cùng Lorenz chứ không phải với một con ngỗng, thì chúng in vết ông và sau đó nhanh chóng đi theo ông (**Hình 51.10a**). Các thí nghiệm cũng cho thấy các con ngỗng non không nhận ra được con mẹ sinh học của chúng hoặc các con trưởng thành đồng loại khác.

Tập tính in vết khi mới nở ở loài sếu cũng tạo ra cả cơ hội cũng như những rắc rối đối với các nỗ lực của con người nhằm bảo vệ chúng trước nguy cơ tuyệt chủng. Ví dụ, trong một thực nghiệm, một nhóm gồm 77 con sếu thuộc loài sếu kền (*Grus americana*) đang bị nguy cơ tuyệt chủng, đã được ấp nở và nuôi dưỡng bởi các con sếu cón cát (*Grus canadensis*). Vì những con sếu kền non đã in vết lên các con sếu mẹ nuôi của chúng nên không con nào hình thành một cặp bạn tình với con sếu kền khác cùng loài. Do vậy, các chương trình nhân giống nuôi nhốt bây giờ phải cách li các con sếu non khi mới nở và cho chúng tiếp xúc với các hình ảnh và âm thanh của đồng loại. Để hỗ trợ thêm cho việc bảo tồn sếu, các con sếu kền non đã được học in vết những người mặc những "bộ đồ sếu" và được dạy đi theo các "bà mẹ" này đang bay trên máy bay siêu nhẹ dọc theo các tuyến đi cư mới (**Hình 51.10b**). Điều quan trọng là những con sếu này vẫn tạo thành các cặp bạn tình với các con sếu kền khác, cho thấy rằng các trang phục sếu đã có các đặc điểm cần thiết để định hướng in vết "bình thường".

Học cách nhận biết không gian

Mỗi môi trường tự nhiên có một số khác biệt về không gian so với môi trường khác, ví dụ như không gian về vị trí của tổ, các mối nguy hiểm, thức ăn và các bạn tình tương lai. Như vậy, giá trị thích nghi của một sinh vật có thể được tăng cường nhờ khả năng **học tập nhận biết**



(a) Những con ngỗng xám non này đã in vết nhà tập tính học Konrad Lorenz và đi theo ông.



(b) Một phi công mặc một bộ đồ sếu và lái một máy bay siêu nhẹ giả làm mẹ nuôi để định hướng sự di cư của các con sếu kền.

▲ **Hình 51.10 Tập tính in vết.** In vết có thể thay đổi để (a) nghiên cứu hành vi của động vật hoặc (b) định hướng hành vi của động vật.

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử những con ngỗng xám đi theo Lorenz được cho giao phối với nhau. Việc in vết của chúng về Lorenz có ảnh hưởng ra sao đến con của chúng? Giải thích.

không gian. Đó là năng lực hình thành trí nhớ về cấu trúc không gian của môi trường.

Nhà tập tính học Niko Tinbergen đã nghiên cứu về tập tính học nhận biết không gian khi còn là một nghiên cứu sinh năm 1932 ở Hà Lan. Tinbergen đã bị hấp dẫn bởi hành vi của ong bắp cày cái (*Philanthus triangulum*), chúng làm tổ ở các hốc đào trong đụn cát. Ông đã nhận thấy khi một con ong bắp cày cái rời tổ để đi săn mồi nó thường lấy cát che lối vào tổ. Khi trở về, nó bay thẳng

lời tổ đã được ngụy trang bất kể có hàng trăm lỗ khác ở trong khu vực. Tinbergen đã đưa ra giả thuyết cho rằng con ong bắp cày cái định vị tổ của nó bằng cách học được vị trí tương đối của nó so với các mốc nhìn thấy được, hoặc các mốc định vị vị trí. Để kiểm tra giả thuyết này, Tinbergen đã tiến hành một thực nghiệm ở nơi sống của các con ong bắp cày cái (**Hình 51.11**). Bằng cách điều chỉnh các vật thể ở xung quanh các lối vào tổ, Tinbergen đã chứng minh rằng ong bắp cày có thể học qua thị giác. Thực nghiệm này rất đơn giản nhưng lại cho nhiều thông tin súc tích. Thực tế, với 32 trang, luận án tiến sĩ của Tinbergen là luận án ngắn nhất được thông qua tại Đại học Leiden.

Các bản đồ nhận thức

Một số động vật dùng một bản đồ nhận thức để chỉ dẫn các hoạt động của chúng. Bản đồ nhận thức là một sự hình dung trong hệ thần kinh về các mối quan hệ không gian giữa các vật thể trong môi trường của một con vật. Thay cho việc chỉ dựa vào sự chuyển dịch từ mốc này tới mốc khác, các động vật sử dụng các bản đồ nhận thức có thể định vị vị trí một cách linh hoạt và hiệu quả hơn nhờ cách liên hệ các vị trí mốc với nhau.

Một ví dụ đáng chú ý về bản đồ nhận thức thấy ở chim bồ hạt Clark (*Nucifraga columbiana*). Những con chim bồ hạt là những con thuộc họ quạ, họ chim bao gồm quạ và giẻ cùi. Vào mùa thu, một con chim bồ hạt dự trữ khoảng 30.000 hạt thông trong hàng ngàn chỗ kín gọi là các hốc trữ, phân bố trên một vùng rộng khoảng 35 km². Trong mùa đông, những con chim bồ hạt lại tái phân bố nhiều hốc trữ của chúng. Bằng cách thay đổi thực nghiệm về khoảng cách giữa các mốc, các nhà nghiên cứu đã chứng minh rằng những con chim có thể xác định được trung điểm giữa các mốc. Hành vi như vậy chứng tỏ rằng những con chim bồ hạt sử dụng một quy luật hình học trừu tượng, một quy luật mà chúng ta có thể diễn giải là “các hốc trữ hạt được tìm thấy giữa các mốc nhất định”. Những quy luật như vậy, một đặc điểm cơ bản của các bản đồ nhận thức, làm giảm số lượng chi tiết cần để nhớ vị trí một vật thể. Như chúng ta đã bàn luận trong Chương 49, những con quạ cũng biểu hiện các dạng khác của chức năng thần kinh cấp cao.

Học liên hệ

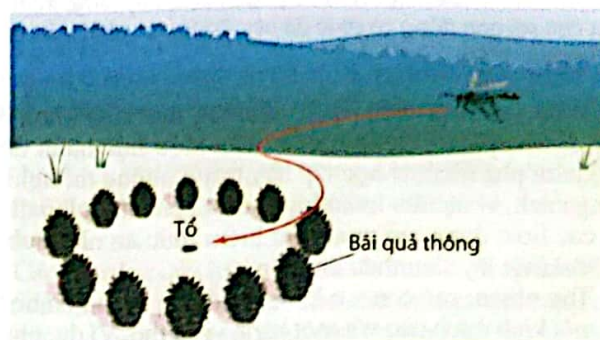
Học tập cũng bao gồm việc tạo ra những sự liên hệ giữa các kinh nghiệm với nhau. Ví dụ, khi con chuột nhắt chân trắng cắn vào một con sâu bướm sặc sỡ của loài bướm chúa sẽ nhận được chất dịch khó chịu trong mồm. Tiếp sau trải nghiệm này, con chuột có thể tránh tấn công các con sâu có hình dáng tương tự. Khả năng liên hệ một đặc điểm môi trường (như một màu sắc) với một đặc điểm khác (như vị hoi) gọi là học liên hệ.

Học liên hệ có thể được chia làm hai loại: học kiểu kinh điển và học kiểu hành động. Trong kiểu học kinh điển, một kích thích bất kỳ được liên hệ với một kết quả nhất định. Nhà sinh lý học Nga Ivan Pavlov đã thực hiện các thí nghiệm tiên phong về kiểu học kinh điển, chứng minh rằng nếu ông luôn rung chuông ngay trước khi cho chó ăn thì cuối cùng chó sẽ tiết nước bọt mỗi khi nghe thấy tiếng chuông vì nó nghĩ sẽ có thức ăn. Trong kiểu

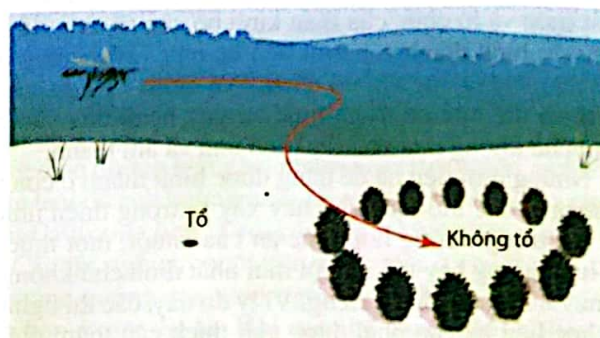
Hình 51.11 Tìm hiểu

Có phải con ong bắp cày sử dụng các mốc trên mặt đất để tìm tổ của nó?

THÍ NGHIỆM Con ong bắp cày cái che lối vào tổ khi đi kiếm ăn, nhưng lại tìm đúng tổ của nó trên đường về sau 30 phút. Để kiểm tra giả thuyết rằng ong bắp cày học được cách nhận biết các mốc đánh dấu tổ của nó bằng thị giác trước khi rời tổ lên đường săn tìm mồi, Niko Tinbergen đánh dấu tổ bằng một vòng các quả thông trong khi ong bắp cày ở trong tổ. Ông trở lại sau hai ngày, chuyển dịch vòng các quả thông ra xa khỏi tổ và đợi để quan sát hành vi của ong bắp cày.



KẾT QUẢ Khi ong bắp cày trở về, nó bay tới trung tâm của vòng quả thông thay cho tới tổ ở gần đó. Lặp lại thí nghiệm với nhiều ong bắp cày, Tinbergen đã thu được các kết quả tương tự.



KẾT LUẬN Thí nghiệm đã ủng hộ giả thuyết là các con ong bắp cày dùng mắt quan sát các mốc trên mặt đất để tìm đường về tổ.

NGUỒN N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Clarendon Press, Oxford (1951).

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử con ong bắp cày đã quay trở về vị trí tổ gốc của nó, dù là các quả thông đã được dời đi. Bạn có thể đề xuất giả thuyết thay thế nào để xác định xem ong bắp cày tìm được tổ của nó ra sao và tại sao các quả thông đã không làm lạc hướng ong bắp cày?

học hành động, cũng được gọi là học kiểu học mò mẫm (thử-và-sai), một con vật học bằng cách liên hệ một hành vi của nó với một phần thưởng hoặc hình phạt và sau đó có xu hướng lặp lại hoặc tránh hành vi đó. Ví dụ, một con vật săn mồi có thể học để tránh một số loại con mồi nếu chúng liên hệ với những kinh nghiệm đau đớn đã gặp



▲ Hình 51.12 Kiểu học hành động. Mắt bị đẩy lông nhím, một con sói non đồng cổ có lẽ đã học được việc phải tránh những con nhím.

trước đó (Hình 51.12). B. F. Skinner, một nhà khoa học Mỹ đi tiên phong trong nghiên cứu kiểu học hành động đã khám phá hành vi học tập này trong phòng thí nghiệm bằng cách, ví dụ như huấn luyện một con chuột lập đi lập lại các hoạt động mò mẫm tìm kiếm thức ăn nhờ tình cờ ăn vào một lấy làm thức ăn tuôn ra.

Tuy nhiên, các con vật không thể học cách liên hệ bất kỳ một kích thích nào với một hành vi cụ thể. Ví dụ, những con bồ câu có thể học liên hệ mỗi nguy hiểm với một âm thanh đặc biệt nhưng không thể liên hệ mỗi nguy hiểm với một màu sắc đặc biệt. Sự bất lực của bồ câu trong liên hệ một màu sắc với nguy hiểm không phản ánh sự bất lực trong phân biệt các tín hiệu thị giác vì chim bồ câu có thể học được cách liên kết một màu với thức ăn. Thực tế, sự phát triển và tổ chức của thần kinh bồ câu rõ ràng đã hạn chế việc hình thành các mối liên hệ như vậy. Những hạn chế như vậy không chỉ có ở các loài chim. Ví dụ, chuột cống có thể học để tránh thức ăn gây bệnh dựa vào các mùi, chứ không dựa vào các hình ảnh và âm thanh.

Những mối liên hệ dễ dàng được hình thành ở con vật thường là các mối quan hệ hay xảy ra trong thiên nhiên. Ví dụ, trong trường hợp thức ăn của chuột, một thức ăn có hại thường hay toả ra một mùi nhất định chứ không đi kèm với một âm thanh riêng. Vì lý do này, các thí nghiệm về học liên hệ cần phải được giải thích cẩn thận: những gì chúng ta xác định trong phòng thí nghiệm chỉ là một số kiểu học mà kiểu học này sẽ có thể không có tác dụng gì hoặc không hiệu quả đối với con vật trong môi trường sống tự nhiên của nó.

Nhận thức và giải quyết vấn đề

Các dạng phức tạp nhất của học tập đều có liên quan đến **nhận thức** – quá trình được biết như ý thức, lý giải, tái hiện và đánh giá. Ngoài các động vật linh trưởng, nhiều nhóm động vật bao gồm cả côn trùng, tỏ ra có biểu hiện nhận thức trong các nghiên cứu thực nghiệm được kiểm soát. Trong một thực nghiệm, người ta cho các con ong mật nhìn một màu sắc và sau đó cho chúng xem một mê cung hình chữ Y trong đó một nhánh của hình chữ Y có cùng màu với màu mà các con ong đã được nhìn. Nếu những con ong bay vào cánh đó của mê lộ, chúng được thưởng. Sau đó chúng được cho xem một mẫu vật đen-trắng có các thanh chắn theo chiều dọc hoặc nằm ngang và được kiểm tra trong một mê lộ hình chữ Y có các thanh chắn đứng dọc ở một nhánh của chữ Y và các thanh chắn



▲ Hình 51.13 Một con tinh tinh non đang học cách đập vỡ những quả cọ dầu bằng cách quan sát một con lớn có kinh nghiệm.

ngang ở nhánh khác. Các con ong hầu hết thường chọn nhánh có các thanh chắn cùng hướng với mẫu vật. Một loạt ong khác được huấn luyện trong các mê lộ có màu mà ở đó khi ong bay vào nhánh của mê lộ có màu khác với màu của mẫu vật thì sẽ được thưởng. Khi những con ong này được kiểm tra trong các mê lộ có các thanh chắn, chúng chọn nhánh mê lộ khác với mẫu vật. Như vậy các ong mật tỏ ra phân biệt được sự “giống” và “khác” nhau.

Khả năng xử lý thông tin của hệ thần kinh có thể cũng được bộc lộ trong **giải quyết vấn đề**, loại hoạt động nhận thức định ra một phương pháp để chuyển đổi từ trạng thái này tới trạng thái khác nhằm đương đầu với những trở ngại thực tế. Ví dụ, nếu một con tinh tinh được đặt trong một căn phòng có một số hộp trên sàn và một quả chuối treo cao khỏi tầm với, con tinh tinh có thể “cân nhắc” tình hình và đặt chồng các hộp, cho phép nó với tới thức ăn. Hành vi giải quyết vấn đề như vậy phát triển cao ở một số động vật có vú, đặc biệt là các động vật linh trưởng và cá heo. Những ví dụ đáng chú ý khác cũng quan sát thấy ở một số loài chim, đặc biệt là quạ và giẻ cùi. Trong một nghiên cứu, những con quạ được để cho phải đương đầu với thức ăn treo trên một cành cây bằng một sợi dây. Sau khi không chop được thức ăn khi bay, một con quạ đã bay tới nhánh cây và kéo dần dần sợi dây rồi lấy chân dẫm lên cho tới khi thức ăn trong tầm với. Một số con quạ khác cuối cùng cũng có được các giải pháp tương tự. Tuy nhiên, một số con quạ không giải quyết được vấn đề, chứng tỏ giải quyết vấn đề thành công đến mức độ nào còn tùy thuộc mỗi loài cũng như tùy thuộc vào kinh nghiệm và năng lực của từng cá thể.

Nhiều động vật học giải quyết vấn đề qua quan sát hành vi của các cá thể khác. Ví dụ, những con tinh tinh hoang dã non học cách làm sao đập vỡ được các quả cọ dầu bằng hai hòn đá nhờ học theo các con tinh tinh đã có kinh nghiệm (Hình 51.13).

Phát triển các hành vi đã học

Hầu hết các hành vi thu được mà chúng ta đã bàn luận liên quan với học tập diễn ra trong một thời gian tương đối ngắn. Sự phát triển của một số hành vi khác, như tiếng hót ở một số loài chim, diễn ra ở những giai đoạn khác nhau. Giai đoạn đầu tiên của học hót với những con sẻ mào trắng diễn ra rất sớm trong đời. Nếu một con sẻ mào bị ngăn không cho nghe tiếng hót của những con sẻ thực hoặc các bản ghi âm tiếng hót của sẻ trong 50 ngày đầu tiên trong đời thì nó không thể phát triển tiếng

hót trưởng thành của loài nó. Mặc dù chim non không hót trong giai đoạn nhạy cảm, nó nhớ điệu hót của loài mình bằng cách nghe các con sẻ mào trắng khác hót. Trong giai đoạn nhạy cảm, những con non kêu chiêm chiếp khi đáp ứng với tiếng hót của đồng loại nhiều hơn so với tiếng hót của loài khác. Như vậy, mặc dù các con sẻ mào trắng non học tiếng hót mà chúng sẽ hót khi trưởng thành nhưng việc học tập dường như được điều khiển bởi yếu tố di truyền.

Giai đoạn nhạy cảm khi một con sẻ mào trắng ghi nhớ tiếng hót của loài nó được kế tiếp bởi một pha học tập thứ hai khi chim non hót các tiếng ngập ngừng chưa chính xác được gọi là tiếng hót vỡ lòng. Chim non nghe hót của chính mình và so sánh với giai điệu đã ghi nhớ trong giai đoạn nhạy cảm. Một khi giai điệu của chính con sẻ phù hợp với một giai điệu nó đã ghi nhớ thì giai điệu đã được “kết tinh” thành tiếng hót tinh tế và con chim chỉ hót giai điệu này khi tới tuổi trưởng thành cũng như trong suốt phần đời còn lại của nó.

Có một số cách học hót khác biệt đáng kể so với những gì chúng ta thấy ở các con chim sẻ mào trắng. Ví dụ, những con chim hoàng yến không có một giai đoạn nhạy cảm đơn nhất để học hót. Một con hoàng yến non bắt đầu với một kiểu hót vỡ lòng, nhưng tiếng hót tinh tế đặc trưng cho chim hoàng yến trưởng thành lại phát triển không theo kiểu kết tinh như ở những con sẻ mào trắng. Giữa các mùa sinh sản, tiếng hót lại được điều chỉnh một cách linh hoạt hơn, và một con đực trưởng thành có thể học các “âm tiết” hót mới mỗi năm, bổ sung thêm vào giai điệu nó đã từng hót ở các mùa trước.

Những ví dụ về học hót này minh chứng cho kinh nghiệm và di truyền ảnh hưởng ra sao lên sự phát triển của một hành vi. Chúng ta sẽ nghiên cứu chủ đề này rộng hơn trong phần sau, khám phá sự thay đổi trong môi trường và cấu trúc di truyền ảnh hưởng ra sao lên hành vi của động vật.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 51.2

1. Học kiểu liên hệ có thể giải thích như thế nào về việc tại sao các loài côn trùng có ngòi độc và các côn trùng có mùi vị khó chịu mặc dù không có quan hệ họ hàng nhưng lại có các màu sắc giống nhau?
2. Mỗi mùa thu các con chim bồ hạt Clark giấu hàng nghìn hạt, một số trong đó chúng không bao giờ nhớ đến. Tại sao việc quên vị trí của một số hốc trữ hạt lại là ưu thế tiến hoá đối với loài?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử bạn thiết kế một môi trường thí nghiệm sử dụng một số vật thể làm các cột mốc trên mặt đất. Bạn có thể đặt và điều chỉnh các vật thể để xác định liệu một động vật có thể sử dụng một bản đồ nhận thức để nhớ vị trí của một nguồn thức ăn như thế nào?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 51.3

Cả cấu trúc di truyền và môi trường đều góp phần phát triển các hành vi

Hành vi của động vật, giống như giải phẫu và sinh lý, được điều khiển bởi những tương tác phức tạp giữa các

yếu tố di truyền và môi trường. Mặc dù trình tự DNA của hệ gene cung cấp các chỉ dẫn cho sự phát triển của hành vi, nhưng có nhiều yếu tố như môi trường của trứng đã được thụ tinh và thức ăn của động vật, các tương tác xã hội và các môi trường xung quanh, lại có thể làm biến đổi cách thức các chỉ dẫn này được thực hiện ra sao. Thực tế này trái ngược rất rõ so với khái niệm phổ biến rằng hành vi *hoặc* do gene (bản năng) *hoặc* do môi trường (nuôi dưỡng). Trong phần này, chúng ta sẽ khám phá xem các nhà khoa học xác định mức độ khác biệt trong cấu trúc di truyền và môi trường liên quan với những khác biệt trong hành vi của động vật ra sao.

Kinh nghiệm và hành vi

Một giải pháp hữu ích để xác định vai trò của môi trường trong việc hình thành hành vi là **nghiên cứu nuôi con khác loài** (nuôi chéo), trong đó con non của một loài được cho con mẹ của loài khác nuôi dưỡng. Mức độ thay đổi hành vi của thế hệ con trong tình huống như vậy là một số đo về môi trường xã hội và vật lý ảnh hưởng lên hành vi ra sao.

Các con đực của loài chuột nhắt nhắt định có các khác biệt về hành vi phù hợp tốt cho các thí nghiệm nuôi con khác loài. Các con chuột nhắt đực California (*Peromyscus californicus*) rất hung dữ với các chuột nhắt khác và quan tâm chăm sóc con rất tốt. Trái lại, các chuột nhắt chân trắng đực (*Peromyscus leucopus*) lại ít hung dữ và ít quan tâm chăm sóc con. Khi các con non của mỗi loài được đặt vào tổ của loài kia, việc nuôi con khác loài đã làm thay đổi hành vi của cả hai loài (**Bảng 51.1**). Ví dụ, các con chuột nhắt California đực được nuôi bởi các chuột nhắt chân trắng lại ít hung dữ với các đối tượng xâm phạm vào lãnh thổ của chúng. Như vậy, kinh nghiệm trong giai đoạn phát triển có thể có ảnh hưởng mạnh mẽ lên hành vi hung dữ ở những loài gặm nhấm này. Tuy nhiên, nuôi con khác loài đã ảnh hưởng rộng rãi với các hành vi của chuột nhắt California hơn là với các chuột nhắt chân trắng.

Các thí nghiệm nuôi con khác loài ở chuột nhắt cho thấy ảnh hưởng của kinh nghiệm lên hành vi không chỉ giới hạn ở một thế hệ. Khi các con chuột nhắt California được mẹ khác loài nuôi trở thành các bậc cha mẹ thì chúng giành thời gian để chăm con ít hơn so với các chuột nhắt California được nuôi bởi chính đồng loại của chúng. Bởi

Bảng 51.1 Ảnh hưởng của nuôi chéo lên chuột nhắt đực

Loài	Hung dữ với đối tượng xâm phạm	Hung dữ ở tình huống trung tính	Hành vi dưỡng dục
Chuột nhắt California được nuôi bởi chuột nhắt chân trắng	Giảm	Không khác biệt	Giảm
Chuột nhắt chân trắng được nuôi bởi chuột nhắt California	Không khác biệt	Tăng	Không khác biệt

* Các so sánh là với các chuột nhắt đực được nuôi dưỡng bởi cha mẹ thuộc các loài khác.

vậy, kinh nghiệm thu được trong quá trình phát triển có thể làm thay đổi sinh lý theo cách thay đổi hành vi khi làm bố mẹ khiến cho ảnh hưởng của môi trường lên hành vi được kéo dài tới thế hệ kế tiếp.

Với người, sự ảnh hưởng của di truyền và môi trường lên hành vi có thể được khám phá bởi nghiên cứu sinh đôi, trong đó các nhà nghiên cứu so sánh hành vi của các cặp sinh đôi giống nhau được nuôi dưỡng tách biệt với những cặp sinh đôi được nuôi dưỡng trong cùng nhà. Như đã bàn luận trong Chương 49, các nghiên cứu trẻ sinh đôi là công cụ cơ bản trong nghiên cứu các rối loạn hành vi của người, như tâm thần phân liệt, các chứng lo lắng và nghiện rượu. Các nghiên cứu này đã cho thấy rằng mức độ mắc cảm với bệnh liên quan đến khác biệt về di truyền giữa các cá thể tùy thuộc vào loại rối loạn tâm thần nhưng gần như luôn trên 20% và dưới 80%. Do vậy cả di truyền và môi trường đều đóng góp đáng kể đối với các hành vi đặc trưng cho các bệnh này ở người.

Các gene điều hoà và hành vi

Cho tới giờ, chúng ta đã nói về kinh nghiệm có thể ảnh hưởng tới sự điều hoà di truyền của hành vi ra sao. Nhưng làm thế nào các gene định hướng cho hành vi? Là một lĩnh vực nghiên cứu, di truyền hành vi vẫn đang ở lứa tuổi chập chững. Tuy nhiên, chúng ta đã biết khá nhiều về một số hành vi, như hành vi ve vãn ở một số côn trùng.

Hành vi ve vãn của ruồi quả đục trình bày trong Hình 51.7 liên quan với một chuỗi phức tạp các hành động khi đáp ứng với những kích thích đa cảm giác. Tuy nhiên, bằng chứng gần đây cho thấy một gene đơn lẻ gọi là *fru* kiểm soát toàn bộ trình tự ve vãn của con đực. Các con đực thiếu một gene *fru* có chức năng thì sẽ không có khả năng ve vãn và giao phối với các con cái. (Tên *fru* là viết tắt của từ tiếng Anh *fruitless* -không có quả, ám chỉ sự vô sinh của các con đực đột biến). Các ruồi quả đục và cái bình thường bộc lộ các hình thức khác nhau của gene *fru*. Khi những con cái được điều chỉnh di truyền để bộc lộ dạng đục của gene *fru* thì chúng lại ve vãn các con cái khác theo cách như các con đực vẫn thường ve vãn con cái. Làm thế nào một gene đơn lẻ kiểm soát nhiều hành vi và hành động như vậy? Lời giải thích nằm ở thực tế là *fru* là một gene điều hoà chủ đạo điều khiển sự biểu hiện và sự hoạt động của nhiều gene với các chức năng có liên quan. Tóm lại, các gene được kiểm soát bởi gene *fru* đưa tới sự phát triển đặc hiệu cho giới tính của hệ thần kinh ruồi quả. Kết quả là *fru* lập trình cho hành vi ve vãn của con đực bằng cách giám sát một mạng lưới hệ thần kinh trung ương đặc trưng cho con đực.

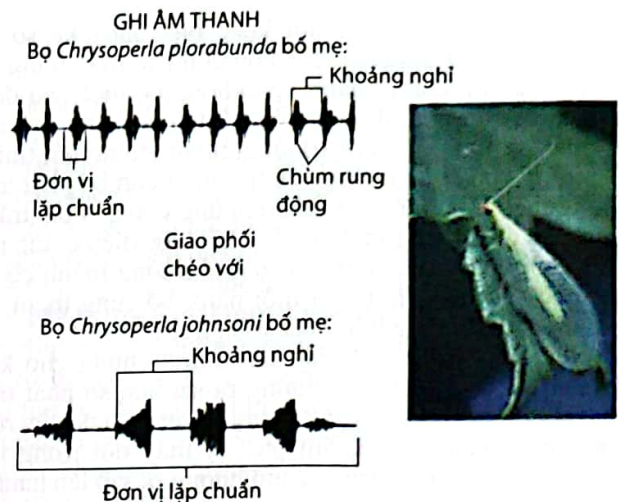
Các nghiên cứu về giai điệu ve vãn của bọ gân cánh xanh cung cấp thêm cho chúng ta các bằng chứng về ảnh hưởng của di truyền lên tập tính (hành vi) ve vãn của côn trùng. Phân bố rộng khắp suốt từ trung tâm tới phía bắc Âu, Á và Bắc Mỹ, những côn trùng này gồm tối thiểu 15 loài, giống hệt nhau về hình dạng nhưng có các giai điệu ve vãn khác biệt. Trong ba thập kỷ cuối, Charles Henry tại Đại học Connecticut, đã khám phá cơ sở di truyền cho các khác biệt này. Trước tiên, ông đã cho thấy các bọ gân cánh xanh nuôi nhốt cách ly trong phòng thí nghiệm đã biểu diễn giai điệu đặc hiệu cho loài của chúng. Như vậy, giai điệu ve vãn phải được kiểm soát bằng di truyền.

Sau đó Henry đã lai chéo các loài bọ gân cánh xanh khác nhau trong phòng thí nghiệm và phân tích các giai điệu tạo ra bởi con lai (Hình 51.14). Những thí nghiệm này đã chứng minh rằng mỗi thành phần hoặc đặc điểm của

▼ Hình 51.14 Tìm hiểu

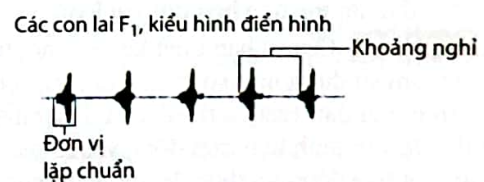
Có phải những giai điệu của loài bọ gân cánh xanh do nhiều gene quy định?

THÍ NGHIỆM Charles Henry, Lucía Martínez và Kent Holsinger đã lai các con đực và con cái của *Chrysoperla plorabunda* với các con của loài *Chrysoperla johnsoni*, hai loài bọ gân cánh xanh có hình thái y hệt nhau nhưng khác biệt về các giai điệu ve vãn.



Các nhà nghiên cứu đã so sánh giai điệu của các con bố và của con mẹ với giai điệu của các con lai đã được nuôi dưỡng cách ly khỏi các con bọ gân cánh xanh khác.

KẾT QUẢ Con lai F_1 ngân nga giai điệu trong đó trường độ của đơn vị lặp chuẩn tương đương với trường độ giai điệu của thân sinh thuộc loài *Chrysoperla plorabunda*, nhưng giai đoạn nghỉ — khoảng nghỉ giữa các chùm rung động — giống nhiều hơn với giai đoạn nghỉ của thân sinh thuộc loài *Chrysoperla johnsoni*.



KẾT LUẬN Do giai điệu của con lai có các đặc điểm của các giai điệu của cả bố lẫn mẹ nên các kết quả này cho thấy giai điệu ve vãn của các loài *Chrysoperla plorabunda* và *Chrysoperla johnsoni* được kiểm soát bởi hơn một gene.

NGUỒN C. S. Henry et al., The inheritance of mating songs in two cryptic, sibling lacewing species, *Genetica* 116:269—289 (2002).

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử các con lai được tạo ra trong thực nghiệm này là hữu thụ. Liệu biểu hiện của giai điệu lai như trong hình có dẫn tới sự hình thành loài mới không? Giải thích.

giai điệu ve vãn được kiểm soát bởi một gene khác nhau. Ngoài ra, các giai điệu ve vãn khác nhau của mỗi loài bộ gân cánh xanh phản ánh những khác biệt di truyền ở nhiều locus độc lập.

Những khác biệt về hành vi giữa các quần thể tự nhiên là có cơ sở di truyền

Những khác biệt về hành vi giữa các loài có họ hàng gần, như các loài bộ gân cánh xanh, là rất phổ biến. Mặc dù thường không rõ ràng nhưng những khác biệt rõ rệt về hành vi có thể thấy trong cùng một loài. Khi có sự khác biệt về hành vi giữa các quần thể của cùng một loài lại có liên quan đến sự thay đổi về các điều kiện môi trường thì đó có thể là bằng chứng của sự tiến hoá trong quá khứ.

Nghiên cứu tình huống: Khác biệt về kiểu di cư

Một loài rất thích hợp cho nghiên cứu sự biến dị trong hành vi là chim đầu đen (*Sylvia atricapilla*), một loài chim chích di cư. Những con chim đầu đen được sinh ở Đức thường di cư về tây nam tới Tây Ban Nha và sau đó theo hướng nam tới châu Phi vào mùa đông. Trong những năm 1950, chỉ một vài chim đầu đen bắt đầu trú qua đông ở Anh, và qua thời gian thì quần thể chim đầu đen trú đông ở Anh phát triển tới nhiều nghìn con. Các dải băng đánh dấu ở chân cho thấy một số chim này đã di cư theo phía tây từ miền trung nước Đức. Tại sao bây giờ lại có hai kiểu di cư từ Đức? Để trả lời câu hỏi này, Peter Berthold tại Trung tâm nghiên cứu Max Planck ở Radolfzell, Đức, đã thiết kế một chiến lược để nghiên cứu sự định hướng di cư trong phòng thí nghiệm (Hình 51.15). Các kết quả đã chứng minh rằng hai hình thức di cư phản ánh những khác biệt về di truyền giữa hai quần thể.

Nghiên cứu của Berthold chỉ ra rằng sự thay đổi trong hành vi di cư ở các chim đầu đen Tây Âu diễn ra gần đây và rất nhanh chóng. Trước 1950, không có chim đầu đen tây tiến ở Đức. Những năm 1990, những chim di cư tây tiến chiếm 7–11% các quần thể chim đầu đen của Đức. Một khi sự di cư tây tiến bắt đầu, nó tồn tại và tăng lên theo tần số, có lẽ do việc sử dụng rộng rãi các dụng cụ nuôi chim mùa đông ở Anh, cũng như các khoảng cách di cư ngắn hơn.

Nghiên cứu tình huống: Khác biệt về lựa chọn con mồi

Một ví dụ nổi tiếng khác về sự khác biệt hành vi trong cùng một loài do nguyên nhân di truyền là hành vi lựa chọn con mồi ở loài rắn sọc dài (*Thamnophis elegans*). Thức ăn tự nhiên của loài này khác nhau rõ rệt ở California. Các quần thể ở ven biển ăn các con thằn lằn, ếch và cóc, nhưng chủ yếu là những con sên chuối (*Ariolimus californicus*). Các quần thể trong nội địa ăn ếch, dĩa và cá, nhưng không ăn sên chuối. Thực tế, sên chuối rất ít hoặc không có trong các môi trường đất liền.

Khi các nhà nghiên cứu cung cấp sên chuối cho rắn thuộc mỗi quần thể hoang dã, hầu hết rắn ven biển ăn chúng, còn rắn đất liền có xu hướng từ chối. Kinh nghiệm và di truyền đóng góp ở mức độ nào cho sở thích ăn sên chuối của rắn? Để trả lời câu hỏi này, những con rắn đang

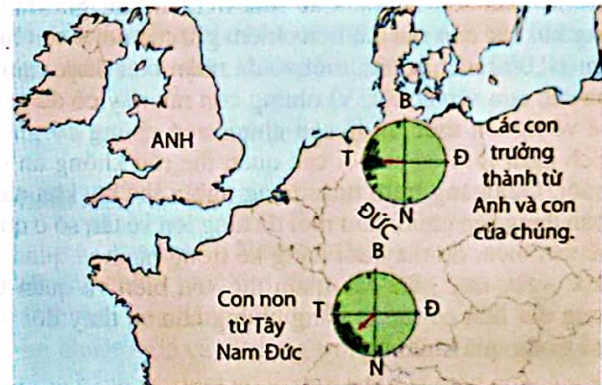
Hình 51.15 Tìm hiểu

Có phải những khác biệt trong định hướng di cư ở cùng một loài là do di truyền quy định?

THÍ NGHIỆM Peter Berthold và cộng sự ở Nam Đức đã nuôi hai nhóm chim non để nghiên cứu. Một nhóm gồm các con của chim đầu đen bắt được trong khi trú đông ở Anh và sau đó sinh sản ở Đức trong một chuồng nuôi ngoài trời. Nhóm kia gồm những con chim non thu được từ các tổ gần phòng thí nghiệm và sau đó được nuôi trong các lồng. Vào mùa thu, nhóm của Berthold đặt các con chim đầu đen bắt được ở Anh và các chim non được nuôi trong các lồng với quy mô lớn, trong những chiếc lồng hình phễu có che kính có dán giấy phủ carbon trong 1,5 — 2 giờ. Khi các lồng phễu được đặt ngoài trời ban đêm, chim chạy vòng quanh, tạo ra những dấu vết trên giấy cho thấy rằng hướng mà chúng đã cố gắng “di cư”.



KẾT QUẢ Những con chim trưởng thành trú đông bắt được ở Anh và những con của chúng được nuôi ở phòng thí nghiệm đã cố gắng di cư về phía tây. Trái lại, những con non bắt được từ các tổ ở phía nam Đức đã cố gắng di cư về phía tây nam.



KẾT LUẬN Những con chim đầu đen non ở Anh và chim non từ Đức (nhóm đối chứng) được nuôi dưỡng trong cùng điều kiện nhưng cho thấy các định hướng di cư rất khác biệt chứng tỏ rằng định hướng di cư có cơ sở di truyền.

NGUỒN P. Berthold et al., Rapid microevolution of migratory behavior in a wild bird species, *Nature* 360:668—690 (1992).

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử những con chim đã không biểu hiện sự khác biệt trong định hướng di cư ở các thí nghiệm này. Bạn có thể kết luận rằng hành vi định hướng di cư là không có cơ sở di truyền không? Giải thích.



▲ Hình 51.16 Rắn sọc miền tây từ một môi trường ven biển đang ăn một con sên chuối. Các thí nghiệm cho thấy sự ưa thích ăn sên chuối của những con rắn này bị ảnh hưởng chủ yếu bởi di truyền hơn là bởi môi trường.



◀ Hình 51.17 Một đôi chuột đồng thảo nguyên (*Microtus ochrogaster*) đang ôm ấp nhau. Các con chuột đồng thảo nguyên đực Bắc Mỹ luôn quấn quýt bên các bạn tình, như trong hình, và điều này góp phần đáng kể vào việc chăm sóc con non.

có chứa được thu thập từ mỗi quần thể hoang dã và được nuôi trong các lồng tách biệt trong phòng thí nghiệm. Trong khi vẫn còn rất non, cứ mười ngày một người ta lại cho chúng một mẩu sên chuối. Trên 60% rắn non của các con rắn mẹ ở ven biển ăn sên chuối sau tám hoặc trên 10 ngày. Trái lại, dưới 20% rắn non của các con rắn mẹ đất liền ăn sên chuối thậm chí chỉ một lần. Có lẽ không có gì đáng ngạc nhiên là sự ưa thích mùi vị của sên chuối là do di truyền (Hình 51.16).

Làm thế nào mà một sự khác biệt được xác định bởi di truyền trong việc ưa thích món ăn lại phù hợp với các môi trường sống của rắn đến vậy? Hoá ra là các quần thể ở ven biển và đất liền cũng có sự khác biệt về khả năng nhận biết và đáp ứng với các phân tử mùi được sản sinh bởi các con sên chuối. Các nhà nghiên cứu giả thuyết rằng khi các con rắn đất liền chiếm giữ các nơi ở ven biển trên 10.000 năm trước, một số đã nhận biết được mùi vị của các con sên chuối. Vì những con rắn này có được lợi thế về nguồn thức ăn là sên chuối nên chúng có giá trị thích nghi tốt hơn so với các quần thể rắn không ăn sên chuối. Qua hàng trăm hoặc hàng nghìn thế hệ, khả năng nhận dạng sên chuối làm môi đã tăng lên về tần số ở quần thể ven biển. Sự thay đổi đáng kể trong hành vi quan sát được ngày nay giữa các quần thể ven biển và quần thể trong đất liền có thể là bằng chứng cho sự thay đổi tiến hoá trong quá khứ này.

Ảnh hưởng của sự khác biệt trong một locus-đơn

Nhiều nhà khoa học cho rằng trong hầu hết các trường hợp, hành vi được định hình bởi một số lớn các gene mà từng gene lại chỉ có ảnh hưởng nhỏ. Tuy nhiên, điều này không có nghĩa rằng sự khác biệt trong một locus gene đơn là không thể quan sát được. Trong một số trường hợp, những khác biệt ở một locus đơn có thể gây ra những khác biệt đáng kể trong hành vi, thậm chí nếu như hành vi đó cần có sự hoạt động của nhiều gene khác nữa. Một ví dụ nổi bật là hành vi của hai loài chuột đồng có họ hàng gần gũi, chúng là các động vật gặm nhấm

nhỏ giống chuột nhất. Những con chuột đồng đồng cỏ đực (*Microtus pennsylvanicus*) đơn độc và không hình thành các mối quan hệ lâu dài với các bạn tình. Sau khi giao phối, chúng ít chú ý tới con non của chúng. Trái lại, những con chuột đồng thảo nguyên đực (*Microtus ochrogaster*) tạo nên sự gắn kết bền chắc, hay *quan hệ cặp đôi*, với một con cái sau khi giao phối (Hình 51.17). Những con chuột đồng thảo nguyên đực áp ủ các con non của chúng, liếm láp và chăm sóc chúng, trong khi hành động hung dữ với những đối tượng xâm nhập vào khu vực của chúng.

Nghiên cứu cho thấy rằng một chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng trong lúc giao phối là cơ sở cho hành vi kết đôi và chăm sóc con của các chuột đồng đực. Người ta đã biết chất vasopressin hay ADH (xem Chương 44) là một peptide liên kết với một loại thụ thể đặc hiệu trong hệ thần kinh trung ương. Khi các con chuột đồng đực được dùng một thuốc ức chế thụ thể vasopressin ở não thì chuột không hình thành hành vi kết đôi sau giao phối. Các nhà khoa học cũng đã quan sát được rằng gene thụ thể vasopressin của các chuột đồng thảo nguyên biểu hiện nhiều trong não, còn gene đó ở các chuột đồng đồng cỏ thì không.

Để kiểm tra liệu số lượng thụ thể vasopressin có trong não có điều khiển hành vi sau giao phối của chuột đồng không, các nhà nghiên cứu đã đưa gene thụ thể vasopressin từ các chuột đồng thảo nguyên vào các chuột đực đồng đồng cỏ. Các chuột đồng đồng cỏ mang gene này đã không chỉ phát triển não có mức độ thụ thể vasopressin cao mà còn cho thấy nhiều hành vi kết đôi giống như các chuột đồng thảo nguyên đực. Như vậy, mặc dù nhiều gene ảnh hưởng tới sự hình thành quan hệ kết cặp và hành vi làm cha của chuột đồng, chỉ riêng mức độ thụ thể vasopressin cũng quyết định hình thức hành vi nào phát triển. Khi các tác dụng locus gene đơn mạnh mẽ như vậy diễn ra, chúng cung cấp một cơ hội tuyệt vời để nghiên cứu sự tiến hoá hành vi, như chúng ta sẽ thấy trong phần tiếp.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 51.3

1. Giải thích tại sao sự khác biệt về địa lý trong sở thích chọn môi của rắn sọc dài lại chứng tỏ rằng hành vi này đã được tiến hoá nhờ sự chọn lọc tự nhiên.
2. Tại sao xác định các đột biến ảnh hưởng tới hành vi ve vãn lại dễ hơn các đột biến ảnh hưởng tới các hành vi thiết yếu khác?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử rằng một cặp sinh đôi giống nhau được nuôi riêng có hành vi giống nhau tới 80% thời gian khi thực hiện một hoạt động nào đó. Bạn cần thêm thông tin nào để đưa ra một kết luận về cơ sở di truyền của hành vi?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 51.4

Chọn lọc về sự sống sót của cá thể và sự thành đạt sinh sản có thể giải thích cho hầu hết các hành vi

Các thành phần di truyền của hành vi, giống như tất cả các khía cạnh khác của kiểu hình, đều tiến hoá nhờ chọn lọc tự nhiên chọn lọc các đặc điểm làm tăng sự sống sót và thành đạt sinh sản trong một quần thể. Hai hành vi có tác động trực tiếp nhất tới giá trị thích nghi là khả năng tìm kiếm thức ăn và lựa chọn bạn tình.

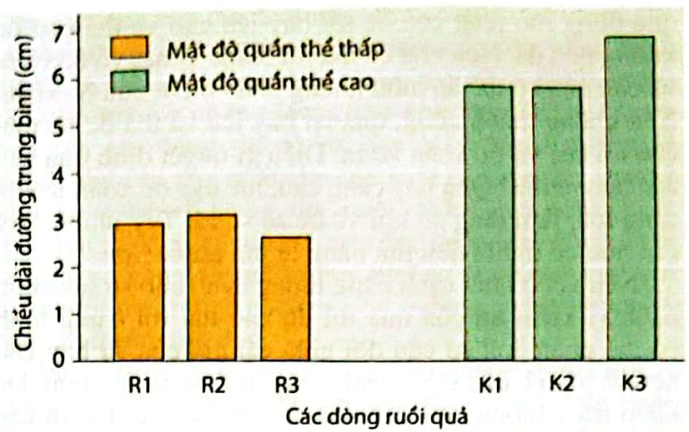
Hành vi kiếm ăn

Vì dinh dưỡng đủ là thiết yếu cho sự sống sót và thành đạt sinh sản của một động vật nên chúng ta kỳ vọng rằng sự chọn lọc tự nhiên luôn trau chuốt hoàn thiện các hành vi làm tăng cường hiệu quả của ăn uống. Hành vi kiếm thức ăn, hay **kiếm ăn**, bao gồm không chỉ ăn uống mà còn gồm bất kỳ hoạt động nào của một động vật sử dụng để tìm kiếm, nhận biết và thu giữ các loại thức ăn.

Tiến hoá của hành vi kiếm ăn

Ruồi quả (*Drosophila melanogaster*) đã cho các nhà khoa học cơ hội để nghiên cứu sự biến dị di truyền có thể góp phần cho tiến hoá của hành vi kiếm ăn như thế nào. Sự biến đổi ở một gene được gọi là *forager* (*for*) điều khiển hành vi kiếm ăn của các ấu trùng ruồi quả. Trung bình, các ấu trùng mang allele *for^R* ("Rover", lang thang) đi xa gấp đôi khi kiếm ăn so với các ấu trùng mang allele *for^s* ("sitter", tại vị). Các thí nghiệm cho thấy enzyme được mã hoá bởi locus *forager* hoạt động mạnh hơn ở ấu trùng mang *for^R* so với ở ấu trùng mang *for^s*. Vì loại enzyme này thường tham gia vào các con đường truyền tín hiệu (xem Chương 45) nên các kết quả này cho thấy những thay đổi trong xử lý thông tin môi trường có thể làm thay đổi đáng kể hành vi.

Cả hai allele *for^R* và *for^s* đều có trong các quần thể tự nhiên. Những hoàn cảnh nào có thể ủng hộ cho một allele



▲ **Hình 51.18** Tiến hoá của hành vi kiếm ăn ở các quần thể ruồi *Drosophila melanogaster* phòng thí nghiệm. Sau 74 thế hệ sống ở mật độ quần thể thấp, các ấu trùng ruồi quả (các quần thể R1 — R3) có các đường kiếm ăn ngắn hơn hẳn so với đường đi kiếm ăn của các ấu trùng sống ở mật độ cao (các quần thể K1 — K3).

này hoặc allele khác? Câu trả lời trở nên rõ ràng trong các thí nghiệm khi các ruồi quả được giữ trong nhiều thế hệ ở các mật độ quần thể hoặc thấp hoặc cao. Các ấu trùng từ hai mẫu khác biệt rõ về hành vi, như khác biệt trung bình về chiều dài đường đi kiếm ăn (**Hình 51.18**). Các ấu trùng được duy trì trong nhiều thế hệ ở mật độ thấp đi kiếm ăn ở các khoảng cách ngắn hơn so với các ấu trùng được giữ ở mật độ cao. Hơn nữa, các kiểm tra di truyền cho thấy rằng allele *for^s* đã tăng tần số trong các quần thể mật độ thấp, còn allele *for^R* tăng tần số ở nhóm mật độ cao. Những thay đổi này rất có giá trị. Ở mật độ quần thể thấp, kiếm ăn ở khoảng cách ngắn cũng thu đủ thức ăn nên kiếm ăn ở khoảng cách xa sẽ tiêu hao năng lượng không cần thiết. Tuy nhiên, trong các điều kiện đông đúc, kiếm ăn ở khoảng cách xa có thể giúp các ấu trùng vận động ra khỏi các vùng không có thức ăn. Tóm lại, có một sự thay đổi về tiến hoá quan sát được và lý giải được về hành vi ở các quần thể thực nghiệm.

Mô hình kiếm ăn tối ưu

Để nghiên cứu nguyên nhân trực tiếp và nguyên nhân sâu xa của các chiến lược tìm kiếm thức ăn khác nhau, các nhà sinh thái học hành vi đôi khi áp dụng một loại phân tích lợi nhuận—giá cả sử dụng trong kinh tế. Ý tưởng này cho rằng hành vi kiếm ăn là một sự thỏa hiệp giữa những lợi ích về dinh dưỡng và cái giá phải trả cho việc có được thức ăn. Những tổn hao này có thể bao gồm tiêu thụ năng lượng khi kiếm ăn cũng như nguy cơ bị ăn thịt trong khi kiếm ăn. Theo mô hình kiếm ăn tối ưu này thì chọn lọc tự nhiên nên thiên về hành vi kiếm ăn có giá phải trả tối thiểu khi kiếm ăn và thu được lợi ích tối đa.

Để thấy được mô hình tìm kiếm thức ăn tối ưu có thể được áp dụng ra sao, chúng ta hãy xem xét hành vi kiếm ăn của quạ Tây Bắc (*Corvus caurinus*). Ở các đảo ngoài khơi của British Columbia những con quạ này tìm các động vật thân mềm Chân bụng được gọi là ốc xoắn ở các hốc thủy triều trên đá. Sau khi tìm ra chỗ của một con ốc,

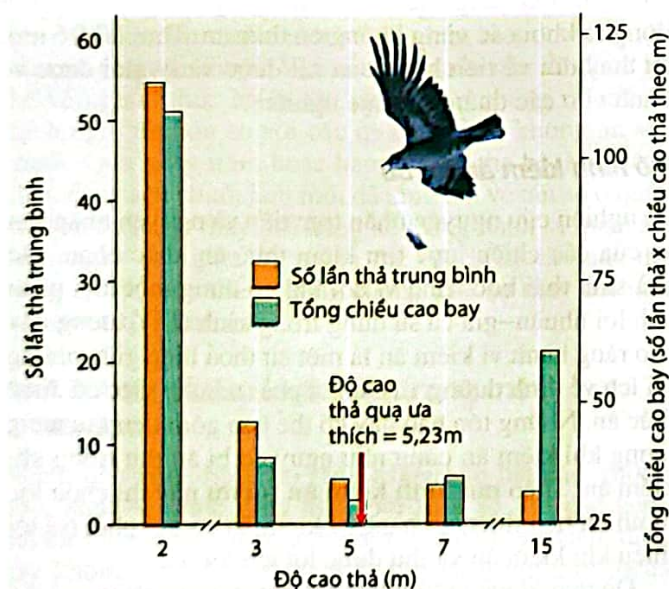
qua dùng mỏ nhặt con ốc rồi bay lên cao và thả con ốc xuống nền đá. Nếu như cú thả rơi thành công, vỏ ốc vỡ ra và con quạ có thể ăn luôn những phần mềm của ốc xoắn. Nếu không thành công, quạ lại bay lên và thả ốc lại mãi cho tới khi vỏ ốc xoắn vỡ ra. Điều gì quyết định quạ bay cao bao nhiêu? Quạ bay càng cao, lực đập ốc xoắn lên đá càng lớn, làm tăng cơ hội vỏ ốc sẽ vỡ ra. Tuy nhiên, bay cao hơn có nghĩa tiêu thụ năng lượng nhiều hơn.

Nếu xét ở khía cạnh năng lượng dành cho sự lựa chọn hành vi kiếm ăn của quạ thì độ cao thả rơi trung bình có thể phản ánh sự cân đối giữa cái giá của sự bay cao hơn và lợi ích của việc thành công thường xuyên hơn. Để kiểm tra ý tưởng này, các nhà nghiên cứu đã thả rơi các con ốc xoắn từ các độ cao khác nhau và ghi chú số lượng các cú thả rơi cần thiết để phá vỡ vỏ ốc. Với mỗi độ cao, họ tính toán số lượng trung bình của các lần thả và độ cao bay tổng trung bình, chính là độ cao thả rơi nhân với số lần thả rơi (**Hình 51.19**). Độ cao thả rơi khoảng 5 m được xác định là tối ưu, phá vỡ vỏ ốc với độ cao bay tổng thấp nhất – nói cách khác là công sức ít nhất. Độ cao bay trung bình trong thực tế cho các con quạ trong hành vi ăn ốc xoắn của chúng là 5,23 m, rất gần với dự đoán dựa trên sự cân đối tối ưu giữa năng lượng thu được (thức ăn) với năng lượng chi phí.

Sự phù hợp cao giữa độ cao dự đoán và độ cao thực tế chứng tỏ mô hình kiếm ăn phản ánh các động lực chọn lọc định hình sự tiến hoá của hành vi này. Tuy nhiên, các mô hình khác có thể giải thích những phát hiện tương đương. Ví dụ, độ cao bay trung bình có thể giảm tối thiểu số lần thả trung bình cần thiết để phá vỡ một con ốc. Cần có thêm các thực nghiệm để đánh giá các khả năng này.

Cân bằng giữa hiểm họa và phần thưởng

Một trong các giá phải trả đáng kể nhất với một động vật khi kiếm ăn là nguy cơ bị ăn thịt. Tối đa hoá năng lượng



▲ **Hình 51.19** Phí tổn năng lượng và những lợi ích trong hành vi kiếm ăn. Các kết quả thực nghiệm chỉ ra rằng thả rơi ốc từ độ cao 5 m làm vỡ vỏ với công sức ít nhất. Độ cao thả thực tế được quạ ưa thích tương ứng gần như chính xác với độ cao làm tối thiểu độ cao bay.

thu được và tối thiểu hoá năng lượng chi phí sẽ chẳng có lợi mấy nếu như hành vi kiếm ăn khiến kẻ đi kiếm ăn lại trở thành con mồi cho các con vật ăn thịt khác. Do vậy, có vẻ rất có lý rằng nguy cơ bị ăn thịt có thể ảnh hưởng đến hành vi tìm kiếm thức ăn. Điều đó dường như là đúng với hươu la (*Odocoileus hemionus*). Loài này sống trong các vùng núi của miền tây của Bắc Mỹ. Các nhà nghiên cứu nhận thấy thức ăn của hươu la phân bố tương đối đồng đều trong môi trường, mặc dù có phần nào thấp hơn ở các vùng trống trải không có rừng. Trái lại, nguy cơ bị ăn thịt khác nhau rất lớn; những con sư tử núi (*Puma concolor*), thú ăn thịt chính, đã giết nhiều hươu la ở các vùng bìa rừng và chỉ có một số nhỏ ở các vùng trống và các khu vực trong rừng.

Hành vi tìm kiếm thức ăn của hươu la phản ánh những khác biệt trong nguy cơ bị ăn thịt ở các vùng nhất định ra sao? Hươu la ăn chủ yếu ở các vùng trống. Như vậy, dường như hành vi kiếm ăn của hươu la phản ánh sự khác biệt lớn về nguy cơ bị ăn thịt mà không phải sự khác biệt nhỏ hơn về mức độ có sẵn thức ăn. Kết quả này nhấn mạnh rằng hành vi thường xuyên phản ánh một sự thỏa hiệp giữa các áp lực chọn lọc cạnh tranh.

Hành vi giao phối và lựa chọn bạn tình

Hành vi giao phối bao gồm việc tìm kiếm hoặc hấp dẫn các bạn tình, lựa chọn trong số các vùng bạn tình tiềm năng, và cạnh tranh giành các bạn tình, là sản phẩm của một dạng chọn lọc tự nhiên được gọi là chọn lọc giới tính (xem Chương 23). Hành vi giao phối làm tăng cường sự khác biệt về thành đạt sinh sản ra sao phụ thuộc vào hệ thống giao phối của loài.

Các hệ thống giao phối và việc bố mẹ chăm sóc con cái

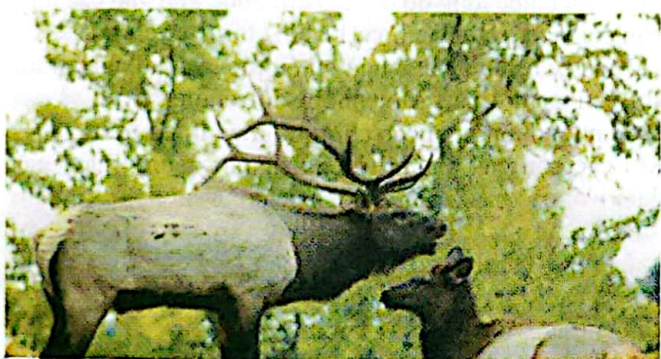
Như chúng ta đã thấy với các chuột đồng, mối quan hệ giao phối giữa các con đực và con cái thay đổi lớn giữa các loài. Ở nhiều loài, giao phối là lang chạ, không có các quan hệ kết đôi chặt chẽ hoặc các mối quan hệ lâu dài giữa các cặp bạn tình. Ở những loài trong đó các bạn tình vẫn ở cùng nhau suốt thời gian dài thì mối quan hệ có thể là đơn phối (một con đực chỉ giao phối với một con cái) hoặc đa phối (một cá thể của một giới giao phối với một vài cá thể khác giới). Các quan hệ đa phối hay gặp nhất là kiểu một con đực giao phối với nhiều con cái. Hệ thống giao phối kiểu này được gọi là đa thê, mặc dù một số loài lại có kiểu giao phối đa phu, trong đó một con cái giao phối với nhiều con đực. Trong số các loài đơn phối, các con đực và con cái thường giống nhau nhiều về hình thái đến mức khó có thể hoặc không thể phân biệt được chúng dựa trên các đặc điểm bề ngoài (**Hình 51.20a**). Các loài đa thê thường là lưỡng hình, với các con đực sặc sỡ hơn và thường to hơn các con cái (**Hình 51.20b**). Các loài đa phu cũng lưỡng hình, nhưng trong trường hợp này, các con cái thường đẹp hơn và to lớn hơn các con đực (**Hình 51.20c**).

Các nhu cầu của con non là một yếu tố quan trọng kiểm soát sự tiến hoá của các hệ thống giao phối. Ví dụ, phần lớn chim mới nở không thể tự chăm sóc. Hơn nữa, chúng cần có một nguồn cung cấp thức ăn lớn, liên tục, một nhu cầu rất khó cho một con mẹ đáp ứng được. Trong những trường hợp như vậy, con đực ở lại cùng phụ giúp

con cái thì ruồi cuộc có thể sẽ có nhiều con non sống sót hơn là so với trường hợp nó bỏ đi tìm kiếm thêm các bạn tình. Điều này có thể giải thích tại sao phần lớn chim là đơn phối. Trái lại, với những loài chim mà con non có thể tự ăn và tự chăm sóc bản thân gần như ngay sau khi nở thì các con đực có ít lợi ích nếu chung thủy với một con cái.



(a) Trong các loài đơn phối, như những con thiên nga kèn, các con đực và các con cái rất khó phân biệt chỉ bằng các đặc điểm bên ngoài.



(b) Trong số các loài đa thê, như nai sừng tấm, con đực (trái) thường lớn gấp hơn.



(c) Trong các loài đa phu, như chim dẻ nước Wilson, các con mái (trên) thường to đẹp hơn các con trống.

▲ Hình 51.20 Mối quan hệ giữa hệ thống giao phối và hình dạng các con đực và con cái.

Các con đực của các loài này, như chim trĩ và chim cú, có thể tối đa hoá sự thành đạt sinh sản của chúng bằng cách tìm kiếm thêm các bạn tình khác, và đa thê là tương đối phổ biến ở những loài chim như vậy. Trong trường hợp của các động vật có vú, con cái tiết sữa thường là nguồn thức ăn duy nhất cho con non; các con đực thường không có vai trò trong việc nuôi dưỡng con non. Ở các loài động vật có vú mà các con đực có vai trò bảo vệ các con cái và con non của chúng, như sư tử thì một con đực hoặc một nhóm nhỏ các con đực thường chăm sóc nhiều con cái trong một đàn.

Một yếu tố khác ảnh hưởng tới hành vi giao phối và chăm sóc con non của bố mẹ là mức độ chắc chắn là bố của con đực. Con non được sinh ra hoặc trứng do con cái đẻ ra thì chắc chắn sẽ mang các gene của con cái đó. Tuy nhiên, thậm chí trong một mối quan hệ đơn phối bình thường, một con đực khác không phải là bạn tình chung thủy của con cái đó lại vẫn có thể là bố của các con non của con cái đó. Mức độ chắc chắn là bố tương đối thấp ở hầu hết các loài có thụ tinh trong vì các hành động giao phối và đẻ con (hoặc giao phối và đẻ trứng) là tách biệt theo thời gian. Điều này có thể giải thích tại sao việc con bố chăm sóc các con non chỉ được tiến hoá ở một số ít loài chim và động vật có vú. Tuy nhiên, các con đực của nhiều loài thụ tinh trong có các hành vi làm tăng mức độ chắc chắn là bố của chúng. Các hành vi này bao gồm canh giữ các con cái không cho các con đực khác giao phối, loại bỏ hết trứng của các con đực khác nếu có khỏi đường sinh sản của con cái trước khi giao phối, và đưa vào một lượng lớn tinh trùng để thay thế tinh trùng của các con đực khác. Mức độ chắc chắn là bố cao hơn trong trường hợp khi đẻ trứng và giao phối xảy ra cùng lúc như trong trường hợp thụ tinh ngoài. Điều này giải thích tại sao việc bố mẹ chăm sóc con non ở các động vật không xương sống ở nước, cá và các động vật lưỡng cư, nếu có thì cả các con bố lẫn con mẹ đều tham gia (Hình 51.21; và cả Hình 46.6). Con bố chăm sóc con non chỉ có ở 7% các họ cá và động vật lưỡng cư thụ tinh trong, nhưng lại chiếm tới 69% ở các họ có thụ tinh ngoài.

Điều quan trọng cần lưu ý là mức độ chắc chắn là bố không có nghĩa là các động vật ý thức được điều đó nên



▲ Hình 51.21 Con cá đực hàm lớn đang bảo vệ trứng trong miệng. Cá đực hàm lớn, sống ở các môi trường biển nhiệt đới, giữ trứng mà nó đã thụ tinh trong miệng để giữ cho trứng được thông khí và khỏi bị các động vật khác ăn cho tới khi con non nở ra.

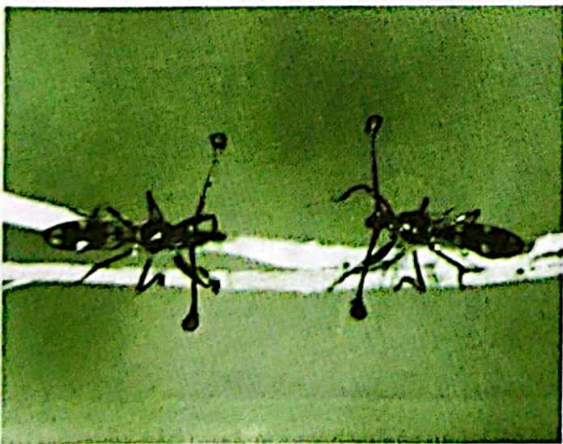
mới có các hành vi giao phối theo một kiểu cách nhất định. Hành vi của con đực có liên quan với mức độ chắc chắn là bố của nó tồn tại vì nó đã được tăng cường củng cố qua nhiều thế hệ nhờ chọn lọc tự nhiên. Tuy nhiên, mối quan hệ giữa mức độ chắc chắn là bố và sự chăm sóc con non của con bố vẫn là một lĩnh vực nghiên cứu sôi động và còn đang là vấn đề tranh cãi.

Chọn lọc giới tính và chọn bạn tình

Như bạn đã đọc trong Chương 23, mức độ lưỡng hình giới tính trong cùng một loài là do chọn lọc giới tính, một dạng của chọn lọc tự nhiên trong đó những khác biệt về thành đạt sinh sản giữa các cá thể là hậu quả của những khác biệt về sự thành bại trong giao phối. Nhớ lại từ Chương 23 rằng chọn lọc giới tính có thể dưới dạng *chọn lọc khác giới*, trong đó các thành viên của một giới chọn các bạn tình trên cơ sở các đặc điểm đặc trưng của giới kia, như các giai điệu ve vãn, hay *chọn lọc trong giới* là sự cạnh tranh giữa các thành viên của một giới trong việc thu hút các bạn tình. Chúng ta sẽ xem thêm một số bằng chứng thực nghiệm về chọn lọc giới tính.

Quyền lựa chọn bạn tình của các con cái Việc con cái có quyền lựa chọn bạn tình có thể đóng vai trò quan trọng trong sự tiến hoá hành vi và giải phẫu của con đực thông qua chọn lọc khác giới. Ví dụ, chúng ta hãy xem xét hành vi ve vãn của các con ruồi mắt cuống. Mắt của các con trùng này ở đầu của một cuống dài. Cuống mắt ở các con đực dài hơn ở so với ở các con cái (**Hình 51.22**). Trong quá trình ve vãn, con đực tự mình trình diễn trước con cái với cuống mắt giương lên. Các nhà nghiên cứu cho thấy các con cái thường thích giao phối với các con đực có các cuống mắt tương đối dài. Tại sao những con cái này có thể thích đặc điểm dường như rất tùy tiện này? Như đã bàn luận trong Chương 23, những đặc điểm có tính trang điểm như các cuống mắt dài ở ruồi này và màu sắc sặc sỡ ở những con chim đực có liên quan tới sức khỏe và tuổi thọ của con đực. Một con cái chọn một con đực khỏe mạnh chắc sẽ sản sinh ra nhiều con non có khả năng sống sót tới khi sinh sản.

Các thí nghiệm được tiến hành với những con chim sẻ vằn cho thấy sự in vết cũng có thể góp phần vào sự lựa



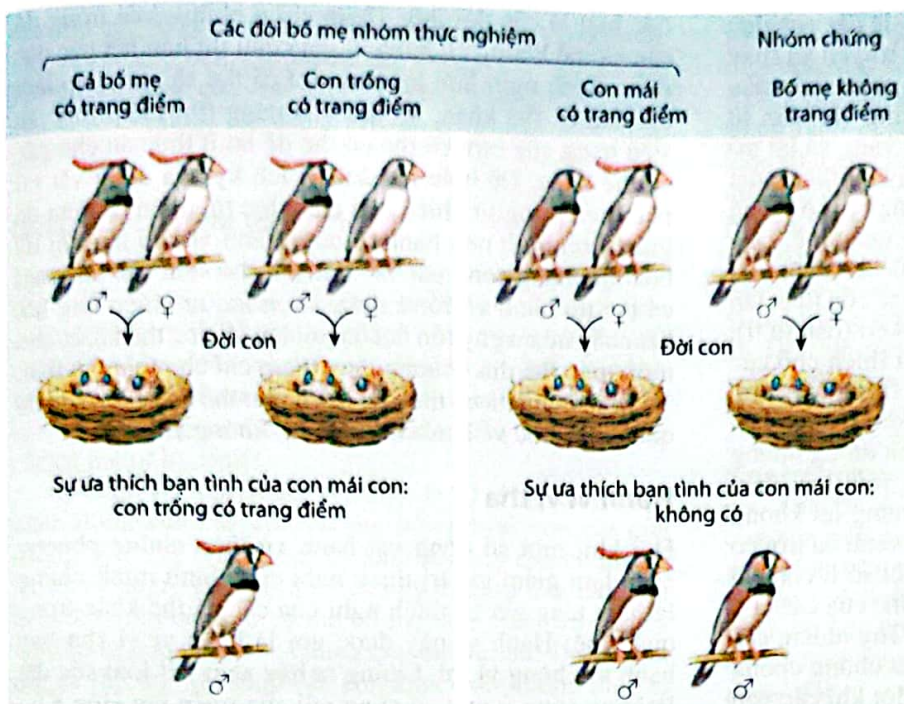
▲ **Hình 51.22** Những con ruồi mắt cuống đực. Dạng hai cuống mắt ở con đực có vai trò quan trọng trong các cuộc thí nghiệm giữa các con đực, như trên hình, cũng như có ảnh hưởng lớn đến quyết định lựa chọn bạn tình của các con cái.



▲ **Hình 51.23** Hình dáng của các chim sẻ vằn trong tự nhiên. Chim sẻ vằn trống (trái) sặc sỡ và đốm đốm hơn so với chim sẻ vằn mái.

chọn bạn tình. Cả chim sẻ vằn trống và mái đều thường không có mào trên đầu (**Hình 51.23**). Để khám phá liệu hình dáng của bố mẹ có ảnh hưởng tới sự ưa thích bạn tình ở đời con và không bị ảnh hưởng bởi yếu tố di truyền, các nhà nghiên cứu đã trang điểm nhân tạo cho những con chim sẻ vằn. Một chiếc lông đỏ dài 2,5 cm được gắn vào các lông trán của một trong hai hoặc cả hai chim sẻ vằn bố mẹ khi các con của chúng đạt 8 ngày tuổi, tức gần hai ngày trước khi chúng mở mắt. Một nhóm đối chứng chim sẻ vằn được nuôi dưỡng bởi các chim bố mẹ không trang điểm. Khi các con của chúng trưởng thành, chúng được giới thiệu với các bạn tình tiềm năng tương lai hoặc có được trang điểm nhân tạo với một lông đỏ hoặc không được trang điểm (**Hình 51.24**). Các con trống cho thấy không có sự thiên vị với cả các bạn tình được trang điểm hay không trang điểm. Các con mái được nuôi dưỡng bởi các con bố mẹ không trang điểm hoặc những cặp bố mẹ trong đó chỉ có mẹ được trang điểm cũng cho thấy không có sự thiên vị. Tuy nhiên, các con mái được nuôi dưỡng bởi cả hai bố mẹ đều được trang điểm hoặc bởi một cặp bố mẹ trong đó chỉ có con trống được trang điểm thì lại ưa thích những con trống được trang điểm làm các bạn tình của chúng. Như vậy, các chim sẻ vằn mái dường như đã thu các tín hiệu từ các chim bố trong việc lựa chọn các bạn tình.

Cạnh tranh vì bạn tình giữa các con đực Các ví dụ trên đây cho thấy sự ưa thích kiểu hình con đực tốt nhất của các con cái trong một hoàn cảnh cụ thể lại dẫn đến làm giảm sự biến dị giữa các con đực ra sao. Sự cạnh tranh vì bạn tình giữa các con đực là một kiểu chọn lọc giới tính cũng có thể làm giảm sự biến dị giữa các con đực. Sự cạnh tranh như vậy có thể liên quan với hành vi giao đấu, thường chỉ là một sự tỷ thí có tính nghi thức nhằm xác định đối thủ nào giành được quyền tiếp cận tới nguồn sống, chẳng hạn như thức ăn hoặc các bạn tình (**Hình 51.25**). Kết quả của những cuộc giao đấu như vậy có thể được xác định bởi sức mạnh, kích thước hoặc việc sử dụng có hiệu quả sừng, răng, v.v..., nhưng những hậu quả có thể mang tính tâm lý hơn là thể chất (xem Hình 51.22).



▲ **Hình 51.24 Chọn lọc giới tính bị ảnh hưởng bởi in vết.** Các thực nghiệm đã chứng minh rằng các sẻ vằn mái con đã in vết các con chim bố được trang điểm nhân tạo nên chúng ưa thích các con trống có trang điểm là những bạn tình trưởng thành. Với tất cả các nhóm thực nghiệm, cho thấy chim trống con không có sự thiên vị với cả những con mái được hoặc không được trang điểm.



▲ **Hình 51.25 Tương tác giao đấu.** Những con kangaroo xám miền đông (*Macropus giganteus*) thường đánh "box" trong các cuộc tỉ thí nhằm xác định con đực nào sẽ được giao phối với một con cái. Thông thường, một con đực khịt mũi rất to trước khi tấn công vào vùng đầu và hông của con kia bằng chân trước. Tiếp đến chúng tiếp tục khịt mũi, đập nhau và vật lộn. Nếu con đực bị tấn công không bỏ chạy, cuộc đấu có thể leo thang và khi đó mỗi con đực giữ thăng bằng nhờ đuôi rồi cố gắng đá đối thủ bằng các đầu móng sắc của chân sau.

Cho dù sự cạnh tranh vì bạn tình giữa các con đực có tiềm năng dẫn đến chọn lọc theo hướng giảm thiểu sự biến dị thì sự khác biệt về hành vi và hình thái ở các con đực cũng vẫn đặc biệt cao ở một số loài động vật có xương sống, bao gồm các loài cá và hươu, hay nhiều loài động vật không xương sống. Ở một số loài, chọn lọc giới tính đã đưa tới sự tiến hoá loại hành vi giao phối khác cũng như tiến hoá về hình thái của con đực. Các nhà khoa học làm thế nào phân tích được các hoàn cảnh trong đó có nhiều hơn một hành vi giao phối lại cùng dẫn đến sự thành đạt sinh sản? Một giải pháp dựa trên các quy luật chi phối các trò chơi.

Áp dụng lý thuyết trò chơi

Thông thường, giá trị thích nghi của một kiểu hình hành vi nào đó bị ảnh hưởng bởi các kiểu hình hành vi khác trong quần thể. Khi nghiên cứu những hoàn cảnh như vậy, các nhà sinh thái học hành vi sử dụng một loạt công cụ, bao gồm cả lý thuyết trò chơi. Được phát triển bởi nhà toán học Mỹ John Nash và các tác giả khác để mô hình hoá hành vi kinh tế của người, lý thuyết trò

chơi đánh giá các chiến lược khác nhau khi mà kết quả phụ thuộc vào các chiến lược của tất cả các cá nhân tham gia trò chơi.

Để hiểu rõ việc áp dụng lý thuyết trò chơi đối với hành vi giao phối, chúng ta hãy xem xét trường hợp của thằn lằn đốm bên (*Uta stansburiana*) ở California. Những con đực có thể có cổ màu da cam, xanh da trời, hoặc vàng (**Hình 51.26**). Mỗi màu cổ có liên quan tới một kiểu hành vi riêng biệt. Những con đực cổ màu da cam là hung dữ nhất và bảo vệ các lãnh địa rộng lớn có nhiều con cái. Những con cổ xanh da trời bảo vệ các lãnh địa nhỏ hơn và ít các con cái hơn. Những con cổ màu vàng là những con đực không có lãnh thổ riêng nên thường bắt chước các con cái và sử dụng các chiến thuật "đánh lén" để dành cơ



▲ **Hình 51.26 Sự đa hình ở con đực trong loài thằn lằn đốm bên (*Uta stansburiana*).** Con đực có cổ họng màu da cam, bên trái, con đực có cổ họng màu xanh da trời, ở giữa, con đực có cổ màu vàng, bên phải.

hội giao phối. Trong cùng một quần thể, tỷ lệ các con đực thuộc mỗi loại được xác định bởi kiểu di truyền và thay đổi theo thời gian. Trong một nghiên cứu quần thể, màu sắc cổ phổ biến nhất thay đổi trong khoảng vài năm từ màu xanh da trời tới màu da cam rồi màu vàng và lại trở về màu xanh dương. Bằng chứng cho thấy sự thành đạt giao phối của mỗi loại con đực bị ảnh hưởng bởi số lượng tương đối của các loại con đực khác trong quần thể. Đây chính là một ví dụ về sự chọn lọc phụ thuộc tần suất.

Bằng cách so sánh sự cạnh tranh giữa các con thằn lằn đực đốm bên với trò chơi trẻ con đá-giấy-kéo (oẳn tù tì), các nhà khoa học đã đưa ra một cách giải thích cho các chu kỳ biến đổi trong quần thể thằn lằn. Trong trò chơi, giấy thắng hòn đá, hòn đá thắng kéo, và kéo thắng giấy. Mỗi biểu tượng của bàn tay thắng một biểu tượng nhưng lại thua một cái khác. Tương tự như vậy, mỗi loại thằn lằn đực có một ưu thế so với một loại, nhưng lại không có ưu thế với loại khác. Khi các con có cổ xanh da trời có số lượng nhiều thì chúng có thể bảo vệ một số ít con cái trong các lãnh địa của chúng khỏi các ưu thế của các con đực cổ vàng có hành vi giao phối lén lút. Tuy nhiên, các con có cổ xanh không thể bảo vệ lãnh địa của chúng chống lại các con đực cổ da cam quá hung dữ. Một khi các con có cổ da cam có tần số cao nhất, số lượng các con cái nhiều hơn trong mỗi lãnh địa thì các con đực cổ vàng sẽ có cơ hội giao phối thành công lớn hơn. Khi các con đực cổ vàng trở nên phổ biến hơn thì chúng lại mở đường cho những con có cổ xanh vốn là loại có chiến thuật bảo vệ các lãnh địa nhỏ lại phát huy tác dụng khiến chúng lại trở thành những kẻ thành công nhất trong giao phối.

Lý thuyết trò chơi cung cấp một phương thức để suy nghĩ về các vấn đề tiến hoá phức tạp trong đó hiệu suất tương đối, không phải hiệu suất tuyệt đối, là chìa khoá để hiểu biết về sự tiến hoá của hành vi. Điều này làm cho lý thuyết trò chơi thành một công cụ quan trọng vì hiệu suất tương đối của một kiểu hình so với các kiểu hình khác là một thước đo giá trị thích nghi của Darwin.

Kiểm tra khái niệm

51.4

1. Tại sao hình thức thụ tinh lại có tương quan cao với việc có hoặc không có tập tính chăm sóc con non của bố mẹ?
2. Tại sao việc có cả các allele for^R và for^S trong quần thể ban đầu dùng cho thí nghiệm về tìm kiếm thức ăn của ruồi quả lại rất quan trọng?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử một virus đã gây nhiễm một quần thể thằn lằn đốm bên làm chết nhiều con đực hơn con cái. Liệu nhiễm virus ảnh hưởng trực tiếp tới sự cạnh tranh giữa các con đực về sự thành đạt sinh sản như thế nào?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Khái niệm

51.5

Giá trị thích nghi tổng thể có thể giải thích cho sự tiến hoá của tập tính xã hội vị tha

Nhiều hành vi xã hội là ích kỷ; đó là khi một hành vi có lợi cho cá thể này nhưng lại làm tổn hại các cá thể khác,

đặc biệt là các đối thủ. Thậm chí ở những loài trong đó các cá thể không có hành vi giao đấu thì hầu hết các đặc điểm thích nghi làm lợi cho một cá thể sẽ gián tiếp làm hại các cá thể khác. Ví dụ, khả năng tìm kiếm thức ăn siêu hạng của một cá thể có thể để lại ít thức ăn cho các cá thể khác. Dễ hiểu là hành vi ích kỷ của động vật rất phổ biến trong tự nhiên nên chọn lọc tự nhiên rõ ràng đã giúp định hình nên hành vi này. Hành vi nào làm tối đa hoá khả năng sống sót và sự thành đạt sinh sản của một cá thể thì hành vi đó sẽ được chọn lọc tự nhiên ủng hộ, bất chấp nó có gây tổn hại bao nhiêu cho cá thể khác, cho một quần thể địa phương, hay thậm chí cho toàn bộ loài. Vậy thì chúng ta có thể giải thích như thế nào các ví dụ đã quan sát được về hành vi có vẻ là “không vị lợi”?

Hành vi vị tha

Đôi khi, một số động vật hành xử theo những phương cách làm giảm giá trị thích nghi của chính mình nhưng lại làm tăng giá trị thích nghi của các cá thể khác trong quần thể; Hành vi này được gọi là hành vi **vị tha** hay hành vi không vị lợi. Chúng ta hãy xem xét loài sóc đất Belding sống ở một số vùng núi của miền tây Hoa Kỳ. Loài này rất dễ bị các động vật săn mồi như sói đồng cỏ và điều hâu ăn thịt. Một con sóc khi nhìn thấy một con vật săn mồi đi tới thường cất tiếng kêu thất thanh (âm lượng cao) để cảnh báo các cá thể không cảnh giác biết để rút về các hang. Lưu ý rằng với con sóc cảnh báo các con khác thì hành vi cảnh báo dễ làm tăng nguy cơ bị ăn thịt vì nó làm lộ vị trí của con vật phát ra tiếng kêu.

Một ví dụ khác về hành vi vị tha xảy ra ở các xã hội ong mật, trong đó các con ong thợ là vô sinh. Các con ong thợ tự chúng không bao giờ sinh sản, nhưng chúng làm việc thay cho một con ong chúa duy nhất trong đàn có khả năng sinh nở. Hơn nữa, các con ong thợ đốt những đối tượng xâm nhập, một hành vi giúp bảo vệ tổ nhưng gây ra cái chết cho chính những con ong thợ đó.

Hành vi vị tha cũng thấy ở loài chuột chũi trần (*Heterocephalus glaber*), những động vật gặm nhấm có tổ chức xã hội cao sống trong các hang và các đường hầm dưới lòng đất ở nam và bắc châu Phi. Chuột chũi trần hầu như không có lông và gần như mù, sống thành bầy gồm khoảng 75 tới 250 con hoặc nhiều hơn (**Hình 51.27**). Mỗi quần thể chỉ có một con cái sinh sản, con chúa, giao phối với một tới ba con đực, gọi là các vua. Phần còn lại của bầy gồm các con chuột cái không sinh sản và các con



▲ **Hình 51.27** Các con chuột chũi trần, một loài động vật sống bầy đàn biểu hiện hành vi vị tha. Hình ảnh ở đây là một con chuột chúa đang nuôi dưỡng con non trong khi quay quanh bởi các thành viên khác của bầy.

được tìm các rễ và củ dưới đất và chăm sóc cho con cháu, vua và các con non. Những cá thể không sinh sản có thể hy sinh sự sống của chúng để cố gắng bảo vệ cháu hoặc vua khỏi rắn hoặc các động vật săn mồi khác xâm nhập quần thể.

Giá trị thích nghi tổng thể

Làm thế nào một con sóc đất Belding, một con ong thợ, hay một con chuột chũi trần tăng cường giá trị thích nghi của nó bằng cách hỗ trợ các thành viên của quần thể mà có thể là những đối thủ thân cận nhất? Làm thế nào hành vi vị tha có thể được duy trì bởi tiến hoá nếu nó không làm tăng cường sự sống sót và thành công sinh sản của các cá thể tự hy sinh?

Sự chọn lọc cho hành vi vị tha là rõ ràng nhất trong hành động của các con bố mẹ hy sinh vì con cái của chúng. Khi các con bố mẹ hy sinh sự sống của chúng để tạo ra và hỗ trợ con cái thì điều này thực sự làm tăng giá trị thích nghi của các cá thể bố mẹ vì nó làm tối đa hoá việc đóng góp gene của chúng cho thế hệ sau. Tuy nhiên, các cá thể đôi khi giúp các con khác vốn không phải là con của chúng.

Nhà sinh học William Hamilton cho rằng một con vật có thể làm tăng sự đóng góp gene của chúng cho thế hệ sau nhờ sự giúp đỡ các con họ hàng thân thuộc một cách "không vụ lợi" hơn là giúp đỡ cho chính con chúng. Giống như giữa bố mẹ và con cái, các anh em ruột có nửa số gene chung. Do đó, sự chọn lọc có thể cũng thiên về giúp đỡ anh em hoặc giúp các con bố mẹ sản sinh nhiều anh em hơn. Ý tưởng này dẫn tới hình thành nên khái niệm **giá trị thích nghi tổng thể** của Hamilton, là hiệu ứng tổng thể mà một cá thể có thể tác động lên sự sinh sôi các gene của nó nhờ sản sinh con của riêng nó và tác động trợ giúp các cá thể có họ hàng gần, những đối tượng có nhiều gene chung với nó, sản sinh con.

Quy tắc Hamilton và chọn lọc dòng dõi

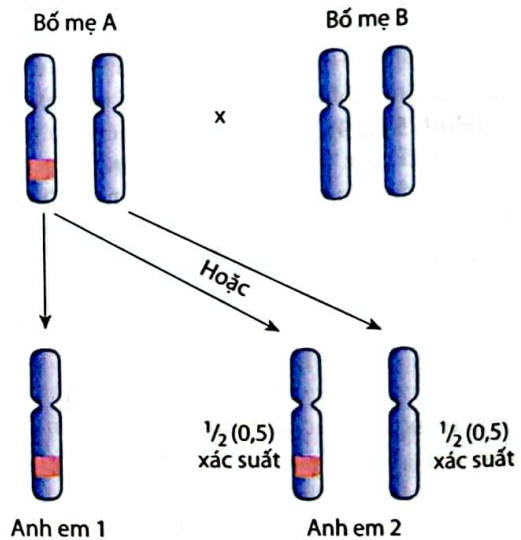
Theo Hamilton, ba biến số chủ chốt trong một hành động vị tha là lợi ích đối với con vật nhận, cái giá phải trả cho hành vi vị tha, và hệ số họ hàng. Lợi ích, B , là số con có thêm tính trung bình mà con vật thu lợi từ một hành động vị tha sản sinh ra. Giá phải trả, C , là số con sinh ra bị giảm đi khi thực hiện hành vi vị tha. **Hệ số họ hàng**, r , là tỷ lệ trung bình các gene mà chúng có chung. Sự chọn lọc tự nhiên thiên về hành vi vị tha khi lợi ích cho con vật nhận nhân với hệ số họ hàng là lớn hơn cái giá phải trả cho hành vi vị tha – nói cách khác đó là khi $rB > C$. Bất phương trình này được gọi là **Quy tắc Hamilton**.

Để hiểu rõ hơn quy tắc Hamilton, chúng ta hãy áp dụng nó vào một quần thể người trong đó mỗi cá thể trung bình có hai con. Chúng ta sẽ hình dung rằng một chàng trai trẻ sắp chìm trong một cú lướt sóng lớn, và anh trai anh ta liều mạng sống bơi ra để cứu em. Đáng ra chàng trai trẻ bị chết chìm và khi đó kết quả sinh sản của anh ta đúng ra là bằng không; nhưng bây giờ, nếu chúng ta sử dụng chuẩn mực trung bình thì anh ta có thể là cha của hai đứa trẻ khi được cứu. Như vậy, lợi ích cho người nhận của hành động vị tha này là hai đứa con ($B = 2$). Hãy cho rằng trong loại lướt sóng này trung bình một người bơi lướt sóng có 25% cơ hội bị chết chìm. Chúng ta có thể tính giá phải trả của hành động vị tha là 0,25 nhân

với 2 (2 là số lượng con kỳ vọng nếu người vị tha ở lại trên bờ) và $C = 0,25 \times 2 = 0,5$. Cuối cùng, chúng ta chú ý rằng các anh em ruột không phải là sinh đôi cùng trứng trung bình chia sẻ nửa số gene ($r = 0,5$). Một cách để hiểu rõ điều này là xem sự phân li của các nhiễm sắc thể tương đồng trong quá trình giảm phân hình thành giao tử **Hình 51.28**; xem thêm Chương 13).

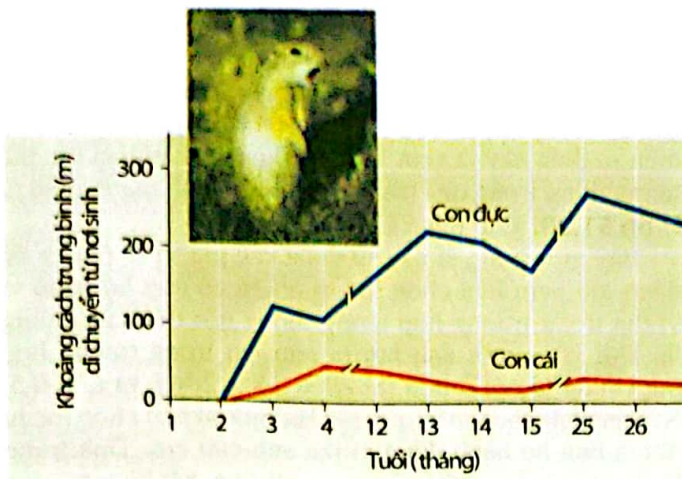
Bây giờ chúng ta hãy sử dụng các giá trị B , C và r để đánh giá xem liệu chọn lọc tự nhiên có ủng hộ hành vi vị tha trong trường hợp tưởng tượng nói trên của chúng ta. Đối với người anh bơi ra cứu em trong trường hợp mà chúng ta nói ở trên thì $rB = 0,5 \times 2 = 1$ và $C = 0,5$. Kết quả này thoả mãn quy tắc Halmilton nên chọn lọc tự nhiên ủng hộ hành động vị tha anh cứu em. Tính trung bình trên nhiều cá thể và qua các thế hệ, bất kỳ một gene nào ở người có hành động vị tha sẽ được truyền qua nhiều con hơn nếu anh ta liều mạng để cứu em hơn là không cứu. Hơn nữa, trong số các gene được truyền được phát tán theo cách này thì một số là do hành vi vị tha. Chọn lọc tự nhiên ủng hộ hành vi vị tha do làm tăng mức độ thành đạt sinh sản của các con có họ hàng được gọi là **chọn lọc dòng dõi**.

Chọn lọc dòng dõi giảm dần theo với khoảng cách di truyền. Các anh em ruột có r là 0,5, nhưng giữa một bà cô và cháu gái của bà ta thì $r = 0,25$ (1/4), và giữa anh em con chú con bác sẽ có $r = 0,125$ (1/8). Lưu ý là khi mức độ quan hệ họ hàng gần gũi giảm đi thì giá trị rB trong bất đẳng thức Hamilton cũng giảm đi. Liệu chọn lọc tự nhiên có ủng hộ việc cứu giúp một người anh em con chú con bác? Không, trừ phi việc lướt sóng ít nguy hiểm hơn. Với các điều kiện của quy tắc Halmilton thì lúc này $rB = 0,125 \times 2 = 0,25$ và chỉ bằng một nửa giá trị C (0,5).



▲ **Hình 51.28 Hệ số họ hàng giữa anh em ruột.** Băng màu đỏ chỉ một allele cụ thể (phiên bản của một gene) hiện diện trên một nhiễm sắc thể, nhưng không có allele y hệt với nó trên nhiễm sắc thể tương đồng ở thân sinh A. Người anh số 1 được thừa hưởng allele đó từ thân sinh A. Xác suất để người em ruột số 2 cũng thừa hưởng allele này từ thân sinh A là 1/2. Bất kỳ allele nào có trên một nhiễm sắc thể của bố hoặc mẹ cũng sẽ có xác suất như vậy. Hệ số họ hàng giữa hai anh em ruột bởi vậy sẽ là 1/2 hay 0,5.

ĐIỀU GÌ NẾU? Hệ số họ hàng của một cá thể với một anh em ruột (không sinh đôi) hoặc với cha hoặc mẹ là như nhau, đều bằng 0,5. Giá trị này liệu cũng đúng trong các trường hợp đa phu và đa thê?



▲ Hình 51.29 Chọn lọc dòng dõi và vị tha ở các sóc đất Belding. Đồ thị này giúp giải thích sự khác biệt đực-cái trong hành vi vị tha của các sóc đất. Một khi được cai sữa (những con non được nuôi trong khoảng một tháng), các con cái thường sống gần các họ hàng gần nhiều hơn so với các con đực. Các cú gọi báo động cảnh báo các họ hàng này làm tăng thích nghi tổng thể của sự vị tha của con cái.

Nhà di truyền học người Anh J.B.S. Haldane dường như tiên đoán được các ý tưởng này khi ông tuyên bố một cách vui đùa rằng ông sẽ không hi sinh mạng sống để đổi lấy một người anh em ruột, nhưng sẽ sẵn sàng liều mạng để cứu hai người anh em ruột hoặc tám người anh em con chú con bác.

Nếu chọn lọc dòng dõi giải thích cho hành vi vị tha thì các ví dụ về hành vi không ích kỷ mà chúng ta quan sát ở nhiều loài động vật khác nhau phải xảy ra ở những động vật có họ hàng gần gũi. Điều này quả thực là đúng, nhưng thường theo các cách phức tạp hơn nhiều. Giống như hầu hết các động vật có vú, những con sóc đất cái Belding sống gần với nơi sinh của chúng, còn các con đực ở các vị trí xa (**Hình 51.29**). Vì hầu hết các tiếng kêu báo động là do các con cái nên tiếng kêu của chúng chắc chắn giúp họ hàng gần gũi nhiều nhất. Trong trường hợp các con ong thợ vô sinh, bất kỳ việc gì chúng làm để giúp toàn bộ tổ đều đem lại lợi ích cho một thành viên duy nhất có khả năng sinh sản – ong chúa, là mẹ của chúng.

Trong trường hợp chuột chũi trần, các phân tích DNA cho thấy tất cả các cá thể trong một đàn đều có họ hàng gần gũi. Về di truyền, con chúa dường như là chị hay em ruột, hoặc là mẹ của các con vua, còn các con chuột chũi không sinh sản được đều là những hậu duệ trực tiếp của con chúa hoặc chị em ruột của nó. Vì vậy, khi một cá thể không sinh sản có hành vi giúp làm tăng cường khả năng sinh sản của con chúa hoặc vua thì kẻ có hành vi vị tha đó sẽ làm gia tăng cơ hội để một số gene giống y hệt với gene của nó sẽ được truyền sang thế hệ sau.

Hành vi vị tha có đi có lại

Một số động vật đôi khi hành xử vị tha đối với các động vật khác không phải là họ hàng. Một con khỉ đầu chó có thể giúp một đối tác không có họ hàng trong một trận chiến, hoặc một con sói có thể nhường thức ăn cho con sói khác không có họ hàng với nó. Hành vi như vậy có thể là một đặc điểm thích nghi nếu như cá thể được hỗ trợ trả

lại ân huệ trong tương lai. Cách trao đổi hỗ trợ này, được gọi là **hành vi vị tha có đi có lại (tương hỗ)**. Kiểu hành vi này thường được nêu ra để giải thích cho hành vi vị tha giữa những người không có quan hệ họ hàng. Hành vi vị tha tương hỗ là hiếm gặp ở các động vật khác; nó giới hạn chủ yếu ở loài (như tinh tinh) có các nhóm xã hội đủ ổn định lâu dài để cho các cá thể nhận được hành vi vị tha có nhiều cơ hội báo đáp. Người ta thường nghĩ có thể xảy ra trường hợp khi các cá thể gặp lại nhau và các con nhận được sự giúp đỡ lại không có hành vi hỗ trợ để báo đáp lại những cá thể đã giúp đỡ mình trong quá khứ thì kiểu hành vi này được các nhà sinh thái học hành vi gọi là “gian lận”.

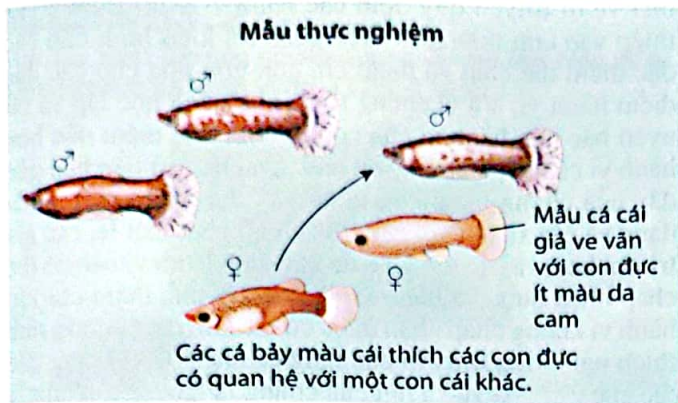
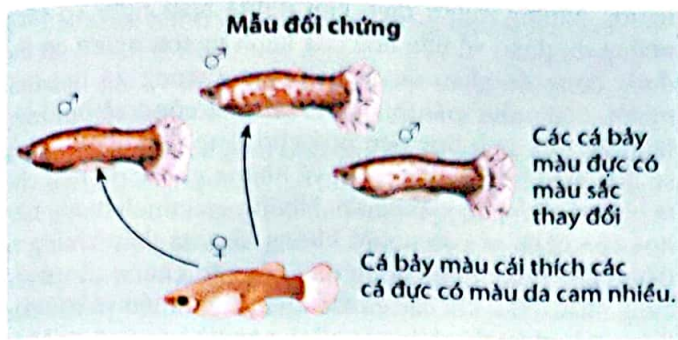
Do gian lận có thể có lợi cho kẻ gian dối nên hành vi vị tha có đi có lại liệu được tiến hoá ra sao? Lý thuyết trò chơi cho ta câu trả lời khả dĩ dưới hình thức của một chiến lược hành vi được gọi là **ăn miếng trả miếng (trả đũa)**. Trong chiến lược ăn miếng trả miếng, một cá thể đối xử với cá thể khác theo đúng cách mà nó đã được đối xử ở lần chúng gặp nhau gần nhất. Các cá thể chấp nhận hành vi này thường vị tha, hoặc hợp tác, trong lần đầu gặp với cá thể khác và sẽ duy trì lâu dài hành vi vị tha một cách có đi có lại. Khi quan hệ hợp tác của chúng không còn là có đi có lại thì các cá thể sử dụng chiến lược ăn miếng trả miếng để trả đũa ngay lập tức, nhưng chúng cũng sẽ đáp lại hành vi hợp tác ngay nếu cá thể kia trở nên hợp tác. Chiến lược trả đũa đã được sử dụng để giải thích cho một vài tương tác vị tha tương hỗ quan sát được ở các động vật – từ chia sẻ máu giữa những con dơi hút máu không quen biết tới hành vi gãi cho nhau ở các động vật linh trưởng.

Học tập xã hội

Ngay đầu chương này, bạn đã thấy rằng một số con tinh tinh non học cách đập vỡ các hạt cọ bằng cách học theo hành vi của các con có kinh nghiệm hơn (xem Hình 51.13). Loại hành vi học tập qua quan sát các đối tượng khác này được gọi là **học tập xã hội**. Học tập xã hội tạo nên gốc rễ của **văn hoá**, nó có thể được định nghĩa là một hệ thống truyền thông tin qua học tập xã hội hoặc dạy học có ảnh hưởng tới hành vi của các cá thể trong một quần thể. Truyền thông tin văn hoá có thể làm thay đổi các kiểu hình hành vi và do đó ảnh hưởng tới giá trị thích nghi của các cá thể. Những thay đổi về kiểu hình trên cơ sở văn hoá diễn ra theo thang thời gian ngắn hơn nhiều so với những thay đổi do chọn lọc tự nhiên. Vì chúng ta nhận ra học tập xã hội là dễ nhất ở loài người nên chúng ta thường cho là quá trình học tập xã hội chỉ có ở loài người. Tuy nhiên, học tập xã hội có thể thấy ở các nhánh động vật đã tách khỏi chúng ta rất lâu rồi, mà một trong số đó sẽ được chúng ta sẽ mô tả ở phần sau.

Nghiên cứu tình huống: Bắt chước cách chọn bạn tình

Bắt chước cách chọn bạn tình, một hành vi trong đó các cá thể trong một quần thể bắt chước cách chọn bạn tình của các cá thể khác, đã được nghiên cứu ở cá bảy màu nước ngọt *Poecilia reticulata*. Khi một con cá cái bảy màu chọn con đực mà không có các con cái khác bên cạnh thì con cái dường như luôn chọn con đực có màu da



▲ **Hình 51.30** Bất chương cách chọn bạn tình ở cá cái bầy màu (*Poecilia reticulata*). Các con cá cái bầy màu thường chọn các con đực có màu da cam nhiều. Nhưng khi các con đực được làm tương ứng về màu da cam hoặc khác biệt màu da cam 12% hoặc 24%, các con cái trong nhóm thực nghiệm chọn con đực ít màu da cam hơn xuất hiện cùng với một cá cái mô hình. Các con cái lơ đi sự lựa chọn hình thức của con cái mô hình chỉ khi con đực thay thế có màu da cam nhiều hơn 40%.

cam nhiều hơn. Để khám phá liệu hành vi này của các con cái khác có thể ảnh hưởng tới sự ưa thích này, một thí nghiệm đã được thiết kế sử dụng cả các cá cái sống và các con cá cái mô hình nhân tạo (**Hình 51.30**). Nếu một con cá bầy màu cái quan sát thấy con cá mô hình “ve vãn” một con đực có các dấu màu da cam ít thì nó cũng thường lặp lại sự ưa thích của cá cái mô hình. Như vậy, cá cái chọn con đực có liên quan tới con cá cái mô hình hơn là liên quan đến việc một con cá đực có màu cam nhiều hơn. Các ngoại lệ cũng cung cấp cho ta nhiều thông tin. Hành vi chọn bạn tình thường không thay đổi khi sự khác biệt về màu sắc là quá lớn. Bất chương hành vi chọn bạn tình có thể che lấp sự ưa thích của con cái do di truyền điều khiển dưới một ngưỡng khác biệt nhất định, trong trường hợp này là với màu của con đực.

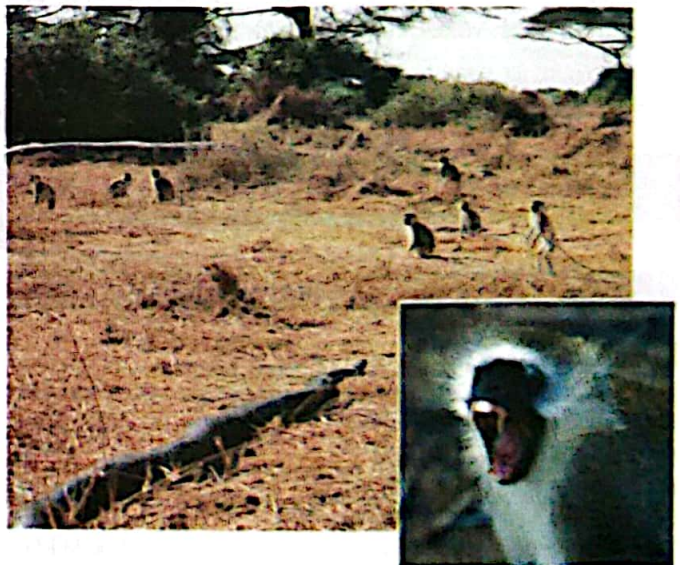
Bất chương chọn bạn tình, một dạng của học tập xã hội, cũng được quan sát thấy ở một số loài cá và chim khác. Điều gì là áp lực chọn lọc cho một cơ chế như vậy? Một khả năng là một con cái giao phối với các con đực vốn hấp dẫn với các con cái khác sẽ làm tăng khả năng để các con đực con của nó cũng sẽ trở nên hấp dẫn với các con cái và có được sự thành đạt sinh sản cao.

Nghiên cứu tình huống: Học tập xã hội về kêu báo động

Các nghiên cứu về loài khỉ voọc (*Cercopithecus aethiops*) ở công viên quốc gia Amboseli, Kenya, đã chứng minh

rằng học tập xã hội có thể làm thay đổi một hành vi. Các con khỉ voọc, có kích thước cỡ một con mèo nhà, tạo ra một bộ tiếng kêu báo động phức tạp. Các con khỉ voọc Amboseli kêu báo động khi chúng thấy các con báo, đại bàng hay rắn là những con săn bắt khỉ voọc. Khi một con voọc thấy một con báo thì nó kêu to; khi nó thấy một con đại bàng thì nó ho kếp với âm ngắn; còn tiếng báo động có rắn là tiếng “chất chất”. Dựa vào tiếng kêu báo động đặc trưng, các voọc khác trong nhóm hành xử theo một cách phù hợp: chúng chạy lên một cây khi nghe tiếng cảnh báo về báo (voọc nhanh nhẹn hơn các con báo ở trên cây); nhìn lên khi nghe tiếng báo động về đại bàng; và nhìn xuống khi nghe báo động về rắn (**Hình 51.31**).

Những con khỉ voọc non kêu cảnh báo, nhưng tiếng kêu chưa thực sự phân biệt được các đối tượng. Ví dụ, chúng kêu cảnh báo “đại bàng” khi thấy bất kỳ con chim nào, bao gồm cả những chim không có hại như những con chim ăn ong. Khi lớn dần, các con khỉ cái thiện độ chính xác của tiếng kêu báo động. Thực tế, các con khỉ voọc trưởng thành kêu báo động đại bàng chỉ khi thấy một con đại bàng thuộc về một trong hai loài ăn khỉ voọc. Các con non có thể học cách làm sao để có tiếng kêu đúng bằng cách quan sát các thành viên khác của nhóm và tiếp thu sự khẳng định xã hội. Ví dụ, nếu con non kêu trong trường hợp đúng – ví dụ, một cảnh báo đại bàng khi có một con đại bàng trên đầu – thành viên khác của nhóm cũng kêu báo động đại bàng. Nhưng nếu con non kêu khi có một con chim ăn ong bay ngang, các con trưởng thành trong nhóm im lặng. Như vậy, các con khỉ voọc có một xu hướng bẩm sinh là cất tiếng kêu khi nhìn thấy các đối tượng đe dọa trong môi trường. Học tập chỉnh âm sắc tiếng kêu để khi đến tuổi trưởng thành chúng chỉ kêu khi đáp ứng với mối nguy hiểm thực sự và được chuẩn bị để chỉnh âm sắc tiếng kêu báo động của thế hệ sau. Tuy nhiên, loài khỉ voọc cũng như các loài động vật không phải là người không loài nào có được



▲ **Hình 51.31** Các con khỉ voọc học sử dụng đúng tiếng kêu cảnh báo. Khi thấy rắn (trên mặt đất phía trước hình), các khỉ voọc kêu cảnh báo “rắn” (hình nhỏ), và các thành viên của nhóm đứng thẳng dậy và nhìn xuống.

► **Hình 51.32**
Cả gene và văn hoá tạo nên bản chất con người. Thế hệ già hơn dạy thế hệ trẻ hơn là một trong những cách cơ bản để truyền thụ văn hoá.



kiểu học tập xã hội và truyền đạt văn hoá như của xã hội loài người (**Hình 51.32**).

Tiến hoá và văn hoá nhân loại

Văn hoá nhân loại liên quan với lý thuyết tiến hoá trong ngành sinh học xã hội. Tiền đề chính của sinh học xã hội là các đặc điểm hành vi nhất định tồn tại vì chúng là sự biểu hiện của các gene đã được chọn lọc tự nhiên duy trì. Trong cuốn sách năm 1975 về *Sinh học xã hội: Sự tổng hợp mới*, E.O. Wilson dự đoán về cơ sở tiến hoá của các loại hành vi xã hội nhất định. Bằng cách nêu ra một số ví dụ từ văn hoá nhân loại, ông đã châm ngòi cho một cuộc tranh luận vẫn còn nóng bỏng đến ngày nay.

Phổ của các hành vi xã hội loài người có thể bị ảnh hưởng bởi bộ gene của chúng ta, nhưng điều này rất khác với tuyên bố rằng gene là các yếu tố quyết định cứng nhắc các hành vi. Điều khác biệt này là hạt nhân của cuộc tranh luận về các tương lai tiến hoá của hành vi con

người. Những người theo chủ nghĩa hoài nghi sợ rằng những dự đoán về tiến hoá của hành vi con người có thể được dùng để phán quyết hiện trạng trong xã hội loài người, cũng như giải thích cho các bất công xã hội hiện tại. Các nhà sinh học tiến hoá cho rằng điều này là một sự đơn giản hoá và nhầm lẫn về những gì các dữ liệu cho ta biết về sinh học loài người. Những giải thích thuộc tiến hoá của hành vi con người không làm hạ thấp chúng ta thành các robot được đóng dấu bởi các khuôn di truyền cứng nhắc. Như khi các cá thể khác biệt nhiều về các đặc điểm giải phẫu thì chúng ta cũng nên kỳ vọng có sự khác biệt về di truyền quy định các hành vi. Môi trường can thiệp vào con đường từ kiểu gene tới kiểu hình cho các đặc điểm thể chất và thậm chí còn hơn nữa cho các đặc điểm hành vi. Và vì chúng ta có khả năng học tập và rất uyên bác nên hành vi của con người có lẽ mềm dẻo hơn hành vi của bất kỳ động vật nào. Qua lịch sử tiến hoá gần đây của chúng ta, chúng ta đã xây dựng nên một sự đa dạng về các xã hội với cấu trúc chính phủ, luật lệ, các giá trị văn hoá, và các tôn giáo để xác định hành vi nào có thể chấp nhận được và hành vi nào không thể, thậm chí khi hành vi không chấp nhận được có thể làm tăng cường tính thích nghi kiểu Darwin của từng cá nhân. Có lẽ rằng các thể chế văn hoá và xã hội của chúng ta làm cho chúng ta khác biệt hẳn các loài động vật khác.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 51.5

1. Chúng ta có thể giải thích như thế nào về hành vi hợp tác giữa các con vật không có họ hàng?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu một động vật không thể phân biệt được những con có họ hàng gần với những con có họ hàng xa thì liệu giá trị thích nghi tổng thể có còn đúng không? Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử bạn áp dụng logic Hamilton cho một tình huống trong đó một cá thể đã qua tuổi sinh sản. Liệu chọn lọc tự nhiên có vẫn ủng hộ hành động vị tha?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương 51

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 51.1

Những tín hiệu rời rạc thu nhận qua các giác quan có thể kích thích tạo ra cả những hành vi đơn giản và hành vi phức tạp (tr. 1120-1125)

- Hành vi là tổng hợp các đáp ứng với các kích thích bên trong và bên ngoài và bao gồm các hoạt động cơ cũng như các hoạt động không cần vận động cơ. Tập tính học là khoa học nghiên cứu về hành vi động vật, đặc biệt trong môi trường tự nhiên. Các nhà tập tính học giữa thế kỷ XX đã phát triển một khuôn khổ khái niệm được xác định bởi một chùm các câu hỏi làm nổi bật lên bản chất hỗ trợ của hai viễn cảnh. Các câu hỏi về nguyên nhân trực tiếp, hoặc câu

hỏi "làm thế nào", tập trung vào các kích thích môi trường, nếu có kích phát một hành vi, cũng như các cơ chế di truyền, sinh lý, và giải phẫu liên quan với một hành động hành vi. Các câu hỏi nguyên nhân sâu xa, hay câu hỏi "tại sao", đặt vấn đề về giá trị tiến hoá của một hành vi.

- **Kiểu hành động rập khuôn** Các hành động rập khuôn là các hành động hầu như không bị thay đổi và được gây nên bởi các tín hiệu đơn giản gọi là các tín hiệu khơi mào.
- **Vận động có định hướng** Các vận động của động vật đáp ứng với các kích thích ngoại môi bao gồm tăng động, một hành vi liên quan với sự thay đổi về mức độ hoạt động, và hướng động, một vận động có định hướng tới hoặc ra xa một số kích thích. Các vận động di cư liên quan với sự định vị có thể dựa trên sự định hướng tương đối so với mặt trời, các vì sao hoặc từ trường của Trái Đất.

- **Các nhịp hành vi** Hành vi của động vật đôi khi được đồng bộ hoá thành hoạt động trong ngày, hay nhịp ngày đêm, chu kỳ sáng và tối trong môi trường hoặc thành các thay đổi theo năm trong chu kỳ theo các mùa.
- **Các tín hiệu và giao tiếp của động vật** Sự truyền đạt và tiếp nhận các tín hiệu tạo thành sự giao tiếp của động vật. Các con vật sử dụng các tín hiệu thị giác, thính giác, hoá học (thường là khứu giác), và xúc giác. Các chất hoá học được gọi là các pheromone đôi khi cũng được sử dụng để truyền thông tin đặc hiệu của loài trong môi trường.

KHÁI NIỆM 51.2

Học tập thiết lập nên những đường liên hệ đặc hiệu giữa kinh nghiệm và hành vi (tr. 1125–1129)



KHÁI NIỆM 51.3

Cả cấu trúc di truyền và môi trường đều góp phần phát triển các hành vi (tr. 1129–1133)

- Các nhà sinh học nghiên cứu cách các gene và môi trường ảnh hưởng lên sự phát triển của các kiểu hình hành vi.
- **Kinh nghiệm và hành vi** Các nghiên cứu nuôi con khác loài ở chuột nhắt California và chuột nhắt chân trắng đã phát hiện được ảnh hưởng của môi trường xã hội lên các hành vi hung dữ và chăm sóc con cái của các con chuột này.
- **Các gene điều hoà và hành vi** Các nghiên cứu di truyền ở côn trùng đã phát hiện ra sự tồn tại của các gene điều hoà chủ đạo điều khiển các hành vi phức tạp. Trong cùng một thứ bậc nhiều gene tham gia quy định một hành vi nhất định.
- **Những khác biệt về hành vi giữa các quần thể tự nhiên là có cơ sở di truyền** Khi sự khác biệt về hành vi trong cùng một loài tương ứng với biến đổi trong các điều kiện môi trường thì đó có thể là bằng chứng của sự tiến hoá trong quá khứ. Các nghiên cứu thực địa và phòng thí nghiệm đã cho thấy cơ sở di truyền cho sự thay đổi trong hành vi di cư ở các chim di cư qua một giai đoạn vài thập

kỷ. Các nghiên cứu với rắn sọc dài cho thấy các khác biệt hành vi có tương quan với sự thay đổi địa lý và sự sẵn có của con mồi.

► Ảnh hưởng của sự khác biệt trong một locus-đơn

Nghiên cứu đã phát hiện ra rằng thay đổi ở một gene đơn nhất có liên quan với những khác biệt trong hành vi giao phối và chăm sóc con non giữa hai loài chuột đồng.

KHÁI NIỆM 51.4

Chọn lọc về sự sống sót của cá thể và sự thành đạt sinh sản có thể giải thích cho hầu hết các hành vi (tr. 1133–1138)

- **Hành vi kiếm ăn** Các nghiên cứu thực nghiệm trên các quần thể ruồi quả được nuôi trong các điều kiện mật độ cao và thấp cho thấy có sự khác biệt về hành vi liên quan với các gene đặc hiệu. Một mô hình tìm kiếm thức ăn tối ưu dựa trên ý tưởng là chọn lọc tự nhiên nên thiên về hành vi kiếm ăn làm tối thiểu hoá sự trả giá của việc kiếm ăn và làm tối đa các lợi ích.
- **Hành vi giao phối và lựa chọn bạn tình** Lựa chọn bạn tình có thể làm tăng sự khác biệt về thành đạt sinh sản đến mức nào phụ thuộc vào hệ thống giao phối của loài. Mỗi quan hệ giao phối giữa các con đực và con cái, gồm các hệ thống đơn phối, đa thê, đa phu, thay đổi lớn giữa các loài. Mức độ chắc chắn là bố có ảnh hưởng quan trọng lên hành vi giao phối và chăm sóc con. Sự ưa thích bạn tình bởi các con cái có thể đóng vai trò trung tâm trong sự tiến hoá của hành vi và giải phẫu của con đực. Cạnh tranh của con đực vì các bạn tình là một nguồn chọn lọc cũng có thể làm giảm thiểu sự khác biệt ở các con đực. Chọn lọc giới tính có thể dẫn tới sự tiến hoá của hành vi giao phối khác nhau ở các con đực cũng như làm cho các con đực có các đặc điểm hình thái khác nhau. Lý thuyết trò chơi cung cấp một cách suy nghĩ về sự tiến hoá trong các hoàn cảnh mà giá trị thích nghi của kiểu hình hành vi bị ảnh hưởng bởi các kiểu hình hành vi khác trong quần thể.

KHÁI NIỆM 51.5

Giá trị thích nghi tổng thể có thể giải thích cho sự tiến hoá của tập tính xã hội vị tha (tr. 1138–1142)

- **Hành vi vị tha** Đôi khi, các con vật hành xử theo cách vị tha làm giảm giá trị thích nghi của nó nhưng lại làm tăng giá trị thích nghi của đối tượng nhận hành vi.
- **Giá trị thích nghi tổng thể** Hành vi vị tha có thể được giải thích bằng khái niệm thích nghi tổng thể, một hiệu ứng tổng thể của một cá thể làm tăng khả năng phát tán các gene của nó cho đời con nhờ các hành vi hỗ trợ các cá thể có họ hàng gần gũi sinh sản. Chọn lọc dòng dõi thiên về hành vi vị tha bằng cách tăng cường sự thành đạt sinh sản của các cá thể họ hàng. Hành vi vị tha dành cho các cá thể không có họ hàng có thể là một đặc điểm thích nghi nếu cá thể được giúp đỡ có cơ hội đền ơn trong tương lai. Hành vi giúp đỡ nhau như vậy được gọi là vị tha có đi có lại.
- **Học tập xã hội** Học tập xã hội là cơ sở của văn hoá, nó có thể được định nghĩa như một hệ thống chuyển giao thông tin qua quan sát hoặc dạy, làm ảnh hưởng đến hành vi của các cá thể trong một quần thể.
- **Tiến hoá và văn hoá nhân loại** Hành vi của con người, như hành vi của các loài khác, là kết quả của các tương tác giữa các gene và môi trường.

TỰ KIỂM TRA

1. Điều nào sau đây là đúng về các hành vi bẩm sinh?
 - a. Các gene có ảnh hưởng ít lên sự biểu hiện các hành vi bẩm sinh.
 - b. Các hành vi bẩm sinh có xu hướng thay đổi đáng kể trong các thành viên của một quần thể.
 - c. Các hành vi bẩm sinh giới hạn ở các động vật không xương sống.
 - d. Các hành vi bẩm sinh được biểu hiện ở hầu hết các cá thể trong một quần thể sống trong một phổ rộng các điều kiện môi trường khác nhau.
 - e. Các hành vi bẩm sinh diễn ra ở các động vật không xương sống và một số động vật có xương sống nhưng không có ở động vật có vú.
2. Các nhà nghiên cứu đã tìm thấy một vùng não chim hoàng yến co nhỏ trong mùa không sinh sản và to ra khi mùa giao phối bắt đầu. Sự dẫn to của mô não theo mùa này có thể liên quan với năm
 - a. thêm các âm tiết cho chùm giai điệu của hoàng yến
 - b. tinh luyện tiếng hót ngưng nghịu thành các tiếng hót trưởng thành.
 - c. giai đoạn nhạy cảm trong đó các con hoàng yến bố mẹ in vết lên con non.
 - d. làm mới các hành vi giao phối và xây tổ.
 - e. loại bỏ bản ghi các giai điệu đã hót trong năm trước.
3. Mặc dù nhiều quần thể tinh tinh sống trong các môi trường có quả cọ đầu, các thành viên chỉ của một vài quần thể sử dụng các hòn đá để đập vỡ quả lấy hạt. Giải thích nào dưới đây về sự khác biệt hành vi này giữa các quần thể là có nhiều khả năng đúng nhất?
 - a. khác biệt về hành vi gây ra bởi sự khác biệt về di truyền giữa các quần thể.
 - b. các thành viên của các quần thể khác nhau có các nhu cầu dinh dưỡng khác nhau.
 - c. truyền thống văn hoá của việc dùng các hòn đá đập hạt phát sinh chỉ ở một số quần thể.
 - d. các thành viên của các quần thể khác nhau về khả năng học tập.
 - e. các thành viên của các quần thể khác nhau về sự khéo léo.
4. Điều nào sau đây là *không cần* cho một đặc điểm hành vi để được tiến hoá nhờ chọn lọc tự nhiên?
 - a. Ở mỗi cá thể, hình thức của hành vi hoàn toàn do các gene quy định.
 - b. Hành vi thay đổi giữa các cá thể.
 - c. Thành đạt sinh sản của một cá thể phụ thuộc một phần vào việc hành vi được thực hiện ra sao.
 - d. Một số thành tố của hành vi là do di truyền quy định.
 - e. Kiểu gene của cá thể ảnh hưởng lên kiểu hình hành vi của nó.
5. Các con chim doi cái cái ve vẫn các con đực một cách hung dữ và sau khi giao phối nó để lại ổ con non để con đực ấp ủ. Trình tự này có thể được lặp lại vài lần với các con đực khác nhau cho tới khi không còn con đực nào ở lại, hoặc con cái phải ấp đàn con non cuối cùng của nó. Thuật ngữ nào sau đây mô tả hành vi này?
 - a. đơn phối.
 - b. đa thể.
 - c. đa phu
 - d. lang cha
 - e. tính chắc chắn là bố
6. Theo nguyên tắc Hamilton,
 - a. chọn lọc tự nhiên không ủng hộ hành vi vị tha gây ra cái chết của kẻ vị tha.
 - b. chọn lọc tự nhiên ủng hộ các hành động vị tha khi đem lại lợi ích cho kẻ thù lợi, có họ hàng gần gũi, lớn hơn cái giá phải trả cho kẻ vị tha.
 - c. chọn lọc tự nhiên có nhiều khả năng là ủng hộ hành vi vị tha làm lợi cho hậu thế hơn là hành vi vị tha làm lợi cho một anh em ruột.
 - d. ảnh hưởng của chọn lọc dòng dõi lớn hơn tác dụng trực tiếp của chọn lọc tự nhiên lên các cá thể.
 - e. hành vi vị tha thường là có đi có lại.
7. Ý tưởng cốt lõi của sinh học xã hội là
 - a. hành vi của con người được xác định hoàn toàn bởi yếu tố di truyền.
 - b. con người không thể lựa chọn để thay đổi hành vi xã hội của họ.
 - c. phần lớn hành vi của người đã tiến hoá nhờ chọn lọc tự nhiên.
 - d. hành vi xã hội của người có nhiều điểm giống với hành vi của các côn trùng xã hội như ong mật.
 - e. môi trường đóng một vai trò lớn hơn gene trong quy định hành vi của người.
8. **HÃY VẼ** Bạn đang cân nhắc hai mô hình kiếm ăn tối ưu cho hành vi của một con chim biển ăn sò, chim bắt sò. Trong mô hình A, phần thưởng năng lượng làm tăng chỉ với kích thước con sò. Trong mô hình B, bạn xét thấy rằng các con trai càng to hơn thì càng khó bị đập vỡ. Vẽ một đồ thị về phần thưởng (lợi ích năng lượng trên một thang từ 0 đến 10) đối với chiều dài con trai (thang 0 – 70 mm) cho mỗi mô hình. Cho rằng các con trai dưới 10 mm không có ích lợi và bị chim lờ đi. Cũng giả định là các con trai bắt đầu khó bị đập vỡ khi chúng đạt chiều dài 40 mm và không thể bị đập vỡ khi ở chiều dài 70 mm. Xem xét các đồ thị bạn đã vẽ, bạn có thể phân biệt giữa các mô hình bằng cách quan sát và đo đạc trong môi trường sống của chim bắt sò ra sao?

Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

9. Chúng ta thường giải thích hành vi của chúng ta dưới dạng các cảm xúc chủ quan, các động cơ hay các lý trí, tuy nhiên xét về mặt tiến hoá thì chúng ta phải giải thích trên cơ sở của giá trị thích nghi. Vậy mối quan hệ giữa hai cách giải thích này là gì? Ví dụ, cách giải thích của chúng ta về tập tính như "phải lòng" liệu có đối nghịch với cách giải thích tiến hoá? Liệu việc phải lòng có trở nên có ý nghĩa hơn hoặc không có ý nghĩa mấy (hay chẳng có ý nghĩa gì) nếu xét trên cơ sở tiến hoá?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

10. Các nhà khoa học khi nghiên cứu chim giẻ cùi đã nhận thấy chim "trợ giúp" thường giúp đỡ các cặp chim bố mẹ nuôi các con non. Chim trợ giúp không có lãnh thổ và chúng chỉ giao phối với nhau. Tuy nhiên, chúng lại giúp các con chim có lãnh thổ bằng cách kiếm thức ăn để nuôi con cho những con chim này. Hãy đưa ra giả thuyết giải thích việc hỗ trợ như vậy đem lại lợi ích gì cho các con chim trợ giúp. Làm thế nào bạn có thể kiểm chứng được giả thuyết của mình? Nếu giả thuyết là đúng thì bạn chờ đợi gì về kết quả thí nghiệm kiểm chứng?

11. Các nhà nghiên cứu rất quan tâm tới việc nghiên cứu các cặp sinh đôi cùng trứng được nuôi trong các môi trường khác nhau ngay khi vừa mới được sinh ra. Cho đến nay, các số liệu cho thấy những cá thể sinh đôi cùng trứng nuôi trong các điều kiện khác nhau lại giống nhau hơn nhiều so với những gì mà các nhà nghiên cứu kỳ vọng. Họ thường có tính cách giống nhau, phong cách, thói quen và các sở thích giống nhau. Bằng cách nghiên cứu những trẻ sinh đôi như vậy thì bạn nghĩ các nhà nghiên cứu muốn tìm kiếm câu trả lời cho câu hỏi khái quát nào? Tại sao các cặp sinh đôi cùng trứng lại là đối tượng nghiên cứu thích hợp cho các nghiên cứu khoa học loại này? Những lạm dụng nào có thể xảy ra nếu các nghiên cứu này không được đánh giá một cách đúng đắn và nếu các kết quả nghiên cứu được trích dẫn không cẩn thận nhằm hỗ trợ cho những vấn đề xã hội?