

ЧЕРКАСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ БОГДАНА ХМЕЛЬНИЦЬКОГО

НАВЧАЛЬНО-НАУКОВИЙ ІНСТИТУТ
ПРИРОДНИЧИХ НАУК

ЕТОЛОГІЯ



УДК 591.5
ББК 28.681

Ігнатенко. І.А. Етологія: Навчальний посібник. – Для студентів 3 курсу денної та заочної форми навчання напряму підготовки б. 040102 – біологія. – Черкаси, 2009. - 96 с.

Рецензенти:

А.С. Горбенко, кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького;

Н.В. Загоруйко, кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології Черкаського державного технологічного університету

Рекомендовано до друку Вченою радою Черкаського національного університету ім. Богдана Хмельницького (протокол № 2 від 07 жовтня 2008 р.)

Етологія

ПОЯСНЮВАЛЬНА ЗАПИСКА

Сучасна етологія – наука, що вивчає поведінку тварин на рівні організму, популяції, екосистеми. У зв'язку з цим зміст курсу етології являє собою синтез сучасних досягнень фізіології, зоопсихології (організмний рівень вивчення), загальної та популяційної екології (популяційний рівень вивчення), екології угруповань та соціобіології (біоценотичний рівень). Етологія вивчає поведінку тварин у порівняльному аспекті, використовує досягнення теорії інформації, семіотики (наука про комунікації), генетики, ендокринології, ряду фізико-хімічних наук, у зв'язку з чим теоретичний та методичний рівні сучасної етології мають досить інтегрований характер. Ці обставини дозволяють у процесі вивчення курсу застосовувати міжпредметні зв'язки та формувати у студентів загальнобіологічні уявлення та науковий світогляд.

Етологія дозволяє узагальнити уявлення про механізми забезпечення цілісності багатоклітинного організму, про взаємини організму з середовищем існування, про роль поведінки в мікроеволюційних процесах та її генної детермінованості, про фізіологічні механізми, що лежать в основі поведінки.

Наука про поведінку тварин має практичне значення, насамперед, у тваринництві та звіроводстві, при утриманні свійських тварин вдома та на присадибній ділянці. Слід зазначити, що висока ефективність одомашнення диких тварин можлива тільки за умов глибокого вивчення особливостей їхньої поведінки, наприклад, гуртових стосунків. Відомо також, що цінні ознаки деяких промислових тварин (якість хутра, плодючість, стать) корелюють з певними формами поведінки. Знання особливостей поведінки рідкісних та зникаючих видів тварин допомагає розробити та втілити в життя дієві заходи по їх охороні та збереженню.

ВСТУП

Живе як інформаційна система. Інформація та шляхи її передачі: генотипічний та фенотипічний. Місце поведінки в інформаційному процесі.

Поведінка як риса тваринного організму та її зв'язок з іншими загальними властивостями організму. Поведінка як етологічний критерій виду.

Напрямки вивчення поведінки: дослідження форм, механізмів, розвитку в онтогенезі, історії та адаптивної ролі поведінки. Основні методи дослідження в етології.

СТАНОВЛЕННЯ ЕТОЛОГІЇ ЯК НАУКИ

Визначення етології. Три періоди становлення етології. Джерела етологічних досліджень: фізіологічний, зоопсихологічний, екологічний аспекти вивчення поведінки тварин. Роль досліджень Галлера і Галля (18 ст.), Гідціга, Шеррингтона, Сеченова, Введенського (19 ст.), Павлова, Скіннера (початок 20 ст.) в розкритті центральних механізмів мозку, що організують поведінку. Біопсихологічні дослідження Вебера, Уотсона, Вагнера, та їх роль у становленні класичної етології.

Праці Ламарка, Дарвіна, Хейнрота, Уйтмена і Дженінгса в становленні зоологічного аспекту вивчення поведінки. Етологічна теорія інстинкту Крейга, та роль середовища у видоспецифічній поведінці за Югсколем.

Наукова теорія засновника етології К. Лоренца. Поняття повенкового континіуму, що включає апетентні (цілеспрямовані) реакції та заключний акт (комплекси фіксованих дій – КФД).

Фізіологічна модель поведінки. Роль зовнішньої стимуляції в організації поведінки: поняття про ключові стимули – релізери. КФД як таксономічна ознака та показник поведінкової дивергенції близьких видів: апетентна поведінка, як джерело формування поведінкового поліморфізму.

Концепція ієрархії та ритуалізації в соціальній поведінці тварин та її роль у розвитку сигнальних систем за Н. Тінбегеном.

Сучасний стан розвитку етології. Інтеграція наук та їх взаємозв'язок. Три рівні вивчення поведінки: організмий, популяційний, біогеоценотичний. Напрямки сучасної етології. Дослідження Д. Моруцці, Джелдса, Х. Дельгадо.

Гормональна регуляція поведінки, стрес.

Взаємозв'язок етології з екологією, семіотикою, теорією інформації, генетикою.

Сучасні методи етології: складання етограм та моделей регулювання поведінки на основі її безперервної реєстрації. Практичне застосування етологічних досліджень.

ФОРМИ ПОВЕДІНКИ ТВАРИН

Фактори зовнішнього та внутрішнього середовища організму, що обумовлюють поведінку. Взаємодія цих факторів.

Індивідуальна поведінка тварин. Класифікація та характеристика форм поведінки.

Локомоція, її залежність від середовища існування. П'ять основних типів локомоції: амебоїдний, джгутиковий, хвилеподібний рух, рух за допомогою кінцівок; механізми та швидкість пересування тварин на поверхні землі, в повітрі, у воді, під землею, на деревах. Тварини-“спринтери” та тварини-“марафонці”. Міграції тварин як масові локомоції.

Форми поведінки, що забезпечують процеси дихання та живлення. Складність харчової поведінки у твариноїдних: активне полювання у хижаків, гуртове полювання, запасання їжі та маніпуляції з нею.

Поведінкові реакції, пов'язані із споживанням води та диханням (приклади).

Поведінка гомойотермних та пойкилотермних організмів, пов'язана з терморегуляцією: сезонні міграції, сплячки, пошуки сховищ, батьківські інстинкти, пов'язані з терморегуляцією у молоді.

Підтримання чистоти тіла (грумінг). Поведінка, пов'язана з виділенням: санітарний інстинкт птахів та ссавців. Роль грумінгу в організації ієрархічних стосунків в угрупованнях приматів. Виділення продуктів обміну як спосіб територіальної хімічної сигналізації.

Пошуки та будівництво сховищ: будівництво гнізд, нір, барліг, гребель у комах, риб, птахів, ссавців.

Оборонна поведінка: пасивне переховування, втеча, активний опір. Попередження про небезпеку. Територіальні позначки (мітки). Застерегаючі ознаки.

Дослідницька поведінка та її роль в освоєнні нової території. Вивчення дослідницької діяльності тварин у лабораторному експерименті; її розвиток в онтогенезі тварин. Ігрова діяльність та її значення в тренінгові молоді, освоєнні видової сигналізації.

Предметна та знаряддева діяльність: використання готових природних тіл та виготовлення (обробка) предмета для цілеспрямованої поведінки у тварин. Знаряддеві дії у людиноподібних мавп як відображення розумової діяльності.

Поведінка, обумовлена біологічними ритмами, хронобіологія. Класифікація ритмів живих істот: годинні, циркадні, місячні, сезонні, річні та багаторічні. Часові та амплітудні параметри ритмів функціональних систем організмів. Екзогенні та ендогенні, генетично закріплені фактори циркадних ритмів. Десинхроз як наслідок неузгодження ендогенних та екзогенних ритмів.

Сон як відображення циркадного режиму; взаємозалежність сну та неспання. Швидкий та повільний сон, їх циклічність. Біологічне значення сезонної сплячки у тварин.

Міграції тварин як відображення сезонних ритмів. Хомінг та його гадані механізми: роль магнітного поля Землі, зіркових орієнтирів, сонячної активності. Сезонна репродуктивна

поведінка, цикли розмноження. Шлюбні сезони, зовнішні фактори, що викликають репродуктивну активність. Форми залицяння та шлюбні ритуали: рухова, зорова, звукова, хімічна сигналізація, танці, турніри самців. Вибір шлюбних партнерів, парування. Гормональні механізми, що забезпечують парування.

Наслідки парування. Пасивна та активна турбота про відкладені яйця та про потомство у риб, земноводних, плазунів, птахів. Складна батьківська поведінка у ссавців: вигодовування молоді, санітарна поведінка, навчання нащадків.

СОЦІАЛЬНА ПОВЕДІНКА ТА ЕТОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ

Соціоетологія - наука, що вивчає соціальну поведінку та взаємодію особин в популяції. Поняття популяції. Класифікація соціальних систем. Пасивні агрегації, активні вимушені агрегації, активні добровільні агрегації. Можливі функції агрегацій. Токовища та їх структура. Колонії, можливі функції колоніальності. Поведінкові механізми, які регулюють чисельність та розподіл особин в колонії. Стійкі угруповання закритого типу. Приклади соціальних систем у різних видів тварин. Ієрархічна структура популяції. Фактори формування етологічної структури популяції.

Просторові стосунки особин та етологічна структура популяції. Індивідуальна дистанція, рухома (змінна) територія, мікротериторіальність. Роль трофічних факторів у становленні територіальності.

Сексуальні стосунки особин як фактор внутрішньопопуляційної інтеграції. Класифікація сексуальних стосунків: різноманітність репродуктивних стратегій та їх розвиток у тваринному світі.

Групова поведінка: ефект групи та ефект маси. Вплив групового ефекту на обмін речовин особини (Слонім А. Д.). Регуляція групових впливів: епідемічна (Уінн, Едвардс, Дж. Крістіан), біогеоценотична (Дж. Крук) та екзометаболічна (С. Шварц).

Основні умови прояву ефектів групової поведінки: ступінь інтеграції (мінімальна, максимальна, оптимальна), наявність сусідів, розташування в групі. Взаємини особин центральної та периферичної частини інтеграції.

Функції агрегацій: терморегуляція, захист від хижаків, підвищення ефективності живлення, регуляція чисельності, обмін інформацією, сексуальна стимуляція.

Сигнальна спадковість та сигнальна структура популяції.

Стадії розвитку психіки: елементарна сенсорна, перцептивна психіка, інтелект та свідомість; суспільний інстинкт; внутрішньовидова агресивність; научуваність. Елементарна розумова діяльність. Альтруїзм.

ФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ ПОВЕДІНКИ

Організм тварини - відкрита саморегульована система. Властивості системи - структурна організація, здатність накопичувати та передавати інформацію. Управління за принципом зворотного зв'язку.

Відмінність живих систем від неживих: активний характер функції кожного структурного блоку; протифазний механізм зворотних зв'язків; випереджаюче відображення дійсності, біологічна надійність, наявність антиентропійного механізму у вигляді накопичення та передачі інформації новим поколінням.

Створення мотиваційного збудження. Структури мозку, які забезпечують поведінкову реакцію: гіпоталамус як внутрішній рецептор організму, значення лімбічної системи мозку.

Акцептор результатів дії та етапи його діяльності (П. К. Анохін). Аферентний синтез, створення внутрішньої моделі мети, порівняння результатів дії з внутрішньою моделлю мети; продовження поведінкової реакції у випадку неспівпадання параметрів дії з внутрішньою

моделлю. Виникнення емоції, яка тонізує механізми пам'яті. Ускладнення поведінки при наявності двох потреб - зміщення (зсув) дії.

Компоненти поведінки: інстинкт, научування, розумова діяльність, їх співвідношення у тварин різних таксонів. Форми научування. Розвиток процесів научування. Механізми научування та його адаптивна роль. Несигнальні та сигнальні рівні адаптації: звикання, сенсифікація, нестійкий, стабільний, комбінаційний та абстрактно-логічний умовні зв'язки (Л. Г. Воронін, 1977). Рівні поведінки: кінезний, інстинктивний, розумовий.

Методи вивчення розумової діяльності, адаптаційна роль розумової діяльності (Л. В. Крушинський).

Гормональна регуляція поведінки. Емоційний стрес як порушення нейро-гуморального балансу. Стадії стресу, їх роль в адаптації до середовища. Єдина нейро-гуморальна регуляція поведінки.

РОЗВИТОК ПОВЕДІНКИ В ОНТОГЕНЕЗІ

Напрямки у вивченні проблеми формування поведінки в онтогенезі. Стадії та критичні періоди розвитку та формування поведінки. Імпринтинг як рання форма пам'яті, початок видоспецифічного ланцюга реакцій організму. Методика вивчення імпринтингу. Уявлення про його механізм. Біологічне значення імпринтингу.

Критичний період соціалізації, його відмінні риси у представників різних таксонів.

Ранній досвід та його значення для формування наступної поведінки та регуляції фізіологічних функцій. Відомості про пренатальний вплив на організм, що розвивається, та його майбутню поведінку. Вплив материнського вигодовування та стосунків матері і дитини на розвиток молоді. Фактори впливу на організм новонародженого у "гнізді" – розміри посліду, акустична та хімічна видова сигналізація, тактильно-шкірні контакти з матір'ю (визування), вплив хімічного складу молозива.

Вплив умов середовища на ранніх етапах розвитку на формування майбутньої поведінки дорослої тварини. Вплив збагаченого та збідненого середовища на научуваність, соціальну та статеву поведінки.

Методичні прийоми вивчення впливу середовища: хедлінг, джентлінг.

Розвиток видової поведінки. Три різновиди середовища існування (сумка, гніздо, навколишнє середовище) та постнатальний онтогенез вродженої поведінки. Розвиток, пов'язаний з ростом чи дозріванням. Гормони та розвиток поведінки тварин різних таксонів. Спадкова схильність до певних видів научування. Вплив генотипу на поведінку тварин.

МОЖЛИВОСТІ ТА МЕТОДИ КЕРУВАННЯ ПОВЕДІНКОЮ ТВАРИН

Необхідність та доцільність керування поведінкою тварин в умовах природного середовища та доместифікації. Пасивні методи управління поведінкою. Активні методи: привабливості, відлякування; зміна особливостей поведінки.

Дресування домашніх (свійських) та сільськогосподарських тварин. Використання знань про етологічні особливості видів у практиці тваринництва та звіроводства, охоронній та заповідній справі. "Народна" етологія як одне з історичних джерел наукової етології.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

Основна література

1. Акимущкин И. И. Проблемы этологии. – М.: Молодая гвардия, 1985. –191 с.
2. Биология . Справочник школьника и студента / Под ред. З.Брема и И Мейнке ; Пер. с нем. – 2-е изд., стереотип . – М. Дрофа . 2000 . - 400 с.
3. Вагнер В. А. Биологические основания сравнительной психологии. Т. 1-2, СПб – М., 1910-1913.

4. Дьюсбери Д. Поведение животных: сравнительные аспекты. – М.: Мир, 1981. – 480 с.
5. Зоопсихология. Элементарное мышление животных: Учебное пособие / З.А. Зорина, И.И. Полетаева. – М.:, Аспект Пресс, 2003, - 320 с.
6. Зорина З. А., Смирнова А .А. О чем рассказали «говорящие обезьяны»: Способны ли высшие животные оперировать символами? / Науч. ред. д. биол. н. И. И. Полетаева. – М.: Языки славянских культур, 2006. – 424 с.: ил.
7. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. – М.: Изд. Московского университета, 1977. – 272 с.
8. Мантейфель Б. П. Экология поведения животных. – М.: Наука, 1980. – 220 с.
9. Меннинг О. Поведение животных: вводный курс. – М.: Мир, 1982. – 320 с.
10. Панов Е. Н. Механизмы коммуникаций у птиц. – М.: Наука, 1978. – 304 с.
11. Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. – М.: Наука, 1983. – 423 с.
12. Рощевский Ю. К. Особенности группового поведения животных. – Куйбышев, 1978. – 98 с.
13. Тинберген Н. Поведение животных – М.: Мир, 1989. – 192 с.
14. Шовен Р. Поведение животных . – М.: Мир, 1972. – 487 с.
15. Физиология поведения: Нейробиологические закономерности. /Ред. А.С. Батуев, – Л.: Наука, 1987. – 736 с.
16. Хайнд Р. Поведение животных: синтез этологии и сравнительной психологии. – М.: Мир, 1975. – 855 с.

Додаткова література

1. Ельков Е. К. Поведение медоносных пчел.-М.: Колос, 1981.- 184 с.
2. Ильичев В. Д., Никольский И. Д. Голоса животных: Пособие для учителей.-М.: Просвещение, 1977.- 94 с.
3. Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей.-Л.: Изд. Ленинградского университета, 1985.- 303 с.
4. Ван Лавик-Гудолл Д. й Г. Невинные убийцы.-М.: Мир, 1977.- 173 с.
5. Ван Лавин-Гудолл Д. В тени человека.-М.: Мир, 178 с.
6. Лоренц К. Человек находит друга.- М.: Мир, 1971.- 164 с.
7. Мальчевский А. С., Голованова О. Н., Пукинский Ю. Б. Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом.-Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1972.
8. Марголис С. З.,Мантейфель И. Б. Сенсорные системы и поведение хвостатих амфибий.-М.: Наука, 1978.- 163 с.
9. Тинберген Н. Мир серебристой чайки.-М.: Мир, 1974.- 272 с.
- 10.Уждавини З. Ф. Групповые отношения животных.- Л.: Наука, 1980.- 144 с.
- 11.Фосси Д. Гориллы в тумане.-М.: Прогресс, 1990.- 288 с.
- 12.Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация естественного поведения птенцов.-М.: Изд-во «Наука», 1981.- 136с.
- 13.Шаллер Д. Год под знаком гориллы.-М.: Мир, 1976. - 297 с.
- 14.Шовен Р. От пчелы до гориллы.-М.: Мир, 1965.- 296 с.
- 15.Экология и поведение птиц /Ред. В. Д. Ильичев.- М.: Наука, 1988.- 249 с.

Лекція №1
Етологія як наука.
Короткий нарис історії розвитку

План

1. Що таке поведінка. Її різновиди.
2. Основні методи дослідження поведінки тварин.
3. Історія зародження та розвитку етології.
4. Практичне значення етологічних досліджень.

ПОВЕДІНКА ТА ЇЇ ВИДИ

Поведінку тварин вивчають фахівці-біологи різного профілю, а також психологи. Тому дослідження досить суттєво відрізняються за своїми теоретичними передумовами та методичними підходами, а також увагою до тих чи інших сторін поведінки. Сучасна наука про поведінку тваринне має ще цілком „усталеної” назви. Її іноді називають етологією, однак на думку З.О. Зоріної, І.І. Полетаєвої, це не зовсім коректно. Справа в тому, що поняття „етологія” стосується лише видоспецифічних форм поведінки, не беручи до уваги процеси навчання тварин та зачатків розумової діяльності. У літературі зустрічається й інша назва – нейробіологія, яка об’єднує широкий комплекс наук, які спрямовані на з’ясування загальнобіологічних закономірностей поведінки тварин. Нарешті, існує термін нейронауки (neurosciences) – результат інтеграції відомостей, які одержані у близьких галузях знань про мозок та поведінку.

У вивченні поведінки тварин виокремилося декілька самостійних напрямків, що історично склалися. Це зоопсихологія та порівняльна психологія, біхевіоризм, фізіологія вищої нервової діяльності, гештальтпсихологія, етологія та генетика поведінки.

Зоопсихологія - напрямок психології, що вивчає прояви закономірностей та еволюцію психічного відображення у тварин різного рівня розвитку. Предметом дослідження зоопсихологів є походження та розвиток психічних процесів у тварин, а також передумови та історія розвитку людської свідомості. Великий фактичний матеріал, накопичений зоопсихологією, викладений у підручнику К.Е. Фабрі (1976), а також у працях його учнів (Дерягіна, 1986; Мешкова, Федорович, 1996).

Подібні проблеми вирішує **порівняльна психологія** – напрямок дослідження, в якому співставляються здібності до навчання тварин різних таксонів та рівнів розумового розвитку (Ярошевський, 1977). Ці дослідження проводяться тільки в лабораторних умовах.

Біхевіоризм (від англ. behavior – поведінка) - напрямок американської експериментальної психології, заснований Дж. Уотсоном (1878-1958). Відповідно до його радикальної концепції вся поведінку тварини (зрештою, і людини) являє собою комплекс секреторних та м’язових реакцій організму на зовнішні стимули (концепція „стимул-реакція”). Біхевіоризм не аналізує процеси, що перебігають у мозкові, а робить акцент на на якомога точній реєстрації поведінки та її кількісному аналізу, навмисно ігноруючи поняття „навчання”, „інтелект”, „уявлення”.

Фізіологія вищої нервової діяльності (ВНД) – науковий напрямок, пов’язаний з об’єктивним вивченням фізіологічних основ психіки методом умовних рефлексів, що був заснований на початку 20 сторіччя російським ученим І.П. Павловим. Зараз предметом фізіології ВНД є експериментальне дослідження закономірностей та нейрофізіологічних механізмів поведінки, процесів навчання та пам’яті.

Етологія (від грецьк. ethos – характер, норов) – наука про поведінку особини у природному для неї середовищі. Вона сформувалася у 30-ті роки 20 сторіччя на базі зоології та еволюційної теорії. Її основні засновники – австрійський дослідник Конрад Лоренц (1903-1989) та голандець Ніколас (Ніко) Тінберген (1907-1988), який протягом усього свого життя

працював у Великій Британії. Етологія на протязі всього свого розвитку була тісно пов'язана з фізіологією, популяційною генетикою, генетикою поведінки, зоологією.

Гештальтпсихологія – напрямок, який виник у 20-ті роки в Німеччині. Одним з найвідоміших його прибічників був Вольфганг Келлер (1925), який довів наявність у тварин елементів мислення („інсайту”). Первинними елементами психічної діяльності гештальтпсихологія вважала не окремі відчуття, а цілісні образи – гештальти, які характеризуються константністю та стійкістю.

Генетика поведінки, або „генетика мозку” – напрямок, який з моменту становлення аналізував генетичні механізми поведінки, і, зокрема, когнітивні здібності тварин та людини. Його головне завдання полягає у дослідженні ролі генотипу у формуванні здатності до розумової діяльності та дослідженні фізіологічних основ процесів поведінки генетичними методами з допомогою застосування генетичних моделей тих чи інших когнітивних процесів. Генетика поведінки сформувалася у значній мірі завдяки роботам на дрозофілі (*Drosophila melanogaster*). Це стосується генетичного дослідження процесу розвитку нервової системи, з'ясування специфічних для нервової системи генів та генних комплексів, які є дуже подібними і в дрозофілі, і у ссавців. Надзвичайно важливим експериментальним об'єктом нейрогенетики та генетики поведінки є миші (*Mus musculus*) та пацюки (*Rattus norvegicus*). На мишах різних ліній, як інбредних, так і селекційованих, досліджені генетичні варіації в поведінці та кореляції достатньо складних ознак поведінки з мінливістю будови деяких відділів мозку, вивчені нейробіологічні основи процесу навчання. Мозок пацюків значно більший і зручніший для хірургічних маніпуляцій та електрофізіологічних досліджень, але розведення цих тварин має високу вартість, тому дослідження поведінки їхньої поведінки не чисельні.

Поведінку можна визначити як направлені назовні дії організму у відповідь на стимули, що виникають в тій чи іншій ситуації. Ці дії якимось чином змінюють взаємини організму з оточуючим середовищем і мають адаптивне значення – сприяють збереженню виду. Для тварин зараз існує етологічний критерій визначення виду. Яскравим прикладом є вівчарки – маленькі, непоказні пташки, які дуже схожі за морфологією, фізіологією, екологією, але істотно відрізняються своєю поведінкою, особливо шлюбною та весняними наспівами самців.

Всі живі істоти володіють різними формами поведінки, які залежать від їх здатності відповідати на стимули.

Реакції можуть бути найрізноманітнішими - від таких простих як ріст стебла рослини в напрямку до джерела світла, до таких складних форм поведінки, як захист території, залицяння та паркування у птахів та ссавців.

Поведінка рослин обмежена рухами, що викликані ростом чи зміною тургору, та є стереотипною і передбачуваною (тропізми та настії – дві основні форми поведінки рослин).

Поведінка тварин набагато складніша та різноманітніша, тому її дуже важко вивчати та пояснювати з високим ступенем достовірності. Зараз існують три головні підходи до вивчення поведінки тварин: віталістичний, механістичний та етологічний.

Віталістичний підхід: його прибічники намагаються пояснити поведінку тварин лише на основі тих дій, які можна спостерігати, і намагаються пов'язати ці дії із змінами в оточуючому середовищі.

Вони повністю заперечують можливість вивчення тварин поза їх природним середовищем проживання. Цей підхід базується на традиціях природничої історії і з його допомогою одержано багато цінних відомостей. Однак їх не можна вважати цілком науковими, тому що це лише опис подій, що відбулися, які не можна перевірити експериментальним шляхом.

Механістичний підхід є експериментальним та заснованим на вивченні тієї чи іншої форми поведінки в лабораторії, в контрольованих умовах. Його можна докоряти за штучність умов експерименту, характер поведінкових реакцій та інтерпретації результатів. Однак цей метод, засновником якого був І.П. Павлов, широко застосовується в зоопсихології.

Етологічний підхід є найбільш сучасним підходом до вивчення поведінки тварин, поєднує в собі обидва вищезазначені методи. Прибічники цього напрямку намагаються пояснити поведінкові реакції, що спостерігаються в природних умовах, пов'язуючи їх з певними стимулами, з'ясовуючи їх механізм та пристосувальне (адаптивне) значення. Засновниками класичної етології вважають таких вчених як В. Вагнера, К. Лоренца, Н. Тінбергена, Фон Фріша.

Вивчаючи поведінку тварин, необхідно бути обережним при інтерпретації результатів спостереження, щоб запобігти суб'єктивності.

Наприклад, не слід ставити себе на місце тварини (уникати антропоцентризму), інтерпретувати (пояснювати) спостереження, виходячи з точки зору людського досвіду (антропоморфізм). Не пояснювати причину явища, що спостерігається, тільки виходячи із заданості його результату (телеологія).

Вивченню поведінкових реакцій тварин сприяли останні досягнення в техніці відео - та звукозапису. Вночі тварин можна знімати завдяки фотографуванню в інфрачервоних променях.

Уповільнення зйомки дозволяє реєструвати повільні процеси (линька комах, перетворення пуголовка на жабу тощо); прискорена зйомка - дуже швидкі процеси (політ птаха, полювання хамелеона) та потім роздивлятися їх при швидкості, що найбільш зручна для аналізу.

Досягнення у вивчення звукової сигналізації були зроблені завдяки використанню мініатюрних касетних відеомагнітофонів для запису звуків, які потім аналізувалися за допомогою звукоспектрографів та комп'ютерів.

Міграції тварин, суспільну та територіальну поведінку зараз вивчають за допомогою імплантованих мініатюрних датчиків, що постійно подають сигнал, який фіксується спеціальними приладами (вони розрізняють, що це за сигнал, звідки надходить тощо), або радіолокаторами. Особливо повно за останні десятиріччя було досліджено весь спектр поведінки поселень сурикат вченими Кембридзького університету. Їхні переміщення по території легко фіксувати, якщо на самку-домінанта одягти радіонашийник.

Яким би не був підхід чи метод вивчення поведінки тварин, пояснення поведінкових реакцій повинно охоплювати весь ланцюг подій від стимулу до реакції, що пов'язують причину та наслідок.

У широкому розумінні поведінку можна розділити на **2 типи – вроджену та набуту**. Але чітких меж між ними немає. Більшість поведінкових реакцій вищих організмів, без сумніву, містять елементи того чи іншого типу.

Вроджені форми поведінки складають різномірну сукупність реакцій, що успадковані разом із специфічними нервовими та (чи) цитоплазматичними зв'язками у одно - та багатоклітинних організмів. Завдяки наявності цих "вмонтованих" механізмів певний стимул завжди буде викликати однакову реакцію.

Ці форми поведінки розвивалися та вдосконалювалися протягом багатьох поколінь шляхом відбору. Їхнє основне призначення - пристосування, забезпечення виживання виду.

Інша важлива особливість вродженої поведінки - те, що вона забезпечує економне використання нервових шляхів у багатоклітинних організмів, тому що майже не торкається вищих відділів нервової системи.

Існує певна градація складності вроджених поведінкових реакцій, що відображає складність нервових шляхів, що беруть участь у їх перебігові.

Вродженими формами поведінки є :

- *орієнтація;*
- *кінези;*
- *таксиси;*
- *прості рефлекси;*
- *інстинкти.*

Інстинкти можуть бути дуже складними. Вони включають біологічні ритми, територіальну поведінку, залицяння, парування, агресію, альтруїзм, соціальну ієрархію, соціальну організацію.

У рослин всі форми поведінки є вродженими.

Розглянемо докладніше окремі форми спадкової поведінки.

Таксиси – це направлені рухи всього організму в цілому, викликані зовнішнім стимулом. Такий рух може бути направлений у бік стимулу (позитивний таксис), у протилежний бік (негативний таксис) чи під кутом до стимулу. Таксиси класифікують у відповідності до природи стимулу (фото-, хемо-, баро-, реотаксиси).

Класифікація та приклади таксисів

№	Подразник	Таксис	Приклади
1	Світло	Фототаксис	<u>Позитивний</u> – евглена пливе до світла, хлоропласти зміщуються до світла; <u>Негативний</u> – дощові черви, личинки м'ясних мух, таргани тікають від світла.
2	Хімічні фактори	Хемотаксис	<u>Позитивний</u> – сперматозоїди переміщуються в сторону речовин, що виділяє яйцеклітина, бактерії рухаються в сторону різних харчових субстратів, метелики-самці летять на запах метеликів-самок (феромони); <u>Негативний</u> – комарі уникають репелентів.
3	Повітря (кисень)	Аеротаксис	<u>Позитивний</u> – рухливі аеробні бактерії рухаються у напрямку до джерела кисню.
4	Сила тяжіння	Геотаксис	<u>Позитивний</u> : личинки-планули деяких кишковопорожнинних опускаються на дно моря. <u>Негативний</u> – личинки-ефіри деяких кишковопорожнинних спливають на поверхню моря.
5	Магнітне поле	Магнітотаксис	Деякі рухливі бактерії.
6	Опір середовища	Реотаксис	<u>Позитивний</u> : планарії рухаються проти току води, нічні і денні метелики летять проти вітру.

Кінези- це ненаправлені рухові реакції, за яких швидкість руху залежить від інтенсивності стимулу, а не від напрямку його дії.

Наприклад, щупальця гідри в пошуках їжі повільно рухаються в різних напрямках, але якщо в безпосередній близькості помістити слину, глутатіон чи водяних бліх (дафній), щупальця починають рухатися набагато швидше.

Прості рефлекси - це мимовільні стереотипні реакції якоїсь частини організму на той чи інший стимул. Ці реакції визначаються спадково детермінованими зв'язками нейронів, що утворюють сигнальні та черепно-мозкові дуги (їх будова досить традиційна: рецептор - доцентровий нейрон – вставний нейрон – відповідний центр ЦНС - відцентровий нейрон – робочий орган).

У плані поведінки прості спинальні рефлекси являють собою або згинальні рухи, які призводять до відсмикування кінцівки від больового подразника, або реакції на розтягування, які підтримують рівновагу та позу.

І згинальні рефлекси, і рефлекси підтримки пози є мимовільними та не потребують корекції вищих відділів ЦНС. Однак ці реакції можуть видозмінюватись в залежності від умов і минулого досвіду під впливом головного мозку. Коли це відбувається, вроджені та набуті поведінкові реакції накладаються одна на одну, і в цьому випадку рефлекторний акт буде називатися **умовним**.

Інстинкти - це складні вроджені стереотипні форми поведінки, що виникають у відповідь на певні зміни оточуючого середовища та мають велике значення для виживання організму.

Інстинкти специфічні для кожного виду й відрізняються від простих рефлексів ступенем складності.

Лауреат Нобелівської премії етолог Конрад Лоренц визначав інстинкти як “вроджені видоспецифічні комплекси рухових реакцій”.

Інстинктивна поведінка відіграє переважаючу роль у житті безхребетних тварин, а саме у комах, яким короткий строк життя не дозволяє змінювати поведінку шляхом “спроб та помилок”.

Забезпечуючи організм набором готових поведінкових реакцій, інстинкти у комах та хребетних дозволяють економно використовувати нервові клітини.

Але інстинктивну поведінку хибно було б розуміти як жорстко детерміновану через свою спадкову природу. Адже всі аспекти розвитку організму - анатомічні, біохімічні, фізіологічні, екологічні та етологічні - є результатом впливу постійно мінливих факторів середовища на спадкову основу.

Тому жодну поведінкову реакцію не можна розглядати як тільки інстинктивну (тобто спадкову) або тільки набуту (тобто, вироблену умовами життя). У кожній поведінковій реакції є елементи спадковості та набутості.

Деякі дослідники замість поняття “інстинктивна поведінка” вживають поняття “видоспецифічна поведінка”, а замість “набута” - “індивідуально-специфічна поведінка”.

Але як би ми не називали поведінкові реакції, в обох випадках зберігає силу принцип взаємодії спадковості та умов середовища.

Приклад, який навів етолог – професор Торп, добре ілюструє ці положення.

Вивчаючи спів зяблика, він з’ясував, що зяблики, позбавлені слуху, або вирощені в ізоляції одразу після вилуплення, видають звуки, які вухо людини сприймає як типову пісню зяблика.

Однак етограми показали, що їх спів має лише “зачатковий” характер. Справа в тому, що зяблики, вирощені батьками, прислуховуються до батьківського співу й до співу інших зябликів тієї ж самої популяції. Тому у них виробляється такий самий характер звучання, як і в старших птахів, тобто, характерний для місцевої популяції. Таким чином, спів птахів одного виду безперечно має “місцеві діалекти”.

Але сигнали тривоги у птахів видаються та сприймаються відразу ж з першого разу (в цьому випадку затримка в навчанні могла б стати фатальною).

Одна з переваг набутої поведінки (або навчання) перед інстинктом – його велика потенційна можливість змінювати поведінку при стиканні із зміненими обставинами.

Навчання більш важливе для тварин з довгою тривалістю життя, ніж для комах, які часто живуть у дорослій стадії (імаго) лише кілька тижнів.

Різна ступінь здатності до навчання залежить також від розмірів тіла тварини, так як здібність до навчання пов’язана з відносно великою кількістю мозкової тканини, що неможливо для тварин з невеликими розмірами. (Нагадаємо, що в природі спостерігається позитивна кореляція розмірів тіла та терміну життя: великі тварини живуть довше дрібних. Але до навчання все ж таки здатні бджоли, двокрилі).

Сучасні системи класифікації поведінки досить різноманітні, тому що кількість критеріїв, на яких вони базуються, практично безмежна.

Найбільш уживаною є класифікація Д. Дьюсбері (1981), частково перероблена З. Зоріною та І. Полетаєвою. Згідно з нею, поведінка тварин поділяється на три основні групи – індивідуальна, репродуктивна, соціальна.

Індивідуальна поведінка об’єднує різноманітні акти, що направлені на виживання та життєзабезпечення окремої особини (локомоція, маніпуляційна активність, дослідницька поведінка, кормова поведінка, терморегуляторна, захисна, гігієнічна поведінка, гра, зняряддева діяльність).

Репродуктивна поведінка пов'язана з утворенням шлюбних пар, виведенням нащадків та їхнім вихованням.

Соціальна поведінка охоплює всі типи взаємодій тварин в угрупованнях, діапазон яких досить значний. Деякі тварини ведуть виключно поодиноким способом життя, інші, кількість яких значно більша, утворюють різні за чисельністю та рівнем складності угруповання. Є види, які протягом року переходять від одного способу життя до іншого (багато видів птахів, деякі гризуни, хижі ссавці тощо).

Вияв усіх без виключення форм поведінки знаходиться під впливом добових, сезонних, багаторічних та інших біологічних ритмів.

У фундаментальній праці Р. Хайнда „Поведінка тварин” (1975) наводиться інша класифікація поведінки - за безпосередніми причинами, що викликають той чи інший поведінковий акт, за функціями, за походженням у філогенезі, за способом формування в онтогенезі.

Прикладом першої форми поведінки є всі види активності тварини, частота чи інтенсивність яких достовірно підвищуються під дією статевих гормонів (чоловічого чи жіночого): статеві поведінка самця, „агоністична поведінка” суперників тощо.

За функціями можна визначити наступні категорії поведінки: погроза, залицяння, здобування їжі тощо. Кожна з перелічених форм поведінки має важливе адаптивне значення.

За способом формування в онтогенезі поведінку традиційно класифікують на вроджену (видоспецифічну) та набуту в результаті навчання (індивідуально специфічну). Вроджена поведінка забезпечує пристосування особини до умов середовища та загалом сприяє виживанню виду. Набута поведінка це спосіб індивідуального пристосування особини до досить різноманітних умов середовища.

Класифікація форм поведінки, запропонована Л. В. Крушинським (1986), об'єднує два критерії: 1) *спосіб формування в онтогенезі*, 2) *принципові нейробіологічні механізми, на яких базується здійснення (перебіг) певного поведінкового акту*. Використовуючи ці критерії автор виокремив три основні категорії поведінкових актів.

- Поведінка, яка будується за **спадковою обумовленою програмою та не потребує** для свого розвитку **спеціального навчання чи тренування**. В цілому відповідає вродженим, чи інстинктивним, діям.
- Поведінка, яка формується **поступово, в міру накопичення індивідуального досвіду**. Це різні форми звикання та навчання.
- Поведінка в новій, не звичній для тварини ситуації, на основі **екстреного прийняття нею рішення, без попереднього навчання та за відсутності спадкової програми**. До цієї категорії відноситься елементарна розумова діяльність (мислення) тварин.

Як підкреслює Л. В. Крушинський (1986), особлива пристосувальна роль елементарної розумової діяльності тварин полягає у „забезпеченні адаптивної реакції вже при першій зустрічі з новою ситуацією”.

ВИВЧЕННЯ ПОВЕДІНКИ ТВАРИН

Сучасна наука про поведінку тварин - результат спільних зусиль великої кількості вчених, що працюють у різних галузях науки, кожна з яких дає відповідь на той чи інший комплекс питань, що стосуються поведінки тварин (фізіологи, екологи, психологи тощо). Відомий європейський етолог Ніколас Тінберген створив корисну схему, на основі якої можна будувати аналіз поведінки тварин.

Він зазначає, що перша задача полягає в спостереженні на описові поведінки.

Після того, як поведінка потрібним чином описана, дослідник може перейти до вирішення чотирьох категорій запитань:

- **до питання про безпосередні причини, що викликали певну поведінку;**
- **до питання про розвиток поведінки в онтогенезі ;**
- **про еволюційну історію поведінки;**
- **про її функції та адаптивне значення.**

Повний аналіз поведінки повинен знайти відповіді на всі ці запитання.

СПОСТЕРЕЖЕННЯ ТА ОПИС

Є фундаментом, на якому базується аналіз поведінки. Це іноді дуже довге, нудне, монотонне заняття, але без нього не обійтись. Час, затрачений на спостереження та опис, окупиться в 100 разів при дослідженні складних питань.

При спостереженні та описові поведінки дослідник не може уникнути певної доли абстракції та суб'єктивності.

Це пов'язано з нестачею часу та уваги. Час спостерігача обмежений: він не може спостерігати 24 години на добу протягом року. Вибираючи час для своїх спостережень, він може випустити з уваги важливі особливості поведінки тварин. Крім того, він просто фізично не в змозі слідкувати одночасно за всіма аспектами поведінки.

Дійсний дослідник поведінки тварин завжди повинен намагатися досягти максимальної об'єктивності і широти спостереження, використовуючи всі сучасні методи та прийоми.

Слід розрізняти 2 типи класифікації форм поведінки:

- за характером виконуваних рухових актів;
- за досягнутим результатом.

Описуючи рух, що виконує тварина, спостерігач не відходить від реальної поведінки (він зводить до мінімуму власну інтерпретацію – “колінний рефлекс”, “махання хвостом”).

При описі поведінки за її результатом на перший план виступають важливі наслідки цієї поведінки та її направленість. На практиці ці два типи опису пов'язані безперервним ланцюгом переходів.

Запис та пояснення поведінки окремої особини або певного виду тварин в природніх чи експериментальних умовах називається ехограмою. При тлумаченні поведінки тварини ні в якому разі не можна вживати таких понять як «хитрий», «підступний», «справедливий», «розумний», «дурний», «зłodійкуватий» тощо. Наведемо приклад, як описати фази поведінки золотистих хом'яків під час розмноження. Дві особини наближаються одна до одної. Відбувається назо-назальний контакт. Кружляння за годинниковою стрілкою (30 секунд). Ано-генітальний контроль з боку самця. Копуляція.

4 КАТЕГОРІЇ ПИТАНЬ, ЯКІ ПОТРІБНО З'ЯСУВАТИ, досліджуючи поведінку тварини:

Безпосередні причини поведінки

Намагаючись з'ясувати безпосередні причини тієї чи іншої поведінки ми вивчаємо фактори, що впливають на поведінку впродовж порівняно короткого періоду часу в житті окремої особини.

На регуляцію поведінки можуть впливати:

- непередбачені зовнішні події;
- сенсорні та перцептивні процеси;
- різноманітні фізіологічні механізми.

Для з'ясування безпосередніх причин поведінки можна застосовувати фізіологічні методи (змінити вміст гормонів у крові, видалити певну ділянку головного мозку).

А можна й не проводити такі втручання, а діяти на тварин різними стимулами або застосовувати програми підкріплення.

Розвиток поведінки

При вивченні розвитку поведінки дослідник охоплює більш тривалий період у житті тварини. Особливості поведінки змінюються на протязі їх життя. У більшості видів поведінка щойно вилупленої або новонародженої особини має зачатковий характер. Тому онтогенез поведінки – це результат спільної дії генів та середовища. Дуже важливий аспект дослідження – аналіз ролі генетичних та зовнішніх факторів в онтогенезі поведінки.

Поведінка в пренатальний період складніша, ніж іноді думають; і події, що впливають до його народження можуть глибоко вплинути на більш пізні стадії життя. Багато форм поведінки поступово руйнуються в процесі старіння організму. Вивчення розвитку поведінки охоплює весь життєвий шлях особини – від зачаття до смерті.

Еволюція поведінки

Питання еволюції поведінки виходить за часові межі життя окремих особин і охоплює більш тривалий період. Вони пов'язані із зміною поведінки під дією природного добору як в межах окремих видів, так і в процесі утворення нових видів. Багато дослідників вивчало шляхи зміни поведінки в ході еволюції видів та механізми дії добору в процесі вироблення таких змін. Проте вивчення еволюції поведінки загалом має гіпотетичний характер.

Функція поведінки

Питання функції стосується ролі поведінки в процесі пристосування даного організму до середовища існування.

Саме встановлення цієї залежності між поведінкою даного організму та його пристосуванням до певного середовища і є суттю вивчення функції.

Існує декілька вражаючих прикладів тісного зв'язку між специфічними формами поведінки та особливими екологічними факторами в тому чи іншому своєрідному середовищі. Сюди можна віднести міграції птахів, біологію живлення у форм з дуже вузькою спеціалізацією стосовно їжі, взаємодопомогу між представниками різних видів.

Розглянуті нами 4 категорії питань можна об'єднати в дві групи по 2 в кожній. Уїлсон (Wilson, 1975) об'єднує питання механізмів та розвитку поведінки під рубрикою “безпосередні причини”, а питання еволюції та функції як ті, що відносяться до “кінцевих причин”. Елкок (Alcock, 1975) називає перші питання питаннями “як?”, а другі – питаннями “чому?”.

Тому при вивченні різних аспектів поведінки потрібно адекватно вибрати метод дослідження, і чітко формулювати мету.

Встановлено, що продуктивність сільськогосподарських тварин залежить від рангу тварини та особливостей суспільної структури кожної групи. Регуляція кількості особин в групі, їхнього статевого та вікового складу – важливий метод забезпечення оптимальних умов вирощування та господарського використання тварин.

КОРОТКИЙ НАРИС ІСТОРІЇ ЕТОЛОГІЇ

Термін зародження етології важко вказати достовірно. Вважають, що етологія сформувалась як самостійна наука в 30-х роках 20 століття. За висловом Н.Тінбергена (1951) вона займається “об'єктивним вивченням інстинктивних рухів” або, за словами К. Лоренца, “морфологією поведінки тварин”.

Уявлення людини про поведінку тварин розвивалося разом з її загальними знаннями про природу. У всіх сферах своєї діяльності з найдавніших часів людина у великій мірі залежала від тварин, тому для неї було вкрай важливо розуміти закономірності їхньої поведінки. Тому спочатку було накопичено *імперичні знання* про поведінку та спосіб життя тварин, основи їхніх взаємодій в угрупованнях. У процесі одомашнення диких тварин формувалися перші уявлення про *спадкову основу поведінки*, тому що стихійний штучний добір проходив у напрямку закріплення у тварин корисних поведінкових ознак, таких як відсутність агресивності, «контактність», слухняність, сторожова поведінка тощо. Поступово вироблялися прийоми дресирування, закріплювалася впевненість у тому, що тварини володіють зачатками *розуму*. З появою природознавства (з середини 18 ст.) сформувався

поділ поведінки тварин на дві категорії, одну з яких назвали «інстинктом», а другу категорію явищ, пов'язаних з проявом у тварин індивідуальної пластичності поведінки, здатності до навчання, означили як «розум». Характерний для того часу підхід до поведінки тварин знаходимо у працях Ж. Л. Бюффона (1707-1788). У книзі «Всеобщая и частная естественная история» він зробив спробу систематизувати факти не тільки про морфологічні особливості різних айдів тварин, але й про їхній спосіб життя, звичках, поведках. Особливу увагу автор звернув на опис складних форм ритуальних дій суспільних комах, підкреслюючи, що вони є механічними. Однак Ж. Бюффон був проти застосування поняття «розум» по відношенню до елементарних форм поведінки тварин.

Одне з перших наукових визначень *інстинкту* дав німецький учений Г. Реймарус (1694-1768). Він припускав наявність у тварин дій, які можна спів ставити з розумною поведінкою людини. Систематичне вивчення поведінки тварин починається з середини 19 століття. Одним з перших експериментальне дослідження та порівняльну оцінку деяких її виявів провів директор Паризького зоопарку Фрідріх Кюв'є (1773-1837), брат знаменитого палеонтолога Г. Кюв'є. Відомі його досліди з бобрами, які вирости у неволі, в ізоляції від родичів, які відіграли значну роль у розумінні природи інстинкту. Крім того ним було зібрано багато фактів, які свідчили про «розум» тварин, при тому ще й різний ступінь «розуму» (найвищий щабель займали примати, хижі ссавці).

Таким чином ще в 19 столітті були виконані дослідження деяких аспектів поведінки окремих видів тварин як у неволі, так і в природі. Чарльз Дарвін (1809-1882) вперше застосував порівняльний метод. У роботі «Про вираження відчуттів у людини та тварин» (1882) він узагальнив результати своїх спостережень над «виражаючими» рухами тварин та людини. Зібрані Дарвіном багато чисельні факти про поведінку тварин у природних умовах дозволили йому чітко виділити три основні категорії поведінки – *інстинкт*, *здатність до навчання*, да «*здатність до міркування*».

Одним з перших до проблеми подібності психіки тварин та людини звернувся послідовник та друг Ч. Дарвіна Джон Роменс (1848-1894). Найбільш відомою є його праця «Розум тварин», в якій автор зробив першу спробу узагальнити факти розумної поведінки тварини та загалом привернув увагу до цієї проблеми.

Понад сто років тому, у 1898 р., американський зоолог Чарльз Отіс Уітмен (1842-1910) видав свою книгу «Поведінка тварин» («Animal behaviour»), одне з перших досліджень в галузі етології. Він став лідером наукової школи біхевіористів. Але їхні погляди випередив В. О. Вагнер (1849-1934), засновник Московської школи зоопсихологів (його основні праці: «Індустрія павуків», 1890р.; 2-томна праця «Біологічні основи порівняльної психології (біопсихологія)», 1913).

В. Вагнер вивчаючи будову комах, птахів, павуків, прийшов до висновку, що ступінь подібності їхніх споруд (особливо у павуків) є виразом ступеню систематичної близькості видів. Відомі його роботи по вивченню «будівельної» поведінки десятків видів павуків та міської ластівки та інших тварин. У докторській дисертації «Біологічний метод у зоопсихології» (1902) Вагнер зробив перше зведення своїх робіт з психології тварин. В. О. Вагнер був одним з перших російських вчених, які намагалися аналізувати проблему індивідуально-набутої поведінки та її ролі в життєдіяльності тварин. Відповідно до традиції свого часу він назвав її «розумом», маючи на увазі результати научування, накопичення досвіду в формі асоціацій. В. Вагнер повністю заперечував здатність тварин до будь-яких проявів зачатків розума в прямому розумінні цього слова. Він вважав, що ці явища можна повністю пояснити формуванням навичок. Професора Петербурзького університету В.О. Вагнера вважають послідовником Ч. Дарвіна. Його роботи були також присвячені питанням еволюційного походження інстинктів. Саме він увів «об'єктивний біологічний метод», який був сприйнятий багатьма вченими та одержав широке застосування в роботах багатьох зоопсихологів.

У першому десятилітті 20 ст. одночасно у США Едвард Торндайк (1874-1949) та у СРСР І. П. Павлов (1849-1936) заснували новий напрямок у фізіології – *вчення про вищу*

нервову діяльність, метою якого було об'єктивне вивчення психіки тварин і людини. В основі вчення І. П. Павлова лежав *рефлекторний принцип*, а «*елементарною одиницею*» всіх проявів вищої нервової діяльності був визнаний *умовний рефлекс*.

Е. Торндайк одним з перших розробив метод вивчення поведінки в експерименті, сформулював закони научування тварин, вперше дав порівняльну характеристику здатності до навчання у тварин різних видів, заклав основи різних напрямків експериментальної порівняльної психології.

У середині 20 ст. російський вчений В. Є. Соколов успішно вирішував питання хімічної комунікації ссавців, пов'язаної з розпізнаванням території проживання, ідентифікації як окремих особин так і їх фізіологічного стану.

Значний внесок у розробку проблеми розумової діяльності, або мислення був зроблений професором Л. В. Крушинським (1911-1984). Йому належить оригінальна концепція нейробіологічних основ розумової діяльності тварин, яка органічно пов'язана як з класичною етологією, так і з генетикою поведінки. Зараз у московському державному університеті провідними спеціалістами лабораторії фізіології та генетики поведінки Л. Бондарчуком, З. Зоріною, Л. Доброхотовою, Т. Калініною, Л. Романовою, А. Семіохіною, А. Смірною, І. Федотовою продовжуються дослідження складних когнітивних функцій тварин.

Б. П. Мантейфель та І. Б. Мантейфель, вивчаючи опосередковане навчання у тварин, з'ясували, що воно може швидко змінити видовий стереотип поведінки популяції, створити нові форми поведінки частини популяції стосовно людини. А це може полегшити управління (керівництво) поведінкою тварин при їх прирученні, одомашненні та дресируванні.

Професор М. П. Наумов запропонував концепцію біологічного сигнального поля. Він вважав, що діяльність живих організмів створює на їх території мешкання своєрідну систему сигналів, які регулюють поведінку особин. Загальне сигнальне (інформаційне) поле складається із сукупності сигналів різної фізико-хімічної природи: акустичних, оптичних, механічних, електричних, хімічних, що виникають в результаті життєдіяльності організму та мають певний інформаційний зміст.

Професор А. Д. Слонім вивчав поведінкові реакції тварин на температуру середовища, його газовий склад, освітленість, вологість повітря, хімічні особливості повітряного та водного середовища. Ці реакції одержали назву гомеостатичних, тому що направлені на підтримання сталості внутрішнього середовища організму тварин. Вони складають значну частину харчової та захисної поведінки.

Професор К. Е. Фабрі написав та видав перший підручник із зоопсихології (1976), який не втратив свого значення й нині. Професор Л. М. Баскін успішно розробив теоретичні основи управління поведінкою копитних тварин. Видатні дослідження різних форм поведінки тварин та етологічної структури популяцій тварин різних таксонів проводяться російським вченим Е. М. Пановим.

В Україні відомим етологом був професор Харківського університету імені Каразіна О. П. Кропивний. Його роботи присвячені міжвидовим стосункам тварин, біоекологічним та світоглядним аспектам зоопсихології, математичному аналізу складних форм поведінки тварин.

У Київському національному університеті ім. Т. Г. Шевченка поведінку тварин та регуляторні механізми міжтваринних стосунків активно досліджують А. В. Подобайло та В. А. Горобчишин.

ПРАКТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ЕТОЛОГІЇ

Етологія має широкий вихід у практику, зокрема, звіроводства, тваринництва, мисливства, рибальства, заповідної справи.

Дослідження Д. К. Беляєва в Інституті цитології та генетики Сибірського відділення АН колишнього СРСР на чорно-сріблястих лисицях та інших хутрових звірах у напрямку

збільшення ефективності селекції щодо приручення мають величезне значення. Селекція на зменшення агресивності та лякливості веде до змін термінів розмноження. У лінії найбільш приручених лисиць виявлено ознаки підвищення статевої активності восени поза періодом розмноження, а також підвищення плодючості у лисиць із спокійною поведінкою в порівнянні з агресивними та лякливими особинами.

Необхідність вивчення суспільних стосунків між особинами особливо зросла в зв'язку із втіленням методу групового утримання сільськогосподарських тварин у тваринницьких комплексах. Знання особливостей поведінки тварин допомагає правильно готувати службових тварин, створювати найбільш комфортні умови утримання рідкісних видів у зоопарках, заповідниках, уникати неприємностей у спілкуванні з домашніми та службовими тваринами тощо.

Лекція №2 **Форми індивідуальної поведінки**

План

1. Особливості локомоції тварин.
2. Маніпуляційна активність.
3. Поведінка, пов'язана з споживанням води та диханням.
4. Терморегуляторна поведінка у тварин.
5. Пошуки сховищ.
6. Уникання хижаків.
7. Сон тварин.
8. Підтримання чистоти тіла.
9. Виділення (екскреція).
10. Особливості дослідницької поведінки.
11. Гра та використання знарядь.
12. Біологічні ритми тварин.

СПОСОБИ ЛОКОМОЦІЇ У ТВАРИН

У відповідності з принципами Н. Тінбергена порівняльне вивчення поведінки тварин починається із спостереження та опису. Тому ми перейдемо зараз до знайомства з діями, які можуть виконувати тварини, а саме окремі особини в процесі їхньої адаптації до оточуючого середовища.

Це дії, за допомогою яких тварина одержує їжу, воду, кисень та інші джерела енергії, дії направлені на підтримання чистоти свого тіла, взаємодії із оточуючим середовищем, дії по організації своєї активності.

Усі ці форми поведінки мають вирішальне значення для виживання. Вони пов'язані з рядом конкретних функцій, до яких відносяться: 1) локомоція; 2) живлення та дихання; 3) терморегуляція; 4) пошуки сховища; 5) сон; 6) уникнення хижака; 7) підтримання чистоти тіла; 8) виділення; 9) дослідницька активність; 10) гра; 11) використання знарядь; 12) біологічні ритми.

Всі ці дії можуть бути або тісно пов'язані між собою, або одна дія буде складовою іншої дії. Тобто таке розділення проведене для зручності опису і не може розглядатися як безумовне (наприклад, виділення у тварини може відбуватися як фізіологічний акт і як соціальний – для мічення території).

Локомоція

Це пресування тварини у просторі, яке необхідне для виконання практично усіх пристосувальних функцій. Термін «локомоція» походить від латинських слів *locus* – місце та *motio* – рух, що призводить до зміни місця. Розрізняють типи локомоції у зв'язку з середовищем, де вона здійснюється – водне, повітряне, підземне, наземне, деревне тощо.

Існує 5 основних типів локомоції щодо її механізму (природи руху):

- 1) *Амебоїдний рух*, який здійснюється шляхом зміни форми тіла, перетікання цитоплазми клітини (характерний деяким протистам, наприклад амебам);
- 2) Рух за допомогою *джгутиків та війок*; (виникає в результаті “биття” джгутиків або групи волосоподібних війок. Поширений у джгутикових та інфузорій);
- 3) *Хвилеподібний рух* (ундулювання). Рух за рахунок хвилеподібних скорочень, які пробігають по тілу, характерний для змій, водяних ссавців та риб;
- 4) *Реактивний рух*. При такому русі вода із силою виштовхується з організму в оточуюче середовище, штовхаючи тіло вперед: медузи, кальмари, каракатиці, осьминоги, гребінці);
- 5) *Рух за допомогою кінцівок* (ніг, крил, плавців тощо). Характерний для більшості хребетних та для деяких безхребетних (комахи, ракоподібні, павукоподібні, багатоніжки).

Локомоція в результаті руху кінцівок може відбуватися у воді, на деревах, в повітрі, під землею чи на поверхні землі. За характером локомоції розрізняють ходіння, біг, плавання, політ, повзання, плигання. Ходіння та біг можуть забезпечуватися двома тазовими кінцівками – двонога, або біпедальна локомоція (птахи, примати, тимчасово – деякі плазуни) та чотирма кінцівками – чотиринога, або квадри педальна локомоція (більшість хребетних)

У воді: плавання з використанням кінцівок характерне моржам, дельфінам, акулам, скатам, китам. Але ссавці, що мешкають на суші – в тому числі й гризуни, мавпи, хижакі, слони, кроти, зайці у випадку необхідності також досить добре плавають. Органами локомоції є хвості, плавці, ласти тощо

На деревах: для більшості видів, що живуть на деревах, характерна наявність чіпких кігтів, міцних кінцівок, добре розвиненого зорового та вестибулярного апаратів.

Деякі види лазять по стовбурам (ведмідь, лінивець), або ходять чи бігають по гілках (білки, рись).

Деякі мавпи здатні до *брахіяції* – пересування за допомогою передніх кінцівок, які почергово закидаються вперед, тоді як тіло зависає в повітрі. Гілку при цьому вони не охоплюють пальцями, а чіпляються за неї ніби гаком. *Напівбрахіяція* передбачає також чіпляння тварини хвостом (капуцини, цебіді)

У повітрі спостерігається *планування* (паріння) – летючі риби, летяги. Але головна форма пересування в повітрі – справжній політ (комахи, птахи, летючі миші).

У птахів найбільш поширений – *махаючий* політ (птах ритмічно піднімає та опускає крила). При цьому внутрішні частини крил забезпечують головним чином створення підйомної сили, що долає силу тяжіння, а зовнішні частини крил створюють пропелюючий ефект, штовхаючи птаха вперед (Heinroth, 1958).

При *плануючому* польоті крила нерухомо розпластані під кутом 90° відносно тіла, і птах поступово втрачає висоту.

Паріння це планування без втрати висоти і навіть з підйомом (канюк, орел).

Зависаючий політ, при якому птах махає крилами, але при цьому залишається на місці (50 помахів на 1 сек.) (боривітер, колібрі, нектарниці).

Під землею. Риючими та напівриючими називають види, які все життя чи більшу його частину проводять під землею. У них є певні адаптації до цього середовища: невеликі розміри очей, вушних раковин, менш густа шерсть, риючі кінцівки (капустянка, черв'яки, кільчаста червуга, кріт, сліпак).

На поверхні землі. Існує багато різних типів пересування тварин по землі. Форми локомоції у більшості видів, що пересуваються на 4-х кінцівках, досить стереотипні: ходьба, біг, періодичне плигання.

У роботі окремо взятої кінцівки розрізняють період опори (*пропульсивний*) та переносу (*відновлювальний*), які разом утворюють повний цикл локомоції. За один цикл кінцівка робить один подвійний крок – відстань між послідовними відбитками на субстраті однієї й тієї ж кінцівки. Час опори це період, протягом якого кінцівка контактує з ґрунтом (відбувається її ретракція). Час, протягом якого кінцівка знаходиться у відриві від ґрунту та відбувається перенос її вперед називається *часом переносу* (протракція кінцівки). Відношення часу опори до часу переносу є показником *ритму роботи* кінцівки. Локомоторний цикл, таким чином, - це елементарна частина процесу руху, під час якого кожна з чотирьох кінцівок здійснює повний цикл роботи. При визначенні ходи найважливішими критеріями є моменти відриву кінцівки від субстрату та наступного контакту з ним. Зовнішній вигляд ходи називається *алюром*. Розрізняють *симетричний* та *асиметричний* тип локомоції. До симетричних алюрів відносять *крок*, *рись*, *інохідь*. В кожному з цих алюрів в свою чергу є декілька різновидів. Наприклад, у *кроці* розрізняють дуже повільний крок, нормальний, рисе подібний, інохідоподібний. *Дуже повільний крок* має формулу: 4 - 3 - 4 - 3 (чергування чотирьох і трьох опорних стадій), властивий черепахам. *Нормальний крок* : 2 - 3 - 2 - 3, характеризується чергуванням двоопорних стадій з триопорними (собаки, зубри, бізони, коні). *Рисеподібний крок* характеризується зближенням в часі одноіменних рухів кінцівок, розташованих по діагоналі. Розрізняють *повільний* (опорна формула: 2 - 3 - 4 - 3 - 2 - 3 - 4 - 3) і *швидкий*: 2 - 1 - 0 - 2 - 1 - 0 - 2 - 1 *кроки*. Повільний рисеподібний крок використовують хвостаті земноводні, із безхвостих – ропухи, із плазунів – черепахи, ящірки; швидкий – деякі копитні, хижі ссавці.

Інохідоподібний крок характеризується наближенням в часі однозначних рухів передньої і задньої кінцівок однієї сторони. Таким способом найчастіше пересуваються легкі, довгоногі тварини (жирафова газель, гепард).

Рись – це форма руху тварин в умовах повної синхронності роботи діагональних кінцівок (2 - 0 - 2 - 0), яка зустрічається практично дуже рідко та є найменш стомливим способом швидкого руху. Рись притаманна великій кількості копитних та хижим ссавцям. Розрізняють *швидку* (2 - 0 - 2 - 0) та *повільну рись* (2 - 4 - 2 - 4). Як видно з відповідної формули, при швидкій рисі виникає стадія вільного польоту, тобто всі чотири кінцівки тварини не торкаються землі.

Інохідь характеризується тим, що кінцівки однієї сторони тіла одночасно виносяться вперед та відриваються від землі. Ритм цієї форми руху становить 100%. Тому найнижчою є загроза засікання кінцівок на відміну від рисі. Але спостерігається значне зміщення центру маси тіла, що призводить до нестійкості ходи. Інохідь на рівній місцевості є найбільш швидкісним способом локомоції, до якого часто вдаються верблюди, жирафи, лосі, ведмеді, деякі коні. Інохідь також може бути швидкою та повільною.

Усі вищезгадані алюри мають екстер'єрні варіанти, які обумовлені певними анатомо-морфологічними ознаками: довжиною окремих ланок та безпосередньо самих кінцівок, довжиною хребта, розвитком грудних та інших груп м'язів.

Асиметричні алюри є більш поширеними у природі. До асиметричної ходи належать галоп, кентер, примітивний рикошетуючий стрибок, рикошет, біпедальний стрибок. Найбільш поширеною швидкісною формою асиметричної локомоції є *галоп*, за якого задіяна вся локомоторна мускулатура кінцівок і тулуба та створені умови для максимально ефективної пропульсивної дії цієї мускулатури. Частота рухів кінцівок відносно невелика. План чотиритемпового галопу, який зустрічається найчастіше, виглядає наступним чином. Після відновлювального періоду одна із задніх кінцівок торкається субстрату, з кроком вперед це ж робить і друга задня. Внаслідок такого заднього поштовху, який обумовлений спільною, дещо несинхронною дією обох задніх кінцівок, тварина може цілком відірватися від поверхні субстрату і певний проміжок часу вільно летіти в повітрі з витягнутими (назад) тазовими та (вперед) грудними кінцівками – стадія розтягнутого польоту. До стадії

перехрещеного польоту: передні кінцівки щойно відірвалися від субстрату та знаходяться в стані крайньої ретракції, задні, готуючись до нового контакту із субстратом, виносяться вперед (тобто, знаходяться в положенні протракції) тварина переходить, відштовхуючись спільною, несинхронною дією передніх кінцівок (передній поштовх). Саме ці дві стадії польоту властиві тільки галопу (як повільному, так і швидкому).

Кентер відрізняється від галопу наявністю лише однієї стадії вільного польоту. Розрізняють швидкий та повільний кентер.

При *ходьбі* кінцівки переставляються в такому порядку, щоб завжди залишалась опора у вигляді трикутника, що створюється трьома лапами. Якщо собака, який стояв нерухомо, починає йти з лівої передньої лапи, то далі ноги будуть переступати в такій послідовності: права задня, права передня, ліва задня, ліва передня і т. д.. Максимальну стійкість на всіх стадіях локомоторного циклу забезпечує саме така симетрично-діагональна послідовність роботи кінцівок (ПП – ЛЗ – ЛП – ПЗ).

Біг – при великій швидкості пересування (рись, галоп) стійкість опори знижується. Під час бігу собака перестає спиратись на 3 кінцівки одночасно; він переходить на інший *алюр*, коли одночасно переміщуються обидві передні лапи, а за ними – обидві задні.

Лапи спираються на землю набагато менший час, ніж при ходінні, і, звичайно, одна передня кінцівка на якусь долю секунди випереджає іншу. Це стосується й задніх кінцівок.

Лапи торкаються землі в такій послідовності: ліва передня, права передня, права задня, ліва задня.

При максимальній швидкості всі 4 ноги після випрямлення можуть одночасно бути в повітрі. Швидкість бігу гну, левів – 80 км/год, гепардів – 110 -120 км/год.

Справжнє *плигання* (*біпедальний стрибок*) характерне для двоногих сумчастих, плигунчиків, тушканчиків, кенгурових пацюків. Це досить важкий, енергетично затратний спосіб пересування, в основному на 2-х кінцівках. Тварини можуть стрибати вперед, убік. Хвіст при цьому виконує роль керма та балансира. Довжина стрибка досягає 1,5-2 метри. Періодично плигають копитні, зайцеподібні, котячі, собачі.

Деякі тварини не мають справжніх кінцівок (червуги, змії), тому їхня локомоція не може бути охарактеризована вищеописаними схемами. Наприклад, зміям властиві чотири способи пересування. Основний – локомоція за допомогою хвилеподібних вигинів тулуба, які проходять від головної частини тіла до хвостової. Функціонально цей спосіб руху близький до типу пересування риб з видовженим тілом (*ундулююча локомоція*). Але якщо риби зазнають рівномірного опору водного середовища, то у змії опір нерівномірний, тому що з субстратом контактує лише частина поверхні тіла. Це визначає різну величину вигинів тіла у змії, яка залежить від характеру субстрату, а саме від твердості, щільності, сипучості, наявності рослинності на ньому. Найменш ефективна ундулююча локомоція на гладенькій поверхні (хвилі не зустрічають опору при русі назад), більш ефективною вона є у заростях чагарника, серед гілок дерев.

Концертіновий тип безногої локомоції полягає в тому, що змія збирає тулуб у вигляді гармошки, фіксує на субстраті задню частину тіла. Вирівнюючись, передня частина тіла просувається вперед, а вирівнявшись, знаходить нову точку опори всією довжиною тіла. Після цього тулубова частина тіла знову збирається у гармошку, підтягуючи хвостову частину. Швидкість такої локомоції невелика, однак вона не потребує якихось морфологічних пристосувань. Подібно рухаються деревні та наземні форми змії з відносно важким і сильним тілом (*Voidea*, *Colubridae*).

Наступний тип безногої локомоції – *прямолінійне*, або *гусеничне* пересування. Воно характерне для представників *Voidea*, *Uropeltidae* та дозволяє відносно товстим зміям перетинати гладеньку поверхню та проходити через вузькі щілини. Швидкість пересування незначна. Забезпечується рухомим та еластичним зв'язком вентральної частини покривів з осьовим скелетом. Тому тіло переміщується немовби у циліндрі.

Найбільш швидкісним способом безногої локомоції є спосіб *бокового руху*, який притаманний лише зміям з родини *Viperidae*, які живуть у пісках. Рух відбувається під

гострим кутом назад до поздовжньої осі тіла. На субстраті вона залишає паралельні відбитки тулуба, розміщені навскіс до напрямку пересування.

Особливості локомоції тварин вивчають за слідами на субстраті у природі, на штучно створених «слідових стежках», на рухливих доріжках – трет-банах (дозволяють досліджувати швидкість та ритм пересування), за допомогою швидкісної кінозйомки з наступним її розшифруванням.

Маніпулювання

Маніпуляційна активність передбачає дії особи з предметом, направлені на його адекватне використання у пристосувальній діяльності. Вона є необхідним компонентом кормової, гніздобудівної, дослідницької, зняряддевої діяльності тварин та соціальної поведінки тварин (грумінг). Являє собою систему певним чином інтегрованих елементів різного ієрархічного рівня. Складність цієї системи визначається не тільки морфологічними особливостями ефекторів (кисті у приматів, крил чи дзьобів у птахів, хобота у слонів тощо), але й загальним рівнем організації поведінки та психіки тварини (Дерюгіна, 1986).

СПОЖИВАННЯ ЇЖІ

Кормова (харчодобувна) поведінка – це складний, ієрархічно організований багаторівневий комплекс рухових актів, що направлені на пошук, хапання, утримання здобичі та наступні маніпуляції з нею. У кормовій поведінці тварин дії із спадково обумовленою видоспецифічною програмою тісно переплітаються з діями, які набуті в результаті індивідуального пристосування до середовища. Нагадаємо, що на кормодобувних реакціях базується вивчення вищої нервової діяльності тварин.

Стратегії живлення. Існує 5 основних груп стратегій харчування тварин :

- фільтрація води;
- паразитизм;
- рослинноїдність;
- тваринноїдність (органноїдність);
- всеїдність.

Фільтруючі організми – живуть виключно у воді, проціджують воду, поїдають завислі частинки (фіто-, зоопланктон, частинки детриту): ланцетник, асцидії, молюски. Безперервний тік води відносно тіла тварини досягається або шляхом нагнітаючої сили (війки, сифони), або за рахунок плавання (вусаті кити).

Паразити. Як правило живуть повністю за рахунок організму хазяїна і використовують його як середовище життя і як джерело їжі. Деякі з них (стьожаки) живуть на протязі тривалого часу, не викликаючи його загибелі. Інші швидко вбивають хазяїна (токсичними виділеннями, поїданням деяких важливих органів хазяїна тощо).

Рослинноїдні. Живляться корою, листям, насінням, коріннями, плодами. (Стенофаг - коала (Австралія) – листя евкаліпту). Жуйні мають чотирикамерний шлунок, що забезпечує повне перетравлення їжі.

Тваринноїдність (органноїдність). Ця стратегія передбачає живлення здобутими тваринами або падлом.

Всеїдність. Споживають різноманітну їжу (стратегія живлення найменш спеціалізована). Бродячі мурашки тропічних лісів знищують все, що трапляється на їхньому шляху. Всеїдні деякі гризуни, шимпанзе.

Розберемо *форми поведінки*, пов'язані з живленням. Це хижацтво, запасання їжі, маніпуляції з їжею, різні форми регулювання її споживання.

Хижацтво – деякі павуки, що будують ловильні тенета, богомоли, мурашині леви пасивно чатують на здобич. Але більшість хижаків активно полюють. Спійману здобич хижак хапає, душить, стискує, отрує, знерушує, глушить або поїдає живцем. Діапазон

приспосовування до хижацтва дуже широкий. Послідовність дій хижого ссавця можна розбити на етапи: наближення до жертви, її умертвіння та поїдання. (Ewer, 1968).

Кішки свійські підкрадаються до своєї жертви, притискуючись до землі, слідкуючи за здобиччю та кожним її рухом, використовують короткі перебіжки, щоб якнайближче підкрастися до неї та зробити напад. На відміну від кішок, гепарди наближаються до жертви, переслідуючи її відкрито, використовуючи свою надзвичайну швидкість бігу, якщо жертва швидко тікає.

Ссавці найчастіше вбивають свою жертву, прокусуючи їй потилицю. Іноді хижак спочатку захоплює жертву в лапи чи притискує до землі. Для багатьох видів (собачих), характерне ритуальне “умервщлення струшуванням”; схопивши здобич у зуби, хижак розмахує нею у різні сторони (Ейзенберг, Лейхаузен, 1972). Більшість хижаків спочатку з'їдає голову жертви, а потім поступово поїдає її всю в напрямку від голови до кінця тіла. Як показує Лейхаузен, зазначена орієнтація поїдання жертви обумовлюється, насамперед, дотиковими стимулами – розташуванням шерсті чи оперення. З'їдання великої за розміром здобичі часто починається з черева чи пахової області (Ewer, 1968).

Наївшись, хижак звичайно припиняє пошуки їжі та полювання. Лише у деяких випадках, дуже рідко, хижак вбиває більше того, ніж здатний з'їсти. Це відбувається у випадках, коли щільність популяції жертви дуже висока й зусилля, які затрачаються на її пошуки, мінімальні (Krunck, 1972).

Запасання їжі

Оскільки кормова база у різні пори року неоднакова, багато тварин, особливо гризуни, деякі птахи, роблять запаси. Існує 2 головних форми запасів: 1) сконцентровані в спеціальних “коморах” та 2) розсіяні по різних місцях окремими купками (Ewer, 1968).

Комори звичайно влаштовуються в самій норі, часто в спеціальній камері. При розсіяному зберіганні запасів вони можуть бути розкидані на значно більшій території та знаходитися досить далеко від домівки. Зустрічаються і проміжні стратегії запасання їжі.

У нірках прерійних полівок (невеликі гризуни поля) заходили запаси добре збереженого насіння, об'ємом 9-10 л (Jameson, 1947). У багатьох видів, що запасують корми, є великі защічні мішки, що допомагають тваринам переносити корм до місць зберігання.

Запасання корму у гризунів можна викликати в лабораторних умовах, впливаючи на цю форму поведінки обмеженням їжі, індивідуального досвіду у ранній період життя, різноманітними фізіологічними впливами та іншими змінними.

Маніпуляції з їжею

Характер маніпуляцій з їжею перед її поїданням варіює у різних видів і залежить від типу їжі. Так, калан лягає у воді на спину, на груди поміщає плоский камінь і розкриває черепашки молюсків, ударяючи ними об камінь.

Білки, розколюючи горіхи, прогризають у шкаралупі 1-2 борозни, розташовуючи їх певним чином. Якщо білок виростити в неволі, тоодержуючи горіх як їжу, вони також будуть розгризати шкаралупу 1-2 борознами, але ці борозни будуть досить погано, незручно орієнтовані.

РЕГУЛЯЦІЯ СПОЖИВАННЯ ЇЖІ

Тварини не годуються безперервно. Чим більше часу проходить після останнього споживання їжі, тим більш активними стають особини та починають особливо жваво реагувати на стимули, що асоціюються з їжею.

Споживання їжі вчасно переривається; у більшості диких тварин проблема зайвої ваги виникає рідко. У ссавців споживання їжі регулюється в результаті взаємодії 2-х ядер гіпоталамуса – латерального та вентро-медіального (Kasey, Powley, 1975).

У падальних мух споживання їжі регулюється периферично. Його гальмують імпульси, що поступають від розтягнутої передньої кишки (Dethier, 1967).

СПОЖИВАННЯ ВОДИ

Вода необхідна для різноманітних життєвих процесів тварин, в тому числі для травлення, виділення, терморегуляції. Деякі тварини повинні активно поглинати воду як таку; тоді як іншим достатньо води, яка виробляється в процесі метаболізму з харчових речовин.

Різні тварини використовують при питті води різноманітні рухи. Собаки та вовки приймають стереотипну позу та “лакають” воду язиком; корови всмоктують воду ротом, а язик виконує пасивну роль.

У гризунів спостерігається стереотипне злизування води. Слони, зазвичай, використовують хобот, щоб засмоктати воду й перенести її до рота.

ДИХАННЯ

Споживання кисню шляхом дихання – явище настільки універсальне, що його нерідко випускають з уваги. Практично всі тварини володіють тим чи іншим механізмом, за допомогою якого свіже повітря поступає в організм, а використане – виводиться назовні. Дихання стає “проблемою №1” у водних ссавців. Дихальні системи у них мають надзвичайні пристосування, що дозволяють цим тваринам пірнати на значні глибини та залишатися під водою довше, ніж це роблять інші ссавці. Ондатра та морський слон здатні залишатися під водою протягом 12 хв., а кит-пляшконіс занурюється на 120 хв.

ТЕРМОРЕГУЛЯЦІЯ

Тварини здатні існувати лише в певному діапазоні температур. Регуляція температури тіла – важливий аспект пристосування до середовища, особливо в екстремальних умовах пустелі чи Арктики.

Гомойотермні організми – птахи, ссавці.

Пойкілотермні організми – безхребетні, риби, амфібії, рептилії.

Багато форм поведінки хоча б частково пов'язані з терморегуляцією.

Для багатьох видів характерні сезонні міграції, призначення яких полягає в тому, щоб зводити до мінімуму вплив несприятливих температур у певну пору року.

Більш короткочасні регуляції температури тіла досягаються шляхом значних щоденних переміщень із затінених ділянок в освітлені, або з нори – назовні й назад. Деякі тварини змінюють пози, в залежності від температури середовища, які сприяють нагріванню чи охолодженню їхнього тіла.

Багато видів переживають суворі зими чи сильні посухи, впадаючи в сплячку. При цьому тварина перестає бути активною, а температура тіла, частота серцевих скорочень, рівень метаболізму знижуються до мінімуму. Сплячки зимові притаманні бурим ведмедам, тритонам звичайним, літні – ховрахам, двоцихрибам, крокодилам.

ПОШУКИ СХОВИЩ (УКРИТТІВ)

Причини таких пошуків можуть бути різними – укриття від різких коливань температури, опадів, хижаків. Іноді тварина просто використовує з цією метою існуючі печери, щілини, дупла, дерева тощо. Але в багатьох випадках тварини будують досить складні гнізда чи нори, що веде за собою значні зміни зовнішніх умов.

Побудови бувають відносно нестійкими, наприклад, гребля бобрів, чи тимчасовими - спальні гнізда шимпанзе, в яких вони проводять лише 1 ніч. В одному із заповідників, де охороняється такий рідкісний вид приматів як орангутанг, кожній дорослій особині видаються мішки, виготовлені з рогожі для того, щоб мавпи не псували гілки дерев при

щоденному виготовленні тимчасових гнізд для ночівлі. Співробітникам заповідника доводиться навчати тварин правилам користування та прикріплення цих “гамаків” до гілок дерев.

У багатьох видів побудова гнізда тісно пов'язана з розмноженням: перед наближенням терміну появи потомства вони починають побудову гнізда чи розширюють вже існуюче.

Серед безхребетних побудова сховищ найбільш яскраво виражена у комах. Одиночні оси – індивідуально будують нірки й запасують у них корм. А у бджіл, термітів, мурашок будуються складні споруди, де мешкають цілі сім'ї.

Бджолам властива складна структура сім'ї та розподіл функцій між представниками окремих страт. Робочі бджоли протягом свого короткочасного життя часто змінюють свої функції – прибирання комірок, побудова стільників, годування личинок, приготування меду, охорона входу до гнізда, збір пилку та нектару тощо.

Нові місця помешкання для нового рою вибирають бджоли-розвідники за основними критеріями: розмірами та захисними можливостями. Повертаючись після розвідки, бджоли виконують “танець”, що містить інформацію про те, де знаходиться потенційне помешкання, “вербують” нових “розвідників”. На основі інтенсивності танців та реакції нових “розвідниць”, рій “приймає рішення” й вилітає з вулика в напрямку, який вказали бджоли – “розвідники”.

УНИКАННЯ ХИЖАКІВ

Так як більшість видів тварин є здобиччю для інших (нерідко декількох), реакції уникання хижаків мають важливе значення для виживання та розмноження.

Головні способи захисту від хижаків - це ховання від них; попередження особин свого виду про небезпеку з боку хижаків; наявність застережних ознак; втеча та активний опір.

Ховання – відбувається до нір, щілин, наметів. Переховуванню допомагає навіть зовнішній вигляд тварини (захисне забарвлення, завдяки якому тварина зливається з фоном, зустрічається у представників майже всіх таксономічних груп).

У комах є форми, схожі на листя, гілочки або, навіть, пташиний послід.

Часто захисне забарвлення поєднується з особливою поведінкою: тварина розташовується по відношенню до освітлення таким чином, щоб бути найменш помітною, зазвичай зберігаючи нерухомість.

Попередження інших тварин

Якою б не була реакція виду на хижака, жертві завжди необхідно вміти вчасно виявити присутність хижака.

Виявленню наявності хижака допомагають: періодичні огляди місцевості, певна орієнтація (в напрямку до вітру), обнюхування, прислуховування.

Іноді тварини пасуться у змішаних стадах (гуртах) : павіани разом з антилопами. У павіанів – гострий зір, у антилоп – гострий нюх. Обидва види “розуміють” сигнали тривоги, що видають особини іншого виду, тому їх дуже важко застати несподіваними до нападу хижака.

На крики тривоги птахів реагують багато інших видів хребетних тварин (такими унікальними є застережливі окрики сірої ворони та сороки в наших лісах).

ЗАСТЕРЕЖЛИВІ ОЗНАКИ

Деякі тварини мають неприємний для хижаків смак. Якщо блакитна сойка з'їсть великого яскраво забарвленого метелика *Danaus plexippus*, це викличе блювоту. Таке яскраве забарвлення попереджає хижака про те, що жертва не придатна до споживання.

Деякі види в процесі свого розвитку набули схожості з неїстівними видами, що надавало їм переваги у виживанні: хижаки почали їх остерігатись. Це явище отримало назву мімікрії.

Для попередження хижаків використовуються також різноманітні активні дії: звуки, що видає гримуча змія, агресивні пози деяких амфібій, багатьох ссавців. У птахів добре відома реакція “окрику” по відношенню до нерухомого хижака (яструба, сови): дрібні птахи досить близько підлітають до хижака, видаючи голосні крики та показуючи різні демонстративні дії. Видавані крики характеризуються широким діапазоном частот, чітко вираженим початком і кінцем, хижаку їх легко локалізувати.

Втеча

Найбільш поширений засіб уникання хижаків – швидкість та вправність потенційної жертви, тобто втеча. Деякі види, тікаючи, доповнюють свої локомоторні рухи демонстраційною поведінкою з метою відвернути увагу потенційного хижака чи злякати його. Інші види, навпаки, причаюються, щоб зменшити ймовірність нападу.

АКТИВНИЙ ОПІР

Це, мабуть, останній спосіб захисту жертви від хижака. Жертва може вдарити хижака, схопити зубами або вкусити. Скунси, багатоніжки виділяють хімічні речовини з різким, неприємним запахом, що відлякують хижаків.

Інші тварини захищаються від хижаків своїми щільними, міцними або отруйними покривами, твердою черепашкою або виростами (голками, шипами).

СОН ТВАРИН

Його можна розглядати з точки зору поведінки та електрофізіології.

В аспекті поведінки сон – період тривалої відсутності активності, для якої характерні 4 ознаки:

- 1) часто - добовий (або припливний) ритм;
- 2) звичайно – підвищення порогу різних реакцій;
- 3) часто – приуроченість до певних місць (надійні сховища);
- 4) характерна для даного виду поза (пози)

Під таке визначення підходить сон, що спостерігається у широкого кола тварин, а саме у комах, моллюсків, риб, земноводних, рептилій, птахів, ссавців.

Електрофізіологічні відомості відносно сну дає ЕЕГ – запис активності головного мозку, що отримується за допомогою електродів (або прикладених до голови, або вживлених у мозок).

Електрофізіологічні показники сну одержані лише у птахів та ссавців. У них, (як і в людей), розрізняють 2 основні фази сну: повільнохвильовий та парадоксальний сон.

Для повільнохвильового сну характерні високоамплітудні повільні коливання, які з'являються в ЕЕГ у певний час, хоча, всупереч зовнішнім ознакам, тварина продовжує спати. Таким чином її ЕЕГ стає “десинхронізованою”, з швидкими низькоамплітудними коливаннями. Тонус скелетних м'язів падає нижче рівня, звичайного для повільнохвильового сну.

Оскільки тварина здається сплячою, в той час як її ЕЕГ подібна до ЕЕГ у період активності, цю фазу називають парадоксальним сном.

Одна з найхарактерніших ознак парадоксального сну – поява швидких рухів очей. У людини парадоксальний сон пов'язаний із сновидіннями. У хатньої миші періоди парадоксального сну виникають приблизно кожні 9 хв., у мавпи – кожні 50 хв., у дорослих людей – кожні 90 хв., у дітей – 50 хв.

ПІДТРИМАННЯ ЧИСТОТИ ТІЛА, АБО ГІГІЄНІЧНА ПОВЕДІНКА

Багатьом тваринам важливо для здоров'я підтримувати поверхню тіла в чистоті і не допускати зараження ектопаразитами.

У більшості ссавців чистка шерсті (грумінг) складає одне із звичайних щоденних занять. Найчастіше він проводиться після споживання їжі. Деякі гризуни “купаються” в піску – вигинають тіло та труться боками й черевом об пісок, щоб видалити з шерсті сторонні частинки та надлишок жирового матеріалу, що виділився шкірними залозами. У птахів у різних ситуаціях можна спостерігати чистку оперення дзьобом та змащування його секретом куприкової залози.

Іноді підтримання чистоти тіла забезпечують представники іншого виду. “Рибичистильщики” (декілька видів) пристосовані до того, щоб видаляти паразитів з покривів більших за розмірами риб. Деякі з них видаляють паразитів навіть із ротової порожнини великих хижих риб, які при цьому їх не з’їдають.

У приматів грумінг є не тільки засобом утримання в чистоті шкірних покривів, але й являє собою важливий фактор підтримання соціальної структури сім’ї (групи).

Він перетворився на тонке мистецтво, і в деяких видів займає щоденно досить багато часу.

У лорі та деяких інших видів лемурів з нижніх різців та ікол утворились спеціальні зубні “гребінці”, що використовуються для чистки шерсті. Роль грумінгу у взаємних стосунках між особинами найбільш яскраво виражена у випадках матері й дитини, самця й самки (де грумінг може грати роль прелюдії перед копуляцією).

Грумінг відіграє велику роль у становленні ієрархічних стосунків у спільноті в межах конкретного угруповання тварин. У приматів особини, які займають нижчий ранг в ієрархії, чистять високорангових, самки – самців (у бабаків і піщанок – навпаки) . Аналогічну поведінку у птахів називають алопринінгом .

Шимпанзе в неволі іноді використовують дерев’яні палички для виколупування решток їжі із зубів один одного (Mc Grew, Tutin, 1973). Шимпанзе-“дантист” використовує палички для видалення залишків їжі з зубів “пацієнта”.

Гігієнічна поведінка спрямована також на здійснення уринації та дефекації. Особливості сечовиділення та дефекації у різних видів являють для етологів великий інтерес. Для багатьох видів характерні певні пози при цих процесах. У собак, наприклад, спостерігається статевий диморфізм пози при сечовиділенні. Дорослі самки при цьому присідають, а самці підіймають задню ногу.

Ступінь уваги, що приділяється вибору місця для сечовиділення та дефекації, мабуть, варіює в залежності від гніздової чи індивідуальної ділянки та їхньої сталості. Приматів, у яких стадо мандрує по території мешкання та ночує кожний раз у нових місцях, мало турбує доля сечі та калу. У видів з більш сталою гніздовою ділянкою або індивідуальною територією, наприклад, у багатьох хижаків, ця ділянка повинна утримуватись у чистоті, тому контроль за сечею та екскрементами суворіший.

Свійські кішки звичайно закопують екскременти в землю. У багатьох видів ссавців із захищеною гніздовою ділянкою матері поїдають сечу та екскременти своїх малюків, поки ті не почнуть самі пересуватися. Це не тільки підтримує чистоту гнізда, але й зменшує ймовірність виявлення присутності малюків хижаком за запахом сечі чи калу. Це потрібно враховувати під час догляду за кошенятами, які через певні обставини залишилися без опіки матері.

Мартини, що гніздяться на землі, віддаляються для дефекації на деяку відстань від гнізда, а у моївок, що живуть на скелях, дефекація відбувається просто через край гнізда.

Іноді характерний для даного виду процес сечовиділення та дефекації в онтогенезі розвивається повільно. У морських свинок, свійських кішок матерям потрібно стимулювати сечовиділення та дефекацію у новонароджених малюків, вилизуючи їм аногенітальну область.

Розвиток різних поз при сечовиділенні у собак регулюється гормонами.

Сеча та екскременти можуть відігравати важливу роль у спілкуванні тварин, особливо якщо воно спирається на нюхові сигнали.

У багатьох видів сеча та екскременти можуть використовуватись як мітки, що вказують на те, що конкретна ділянка зайнята.

Піднімання задньої інцівки свійських собак і обливання предметів направленим назад струменем сечі у котів, найвірогідніше, забезпечують розбризкування сечі на достатню висоту. У плямистих гієн самка-домінант, яка звичайно виділяється серед інших осіб великими розмірами і, відповідно, вищим зростом, при сечовиділенні стає на передні кінцівки і намагається випустити струмінь сечі якомога вище, засвідчуючи перед особинами нижчого рангу своє панівне становище на ієрархічній драбині.

Бегемоти при дефекації швидко рухають хвостом, що призводить до розкидання гною на більш значні території (чим більше гною і чим на більшу територію він розкидається – тим вищий ранг тварини).

Хімічні сигнали, що йдуть від продуктів виділення, відіграють велику роль у регуляції репродуктивної активності.

Вони можуть блокувати розвиток вагітності, викликати тічку в самок в дієструсі чи прискорювати статеве дозрівання.

У шиншил, морських свинок, дикобразів і кроликів у процесі залицяння часто спостерігається енуріація – виділення самцем сечі, направленої в бік самки (цей акт може свідчити про “фрустрацію” чи її “неприйняття” конкретним самцем).

ДОСЛІДНИЦЬКА ПОВЕДІНКА

Для більшості видів тварин знайомство з оточуючим середовищем приносить велику користь, полегшує виживання та розмноження.

Систематично досліджуючи свою ділянку, тварина одержує уявлення про місцезнаходження харчових та інших ресурсів, потенційних шлюбних партнерів, наявність небажаних чужинців та місць, де можна сховатися від хижаків.

Тому нерідко можна побачити, як тварини, що не мають потреби у їжі та воді й не знаходяться у стані готовності до парування, досліджують свою територію.

Нестача води чи їжі, еструс та деякі інші фактори можуть сприяти дослідницькій активності, але не є обов’язковими для її прояву.

Іноді деяким особинам властива *неофобія* – активне уникання тваринами нових предметів.

ГРА

Гра – це сукупність специфічних ювенільних виявів усіх форм поведінки дорослої тварини, що характерна головним чином для молодих особин (Фабрі, 1976; 1993), чи та форма діяльності, „в якій складається та удосконалюється управління поведінкою на основі орієнтовної діяльності” (Ельконін, 1997).

У різних видів тварин, особливо у ссавців, спостерігаються типи поведінки, які можна назвати грою: свійські кішки дуже часто ганяють м’яч, стрибають на нього, катають його по підлозі, хапають.

Вовчята, лисенята, собачата несамовито кружляють, намагаючись схопити себе за хвіст. Видри з’їжджають по сніговому схилу. У плані суспільної поведінки нерідко можна спостерігати ігри малюків хижих ссавців та приматів, що ганяються один за одним, розпочинаючи жартівливі бійки та біготню.

Спостерігачеві зрозуміло, що цю форму поведінки можна назвати грою, але дати визначення грі завжди дуже важко. Ігрова поведінка ще більш неоднорідна, ніж ми її собі уявляємо.

Мабуть усі види ігрової поведінки виникають у такий час, коли у тварин немає необхідності ні в яких інших формах поведінки, важливих для виживання (живленні, втечі від хижаків, тощо).

Ігрова поведінка немов би не має тієї частки серйозності, яка притаманна іншим формам поведінки. Гра, очевидно, “приносить задоволення” її учасникам.

У плані суспільної поведінки одна тварина може викликати іншу на гру й подавати сигнал про те, що всі наступні дії – це гра. Гра частіше спостерігається у малюків, ніж у дорослих особин.

Лоїзос (Loizos, 1966) зробила спробу охарактеризувати гру в структурному плані. Ця дослідниця відмічає, що гра в більшості випадків пов'язана з перебудовою стереотипних послідовностей рухів, які спостерігаються у дорослих особин, наприклад, при ловлі здобичі чи статевій активності. Такі перебудови можна поділити на 6 типів:

1) змінюється послідовність рухів при грі чи послідовність рухів не завершується;

- садки без інтромісії у малят макак-резусів;

- короткий галоп, зупинка та повернення галопом назад у лошат;

- у чорного тхора в агресивних іграх відсутні 4 агоністичні реакції: дві крайні форми нападу (“умервщлення укусом в потилицю” та “атака з бокової стійки”) та два крайніх види реакції страху (“загроза з оборонної стійки” та “вереск”) (1938).

2) окремі рухові акти, що входять у певну послідовність, можуть бути перебільшені (кошеня “лякає” хазяїна – спина вигнута дугою).

3) деякі рухи, що входять у послідовність, можуть багаторазово повторюватися.

4) нормальна послідовність може залишатись не завершеною (тобто, закінчиться раніше, ніж завжди) в результаті переходу до сторонніх дій.

Ігрова поведінка легко переривається іншими видами активності (наприклад, може зараз же перерватися в результаті голоду чи переляку).

5) деякі рухи можуть бути й перебільшені, й багатократно повторені.

6) окремі рухи, що входять у послідовність, можуть залишатись не завершеними.

Крім цього можуть змішуватись акти, звичайно пов'язані з зовсім різною мотивацією.

У деяких видів тварин перед початком гри подаються певні сигнали, що вказують на специфічний характер цієї поведінки (“ігрова міміка” у макак-резусів, припадання на груди та передні лапи у собак та котів).

У вищих ссавців гру молодих тварин часто розпочинає доросла тварина. Левиця, помахуючи хвостом, підштовхує левенят до гри з нею, самки шимпанзе лоскочуть малят, перевертають, кусають не по-справжньому.

У деяких особин можуть випадково виробитись нові рухи, специфічні для ігрової ситуації, які не мають функціонального значення поза грою. Наприклад, у Ейбл-Ейбесфельдта був ручний борсук, що навчився робити сальто. Або, у однієї свійської кішки породи класичний перс в ігровій поведінці виробилися колові рухи піднятої різко вгору голови. Тобто фактори, що контролюють ігрову поведінку, ще далеко не з'ясовані, і, без сумніву, досить складні.

Висловлювалося багато думок щодо ролі гри в житті тварин. Оскільки гра особливо характерна для малят ссавців, більшість дослідників вважають, що вона має якесь значення для розвитку нормальної поведінки дорослих особин.

Гра, можливо, дозволяє малюкам практикуватися у виконанні рухових актів і суспільних взаємодій, які будуть необхідні у дорослому віці, та удосконалювати їх. Вона є, без сумніву, тренуванням та збагачує інформацію особини про оточуюче середовище.

Дослідження гри досить важкі, але вкрай необхідні для вивчення повного спектру поведінки диких та свійських тварин.

ВИКОРИСТАННЯ ЗНАРЯДЬ

Знаряддева діяльність – особлива категорія індивідуальної поведінки, коли одні предмети довкілля використовуються для впливу на інші в якості засобів, що підвищують ефективність поведінки в певному сегменті життєдіяльності чи, навіть, рівень всієї поведінки в цілому (Фабрі, 1980). Це, безперечно, важлива категорія поведінки, особливо в зв'язку з

проблемою розумової діяльності тварин. Однак вона не настільки універсальна, як попередньо зазначені форми, тому що досить незначна кількість видів тварин та й у доволі обмежених ситуаціях використовують знаряддя.

Існує багато фактів, які наводять приклади знаряддєвих дій тварин в природних умовах. Найрізноманітніші тварини використовують знаряддя в різних ситуаціях: для добування їжі, захисту тощо.

Огляд використання знарядь, пов'язане з живленням провів Елкок (Alcock, 1972). Він пропонує таке визначення:

«Використання знарядь полягає в маніпуляціях з якимось неживим предметом, що створений поза організмом даної тварини та підвищує ефективність його дій, направлених на зміну розташування чи форми якогось іншого предмету». Тобто, взаємодія особин між собою чи ловля здобичі за допомогою павутини не є «використання знарядь».

У багатьох випадках знаряддєва діяльність у тварин може виявлятися як розумне рішення в новій ситуації або формуватися як повсякденна навичка за рахунок навчання та наслідування. Але нерідко знаряддєві дії входять до складу звичайного видоспецифічного репертуару поведінки окремих видів тварин.

Наведемо деякі приклади: видра використовує камені для розкривання черепашок молюсків, шимпанзе застосовує палички для чистки зубів. Риби-бризкуни спрямовують потужні струмені води на жертву, яка знаходиться на суші, щоб скинути її у воду. Різні види птахів (дарвінові в'юрки) використовують голки кактусів, гілочки для вилучення комах з-під кори чи інших недоступних місць. При цьому це основний спосіб добування їжі, характерний для будь-якого представника виду. Дятлові в'юрки вже в ранньому віці, відразу після вильоту з гнізда, починають маніпулювати прутиками, поступово вдосконалюючи техніку їх застосування для добування личинок. Цікаво, що в'юрки використовують не тільки готові гілочки та голки, але й можуть обробляти їх, надаючи потрібної форми: вкорочувати, відламувати бічні пагони. Тобто, їхня поведінка зовні повністю співставна з поведінкою шимпанзе, які відповідним чином готують прутики для здобування термітів з термітників. Деякі птахи розбивають яйця інших птахів, скидаючи на них каміння, або деякі хижі птахи кидають черепах зі значної висоти, щоб зруйнувати їхній міцний панцир.

Джейн Ван-Лавік-Гуддолл (1967) описує у шимпанзе 2 цікавих випадки виготовлення знарядь (обробки предметів, які потім використовувались як знаряддя): 1) гілки або стебла рослин тварини спочатку очищають від бічних гілочок, а потім вводять у гнізда термітів; 2) шимпанзе жують листя, зминають їх у комки та використовують як губку для добування з дупел дерев води для пиття. Інший приклад, який також стосується певної популяції шимпанзе – використання зразу трьох камінців різного розміру для розлущування твердих їстівних плодів. Цій маніпуляції окремі особини навчаються не одразу, іноді протягом 3-х та більше років. Існує багато фактів, які наводять приклади знаряддєвих дій тварин в природних умовах. Наприклад, шимпанзе, який побоювався брати банан безпосередньо з рук Д. Гуддолл (1992), що намагалася його підгодувати, використав довге стебло рослини, яким вибив плід з рук дослідниці. Знаряддєві дії у шимпанзе можуть бути не тільки виявленням розумової діяльності, але й у багатьох випадках – результатом навчання та наслідування.

Приклади знаряддєвих дій тварин різних видів у природі та в умовах експерименту

Інстинкти	«Інсайт»	Навчання та традиції
<p>Дятлові вюрки: здобування комах за допомогою гілочок</p> <p>Каліфорнійські калани: розбивання черепашок камінням</p> <p>Новокаледонські галки: виготовлення «гачків» для ловлі комах</p>	<p>Шимпанзе:</p> <ul style="list-style-type: none"> • побудова веж; • загроза каністрами; • застосування палиць; • втеча з кліток; • гасіння вогню <p>Сойки:</p> <ul style="list-style-type: none"> • виготовлення паперових «джгутів» для діставання їжі 	<p>Шимпанзе:</p> <ul style="list-style-type: none"> • «вудіння» термітів; • Розбивання горіхів каменями на ковадлі; <p>Макаки:</p> <ul style="list-style-type: none"> • мийники картоплі; • крабоїди

Як видно з таблиці, в основі подібних за зовнішніми проявами поведінкових актів можуть лежати різні механізми – інстинкт (виконання видоспецифічної програми), навчання («інсайт», екстрене рішення в новій ситуації), розум (навчання методом проб та помилок). Тому, певний вияв знаряддевої діяльності може бути віднесений до актів мислення лише після докладного аналізу.

БІОЛОГІЧНІ РИТМИ

Організація поведінки в часі – найвражаюча особливість поведінки.

Суворі циклічність, що спостерігається в поведінці майже всіх видів тварин, дозволяє передбачати, коли з'явиться та чи інша її форма.

Часові масштаби біологічних ритмів можуть бути зовсім різними. Існують річні цикли, припливні цикли, цикли живлення, естральні та менструальні цикли.

Тому, по суті, етологію можна розглядати як вивчення ритмів, що лежать в основі різних форм поведінки в різний час та факторів, що регулюють ці ритми.

Добре вивчені ритми, періодичність яких приблизно доба. Такі ритми називаються циркадними (лат. *circa* – біля, *dies* – день). Поведінка багатьох птахів та ссавців у великій мірі залежить від цих ритмів - денні види вночі сплять, активні при денному світлі; нічні види активні вночі, а вдень сплять; присмеркові види активні на світанку чи (і) в надвечір'я.

Для вивчення циркадних ритмів у лабораторних умовах часто використовують біг у колесі, який легко оцінити кількісно. Тварину поміщають всередину невеликого колеса, що закріплене на горизонтальній осі. До колеса приєднана клітка – тварина може вільно входити в колесо й виходити з нього.

Періодичний зовнішній стимул, з яким синхронізований біологічний ритм, називають «датчиком часу» або «синхронізатором».

Екзогенний ритм пов'язаний з якимось періодичним процесом, що відбувається в зовнішньому середовищі (чергування світла і темряви).

Одна з проблем у вивченні циркадних ритмів полягає в тому, щоб встановити, чи є всі вони екзогенними, чи ендогенними (для підтримання яких не потрібно ні яких регуляторних зовнішніх стимулів).

Для виявлення ендогенності ритму тварин звичайно утримують в умовах безперервного освітлення або постійної темряви, реструючи при цьому їх активність чи інші ритми. В таких умовах у багатьох тварин спостерігаються продовження звичайних для них періодичних коливань активності, хоча цикли можуть бути довші чи коротші за добу.

Згідно “правила Ашофа”, напрям та ступінь такого відхилення від суворого 24-и годинного ритму залежить від інтенсивності освітлення, та від того, в який час активна досліджувана тварина в природних умовах – вдень чи вночі (звичайно, існують відхилення від цього привила).

Лекція №3

Репродуктивна поведінка

План

- 1.Поняття про “ключові” подразники або релізери.
- 2.Поведінка під час залицяння.
- 3.Парування у тварин.
- 4.Особливості батьківської поведінки.
- 5.Онтогенез батьківської поведінки.

ПУСКОВІ МЕХАНІЗМИ ПОВЕДІНКИ

Піонери етології, К. Лоренц і Н.Тінберген, вважали, що ефективніше вивчати поведінку тварин у природних умовах. І там, де це можливо, віддавати перевагу дослідженням, спостереженням у лісі чи в полі, а не в лабораторіях.

Проводячи і польові, й лабораторні дослідження, Лоренц зрозумів, що тварина в природі реагує не на окремі подразники (стимули), а на об’єкти (тобто реакція відбувається не на промінь світла, не на ізольований звук певного тону і не на запах хімічно чистої речовини).

Наведемо приклад із класичним об’єктом етології – рибою колючкою.

У період нересту самець колючки одягає шлюбне вбрання - черевце його стає яскраво-червоного кольору. У цей час він відганяє або нападає на кожного іншого самця свого виду, який потрапив на його територію. Як же він сприймає іншого самця: як червону пляму, чи як просто червоний колір?

Прості, але дуже витончені досліди показали, що самець реагує на довгастий предмет, червоний знизу. Зовсім необов’язково, щоб цей предмет у деталях відтворював форму риби: достатньо шматочка пластиліну, що нагадує за формою веретено і забарвлене в червоний колір знизу, щоб викликати напад самця.

Тобто такий довгастий предмет, забарвлений в червоний колір, за термінологією етологів, є релізером (від англ. release, звільняти, випускати), або “ключовим”, запускаючим подразником територіальної поведінки.

У червні в нашій місцевості починають з’являтися метелики семели (*Hipparchia semele*). Бурого кольору, з двома вічками на передньому крилі, вони літають навколо квітів, висисаючи нектар.

Самець, одержавши достатньо їжі, сідає на який-небудь горбик та чекає на самку, щоб до неї позалицятися. Очікування може тривати досить довго, але коли йому увірветься терпець, починає ганяти за пролітаючими поблизу пташками і навіть за падаючими листочками.

У цей час його можна дуже легко привабити паперовою моделлю, що імітує самку. Чим темніше вона за кольором, тим завзятіше ганяється за нею самець. Таким же чином впливає на самців і розмір самки (найбажаніша - в 4 рази більша за справжню самку).

Для пташенят сріблястого мартина релізером є яскраво-червона пляма на кінці жовтого піддзьобка дорослого птаха. Саме він викликає харчову поведінку пташенят. Таку ж поведінку спонукає і зовсім червоний дзьоб, його великі розміри не бентежать малят.

Організм тварини не завжди виявляє готовність реагувати, тому важливо оцінити його здатність до реакції. Для цього тварині показують, “пред’являють” вже відомий релізер, що відіграє роль еталона. Після цього вже неважко оцінити здатність іншого релізера викликати ту чи іншу реакцію у певного організму. Цей прийом носить назву метод подвійного порівняння.

ЗАЛИЦЯННЯ У ТВАРИН

Функція залицяння полягає в тому, щоб звести разом двох тварин різної статі в умовах, які забезпечать велику ймовірність успішного парування.

При церемоніях, які передують паруванню, тварини наполегливо демонструють партнерові частини тіла, кольорові плями, характерні для даної статі, причому це іноді нагадує справжній танець.

Англійці називають це «display», чому найбільш всього відповідає слово демонстрація, ритуал, пов’язаний з демонстрацією, що складається з послідовних елементів, порядок (чергування) яких незмінний, хоча іноді деякі фрагменти церемоній можуть бути значно редуковані.

Для успішного розмноження велике значення мають терміни готовності до певних форм шлюбної поведінки. При паруванні як самці, так і самки повинні знаходитись у належному (відповідному) фізіологічному та мотиваційному стані.

Це досягається синхронізацією циклів, яку забезпечують взаємодія зовнішніх стимулів та поведінки самих партнерів.

Представники класичної етології вказували, що деякі форми лицяння містять елементи конфлікту нерідко з тієї причини, що перша реакція особини на появу поряд іншої особини може бути агресивною.

Системи шлюбних стосунків помітно відрізняються у різних видів. Ряд видів (лебеді, гуси) – справжні моногами, тобто обирають собі партнера на все життя. Деякі перелітні птахи утворюють пару лише на один сезон. У деяких приматів спостерігається послідовна полігамія (тобто утворення пар з декількома партнерами в різний час, протягом певного періоду з кожним із них). При одночасній полігамії одна особина буває пов’язана шлюбними стосунками одночасно з декількома особами іншої статі.

Для багатьох видів ссавці, вірогідно, характерні зовсім хаотичні (невпорядковані) статеві стосунки – тобто копуляція з багатьма різними партнерами при повній відсутності пар.

Наведемо приклади залицяння у різних видів:

ЧЛЕНИСТОНОГІ. Первинне виявлення (знаходження) особини протилежної статі найчастіше відбувається за допомогою нюху. Самці *Bombus* тогі (тутовивого шовкопряду) надзвичайно чутливі до бомбіколу – статевого атрактанту, що виділяється самкою. Він приваблює самця на дуже великих відстанях (1 молекула викликає нервовий імпульс у рецепторній клітині).

Цвіркуни видають різноманітні звуки, що приваблюють самок. Нерідко зустрічаються і зорові сигнали. Самець вблячого краба (*Uca*) виконує при залицянні видоспецифічні ритуальні “ запрошуючі “ рухи своєю збільшеною клешнею.

До найбільш ефективних зорових демонстрацій відносять шлюбні сигнали світляків. Літаючи над полями чи лісами, самці виробляють спалахи світла, що мають жорстко видоспецифічний характер. Самки реагують на сигнали самця свого виду відповідним

коротким спалахом. Латентний період та безпосередньо сам сигнал характерні для кожного виду, а також залежать від температури середовища. Самець відповідає на сигнал самки, все більше наближуючись до неї, і пара продовжує обмінюватися сигналами до тих пір, поки самець не опускається і не парується з самкою. Досвідчений спостерігач може привабити самця, імітуючи за допомогою мініатюрного ліхтарика реакцію самки у відповідь на спалахи самця.

РИБИ. Колючки до періоду розмноження живуть зграйкою. Але в шлюбний період самці усамітнюються і починають підшукувати територію для будівництва гнізда. У цей час їхні очі стають синіми та блискучими, спинка з бурої перетворюється на зеленкувату, а черевце червоніє. Коли інший самець наближається до зайнятої території, хазяїн починає погрожувати, відлякувати прибульця.

“Загрозлива поза” колючки дуже виразна - спинні плавці підіймаються, рот відкривається начебто для того, щоб вкусити, тіло повернуте головою донизу у вертикальному положенні. Самець здійснює кидки, начебто хоче заритися в пісок. Звичайно чужак відпливає.

Далі самець починає будувати гніздо. У цей час його вбрання стає ще більш яскравим. Він активно плаває по території в пошуках самки, яка набуває яскраво-сріблястого забарвлення, а її черевце роздуте від ікри. Самки тримаються зграйками та часто пропливають мимо території самців. Якщо самець готовий до парування, він виконує своєрідний танок. Самець заганяє самку в гніздо, де вона відкладає ікру. Після цього самець її запліднює, втрачає інтерес до партнерки та виганяє її зі своєї території.

АМФІБІЇ ТА РЕПТИЛІЇ. Самці жаби-бугая займають певні території, звідки їх голосний хор добре чути самкам. Самці квакші *Нула arborea* голосно вокалізують, сидячі у кроні дерева на гілці. Більшість видів крокодилів під час шлюбного періоду видають голосний ревіння.

У ящірок *Anolis carolinensis* є шлюбний ритуал, який добре відомий американцям, що мають земельні ділянки біля будинку. Самець підстрибує вгору в певному ритмі, виставляючи напоказ яскраво-червоний горловий мішок.

У більшості видів змій у процесі лицяння головну роль відіграє тактильна стимуляція самок та нюхова стимуляція самця.

У ПТАХІВ напрочуд яскрава шлюбна поведінка. Найулюбленіші об'єкти етологів для вивчення такої поведінки птахів - пірникози, мартини, чаплі, журавлі, павичі. К. Лоренц досконало вивчив та докладно описав поведінку качки- крижня.

Спів птахів має 2 головні функції – привабити самок і відігнати самців зі своєї території.

ССАВЦІ. Деякі форми шлюбної поведінки ссавців були вивчені Юер (1968). На її думку, важливу роль у стимуляції такої поведінки у багатьох видів відіграє нюх.

Широко розповсюджені у ссавців такі дії, як дослідження аногенітальної області партнера та обнюхування сечових міток. У багатьох видів самці, відчувши запах самки, виявляють реакцію Флемена: витягують вперед шию та піднімають верхню губу. Ця реакція, скоріш за все, полегшує сприйняття запаху, ніж є демонстрацією.

Самки ссавців нерідко підштовхують самця до садки, іноді наближуючись до нього, обнюхуючи та облизуючи його, а іноді - тікаючи від нього. У багатьох випадках ці втечі допомагають самкам залучити самців до парування, а не призначені для того, щоб дійсно втекти.

У дельфінів-афалін ритуал залицяння включає вокалізацію, покусування партнера, обнюхування його статевих органів, тертя один об одного, погладжування плавцями, демонстрування білої нижньої поверхні тіла, стрибків, гонитви один за одним, “бодання”.

ПАНУВАННЯ

Шлюбна поведінка завершується актом копуляції, що забезпечує запліднення яєць. Форми копуляції такі ж різноманітні, як і форми залицяння. Запліднення у тварин, нагадуємо, може бути як зовнішнім, так і внутрішнім.

ЧЛЕНИСТОНОГІ. У багатьох видів сперма запакована у сперматофори - сумки, або мішечки із спермою. У кліщів, псевдоскорпіонів, багатоніжок, ногохвосток самець залишає сперматофор на субстраті, а пізніше самка його підбирає, після чого і відбувається запліднення. При цьому самець і самка можуть ніколи не зустрітися. У мечехвоста запліднення зовнішнє - самець *Limulus* прикріплюється до самки ззаду і залишається до тих пір, поки вона не відкладе в пісок яйця, які він осіменяє.

Для заохочування залицяння та парування тварини використовують виділення невеликих доз хімічних речовин, які викликають специфічну фізіологічну та поведінкову реакцію у особин протилежної статі того ж виду.

Ці речовини називаються феромонами. Це леткі сполуки з невеликою молекулярною масою. Феромони продукуються статевими, анальними та іншими залозами, а сприймаються за допомогою хеморецепторів. Вони використовуються тваринами для передачі різної інформації (про стать, вік, фазу статевого циклу, настрої тощо). Багато з них діють як природні атрактанти (приваблювачі). Першим серед атрактантів був ідентифікований цибетон (виділяється африканською циветтою) та мускон (виділяється кабаргою). Обидві речовини є секретами анальних залоз самки та використовуються в парфумерній промисловості.

Кобили, корови, суки під час течки виділяють феромони. Вони не сприймаються нюховим епітелієм людини, але добре вловлюються самцями тих же видів.

Бомбікол – феромон, який виділяється вивернутою залозою на кінчику черевця незаплідненої самки тутового шовкопряду, активно приваблює самця того ж виду.

Зараз широко застосовуються феромонні ловушки. Для боротьби з непарним шовкопрядом штучно поширюють у повітрі феромон джиплур, що приваблює самців, які можуть бути відловлені за допомогою спеціальних пристроїв. При цьому різко зменшується кількість особин у популяції шкідника, так як спіймані самці вже не можуть паруватися і давати приплід.

Більшість наземних членистоногих мають різноманітні придатки, які допомагають вводити сперматофори безпосередньо в тіло самки для внутрішнього запліднення.

РИБИ. Запліднення найчастіше зовнішнє, але може бути внутрішнім. Представники родини Anabantidae (гурами, півники) будують гнізда біля поверхні води із пухирців повітря та секрету. Нерест іде безпосередньо під гніздом. Яйцеклітини та сперматозоїди викидаються одночасно та запліднюються в той момент, коли випливають з гнізда.

Гуппі, меченосці, гамбузія мають внутрішнє запліднення: сперма вводиться в тіло самки гоноподієм (видозміненим анальним плавцем). Самець акули-няньки, хапаючи самку за задній край одного з її грудних плавців, повертає її на спину та вводить у неї птеригоподії (спеціалізовані копулятивні органи, що є видозміненими анальними плавцями).

АМФІБІЇ, РЕПТИЛІЇ. У хвостатих амфібій відбувається внутрішнє запліднення, після того як самка захоплює відкладений самцем сперматофор. У деяких видів – зовнішнє запліднення або партеногенез.

Більшість жаб та ропух мають зовнішнє запліднення, яке відбувається по мірі відкладання яєць. У хвостатих жаб, що мають копулятивний орган, у африканських живородних жаб при паруванні клоаки партнерів доторкаються одна до одної.

Як правило, статевозріла жаба направляється до самця, що видає закличні звуки. Самець охоплює самку певним способом (“амплексус”), яйце виходить назовні та запліднюються в декілька прийомів. Якщо самець охопив за спину іншого самця або самку, що вже відклала ікру, то такий помилково обраний партнер видає особливий звук, після чого його відпускають.

У рептилій – внутрішнє запліднення за допомогою копулятивного органу.

У **птахів** на відміну від різноманітної шлюбної поведінки, відбувається більш – менш однотипна копуляція. У більшості видів копулятивного органу немає, так що сперма переноситься безпосередньо з клоаки самця в клоаку самки. При цьому самець захоплює дзьобом пір'я на шиї самки, залазить їй на спину та намагається доторкнутися клоакою до клоаки самки.

У **ссавців** найкраще вивчена копулятивна поведінка на лабораторних лініях сірого пацюка *Rattus norvegicus*. Готові до парування самці та самки починають ритуал лицяння: обнюхування, провокації зі сторони самки. Далі самець починає переслідувати самку-втікачку. Коли він наздоганяє її, то залазить на неї. Самка приймає стереотипну позу, що називається “лордозом”: її голова та задня частина тіла припідняті, спина прогнута, хвіст відведений вбік.

Звичайно спостерігається *2 типи копуляції*. Копуляції першого типу називаються “інтромісіями”. Вони полягають у тому, що самець вводить пеніс у піхву самки приблизно на ¼ секунди, а потім швидко злазить з самки.

Перед введенням пенісу самець може зробити декілька поштовхів тазом, але внутріпіхвових поштовхів не відбувається. Приблизно після десяти таких коротких інтромісій, що слідує одна за одною з хвилинними інтервалами, самець переходить до поведінки іншого типу, яка називається еякуляцією.

При еякуляції самець робить конвульсивні поштовхи пенісом і охоплює самку на декілька секунд перед тим, як злізти з неї, після чого приймає стереотипну вертикальну позу.

Повний комплект інтромісій, що завершується еякуляцією, називається “серією”.

Еякуляція і, відповідно, внесення сперми ніколи не відбувається без попередніх інтромісій. Після еякуляції статева активність тимчасово припиняється; приблизно через 5 хвилин вона відновлюється та починається 2 серія.

Звичайно пацюки проводять приблизно 7 таких серій, перед тим як наступає задоволення. Ознакою задоволення є відсутність спроб інтромісій протягом 30 хвилин.

У деяких інших ссавців копуляція йде по іншому типу. В основі класифікації копулятивної поведінки тварин (за Дьюсбері Д.) лежать 4 критерії:

- виникає чи ні під час копуляції “**скліщення**” (механічного утримання пенісу у піхві);
- відбуваються чи ні внутріпіхвові поштовхи пенісу;
- необхідні чи ні для еякуляції попередні багатократні інтромісії;
- відбуваються чи ні повторні еякуляції в одному епізоді.

Ця схема допускає 2⁴, тобто 16 типів копулятивної поведінки.

РЕЗУЛЬТАТИ ПАРУВАННЯ

Головний наслідок парування - розвиток запліднених яєць. У яйцеклітинах тварин запліднені яйця розвиваються поза організмом матері. У самому яйці містяться поживні речовини, необхідні для розвитку зародка.

Яйцеживородні види народжують живих нащадків, які розвиваються з яєць, що утворилися в організмі батьківської особини, але поживні речовини зародок отримує з яйця (змій, риби).

Живородні форми: зародок розвивається в статевих шляхах самки та одержує поживні речовини з її організму.

У деяких ссавців для запліднення недостатньо одного тільки переносу сперми від самця до самки. Необхідно ще викликати у самки ряд нейро-ендокринних реакцій. У самок цілої групи ссавців овуляція відбувається тільки після парування. Якщо самець проявляє слабку копулятивну активність, то овуляції та запліднення не відбувається, хоча життєздатна сперма потрапляє в статеві шляхи самки.

У лабораторних пацюків та інших гризунів овуляція спонтанна, але копулятивна активність самця визначає імплантацію заплідненого яйця.

У багатьох видів існує механізм, який дозволяє нейтралізувати результати попередніх парувань та зменшити вірогідність того, що після них з цією самкою будуть паруватись інші самці (тривала копуляція, ведення в статеві шляхи самки “корку”; охорона самки після парування; введення із спермою особливих речовин, що пригнічують реактивність самки та тим самим запобігають її парування з іншим самцем).

ТУРБОТА ПРО ПОТОМСТВО

Багато видів виявляє в тій чи іншій формі турботу про відкладені яйця чи про молодь (або про те та інше).

Членистоногі. У деяких видів ракоподібних яйця знаходяться у виводкових сумках чи виводкових камерах.

Активної турботи про них батьки не виявляють.

Деякі види ос забезпечують своїх личинок їжею, але заповнюють нею гнізда лише до відкладання яєць.

Тільки у гуртових (суспільних комах) колонія (сім'я) турбується про потомство аж до досягнення ними зрілості (бджоли, мурашки)

Риби. У яйцекладних видів відкладення ікри у зручному місці – один із способів забезпечити її успішний розвиток. Деякі види будують гнізда (півники – гніздо з пухирців повітря; сонячна риба – відкладає ікру у круглі ямки у субстраті; каналний сомик - риє нірку у вигляді тунелю).

Ряд видів (деякі соми, теляпія) виношують ікру у ротовій порожнині. У морських коників, риби - голки самка поміщає ікру у спеціальні виводкові сумки на черевці самця. Сонячна риба активно захищає свою молодь; малята теляпії ховаються у ротовій порожнині самця.

Амфібії та рептилії.

Деякі види жаб та ропух виношують ікру на спині: у сурінамської піпи – яйця розвивається у спеціалізованих шкірястих складках на спині самки; у жаби-повитухи - яйця виношує самець.

Деякі змії обвивають кладку яєць своїм тілом, щоб не допустити їх охолодження .

Крокодили риють ямки або будують купки з рослинного чи іншого матеріалу для відкладання яєць.

Але справжня батьківська поведінка у амфібій та рептилій виявляється вкрай рідко (тільки алігатори активно захищають як свої гнізда, так і своє потомство).

БАТЬКІВСЬКА ПОВЕДІНКА У ПТАХІВ

Досліджено, що відкладання яєць викликається якимось активним компонентом гормонів задньої долі гіпофізу (ін'єкція препарату цієї залози за 20 годин до початку відкладання яєць примушувала птахів терміново починати відкладання яєць).

На відкладання яєць впливають також і деякі зовнішні подразники - релізери. На першому місці – світло (а точніше тривалість світлового дня). Далі - зовнішній вигляд самця та його шлюбна поведінка (ізолювана самка голуба не починає відкладання яєць, поки не побачить хоча б через скло інших голубів: самця (більша кількість яєць) чи самку). Такий же результат спостерігається у ластівок, шпаків, чижів. Таким же чином діють і звуки, що видаються іншими особинами свого виду. Стимулюючу дію має також і матеріал для будівництва гнізда. Ткачики починають будівництво гнізда тільки тоді, коли їх забезпечити пучечком зеленої трави. Яйця у самок розвиваються тоді, коли вони бачать самця, який маніпулює цим будівельним матеріалом.

Такий релізер, як вигляд яєць, що лежать у гнізді, може призупинити відкладання яєць.

Деякі види (звичайний мартин) не відрізняють своїх яєць від муляжів та яєць птахів інших видів. Для них релізер насиджування яєць - довільний предмет. Як би він не виглядав, аби знаходився в гнізді.

Реготун відрізняє свої яйця від муляжів, схожих на них за забарвленням та формою, але не від яєць іншого мартина.

Садова кропив'янка (*Sylvia borin*) висиджує яйця іншої кропив'янки - завирушки, підкинуті до її гнізда, але яєць повинно бути стільки ж, скільки вона відкладає сама.

Паразитичні види птахів (зозуля, воловий птах) не виявляють турботи про потомство. Свої яйця вони відкладають у гнізда птахів інших видів. Великі розміри яєць забезпечують найбільші шанси на те, що інші птахи будуть турбуватися про них. Тривалість насиджування яєць зозулі набагато менша, ніж яєць птаха-господаря, тому пташеня, що вилупилося скоріше, викидає пташенят виду-хазяїна.

Насиджуванням кладки переймається або одна самка, або тільки самець, або обое батьків почергово.

Насиджування починається в різний час: у одних - після появи першого яйця, а у інших - після відкладання останнього яйця.

ССАВЦІ

У них турбота про потомство досягає високого рівня. Деякі види будують гнізда, головним чином, при наближенні часу пологів, тоді як інші тварини в цей час будують нові, більш просторі або більш складні гнізда.

Пологи. Самки різних видів народжують малят у різноманітних позах (положеннях): стоячи, сидячи чи лежачи на спині (кенгуру)

Процес пологів підрозділяють на 4 етапи:

- період скорочення матки;
- період розкриття шийки;
- період вигнання плоду;
- плацентарний період.

Час доби, коли народжуються малята, різний у різних видів ссавців (видоспецифічна ознака). Пологи відбуваються в гнізді або в укритті. Під час пологів самки дуже інтенсивно вилизують ано-генітальну область при кожному скороченні матки. При подальшому скороченні матки самка енергійно рухається (напружується, припадає до землі, вигинається тощо).

У деяких видів (макаки-резус) самка допомагає малюку з'явитися на світ енергійними потугами або смикаючи за пуповину.

Деякі ссавці - верблюди, ластоногі - зовсім не вилизують ні дітей, ні послід.

Травоїдні поїдають плаценту (кролики, морські свинки).

Годівля. Після пологів мати годує малят молоком. Виділяють 3 стадії взаємодії матері та маляти:

1. Наближення матері - ініціатива годівлі йде від матері, яка наближається до дітей. Самка приймає характерну типову позу. Жуйні - годують малят стоячи, ламантини годують малят під водою, хижі – лежачи (кицька при годівлі лягає біля кошенят та вигинає тіло). У кошенят виробляється певне положення тіла під час смоктання - кожне кошеня "знає" свій сосок.

2. Взаємне наближення - малята стають більш активними. Чергова годівля може розпочатися як з ініціативи матері, так і з ініціативи кошенят.

3. Наближення маляти - годівля розпочинається з ініціативи маляти. Але самка все рідше дозволяє йому робити це, тікаючи чи притискуючись черевом до субстрату.

Період вигодовування молоком різний за тривалістю у різноманітних ссавців.

Гризуні годують своїх малят 14 - 15 днів, морський лев - 1 рік.

Різнманітний за тривалістю і час, який мати проводить з дитиною: кицька майже не розлучається з кошенятами; кролиця та зайчиха залишається з малюками тільки під час годівлі, самка тюленів залишається з малятами 3 дні, а потім на 3-10 днів залишає їх, пливучи в море.

Догляд за малятами спостерігається у більшості видів ссавців (турбота про чистоту хутра, стимуляція сечовиділення та дефекації).

Перетягування малят: звичайно самка переносить малят в зубах, на своєму животі, грудях чи спині. У зубах за живіт, загривок чи шкіру спини переносять малят гризуни, собачі, котяті.

Деревні тварини (лінивці) носять малят на животі, калани - також на животі над водою. Павіани - на животі, а після 5 тижнів - на спині.

Більшість ссавців захищає своїх малят по-різному. Самки можуть нікого не підпускати до дитини, створюючи навколо нього кільцеподібну "рухливу" територію (американський лось).

Самки оленів-вапіті ховають своїх малят у сховищі, відвертаючи увагу хижаків на себе.

Матері часто "навчають" своїх малят під час гри тому, що знадобиться їм у дорослому житті. Часто під час ігор, у період закінчення вигодовування молоком малят, самки можуть застосовувати покарання. Наприклад, у собак самка гарчить, гавкає, струшує цуценят, тримаючи їх за загривок чи притискуючи лапою.

Лекція № 4

Організація угруповань та суспільна поведінка

План

1. Поняття про соціоетологію.
2. Суть поняття "популяція".
3. Опис та класифікація соціальних систем.
4. Угруповання.
5. Ієрархічна структура популяції.
6. Сезонні перетворення соціальної структури та організації угруповань.

ЩО ТАКЕ «СОЦІОЕТОЛОГІЯ»

В останні 40 років в етології виник та розвивається напрям, що вивчає взаємозв'язки між аутоекологією виду, його популяційною екологією та соціальною поведінкою (тобто поведінкою, яка забезпечує взаємодію між особинами в популяції).

Ця галузь етології отримала назву "соціоетології" (Crook, 1970)

За Круком, соціоетологія поділяється на 3 взаємопов'язаних розділи:

- Соціоекологія (вивчає співвідношення між аутоекологією виду та етологічною структурою його популяцій);
- Соціодемографія (вивчає роль соціальної поведінки в динаміці чисельності популяцій);

• Соціальний добір (аналіз популяційної системи в цілому й тих її особливостей, які створюють умови для селективної смертності різних членів популяції) .

Що ми розуміємо під соціальною поведінкою? Це різноманітні поведінкові взаємодії між особинами, що входять до одного локального внутріпопуляційного угруповання.

Це поняття не потрібно ототожнювати з поняттям “внутрішньовидові стосунки” та “групова поведінка”.

Перше поняття набагато ширше, тому що описує не тільки безпосередні поведінкові взаємодії, але й інші досить опосередковані стосунки між особинами (наприклад, непрямі форми харчової конкуренції).

Поняття “групова поведінка”, навпаки, набагато вужче, ніж категорія соціальної поведінки, оскільки безпосередньо та функціонально важливі поведінкові контакти можуть мати місце між тваринами, не об’єднаними в групи, а тими, хто живе поодинокі чи у складі замкнених моногамних сімей.

Соціальна поведінка є об’єктом вивчення не тільки соціології, але й ще однієї молодшої дисципліни - соціобіології (її дата народження співпадає з датою виходу в 1975 році книги Е.Вільсона за однойменною назвою)

Але слід зазначити різні підходи до вирішення всіх проблем у соціології та соціобіології.

Соціологія була створена польовими зоологами (практиками), добре знайомими зі своїми об’єктами та вихованими на загальнобіологічних традиціях екологічного мислення.

В основу соціобіології були покладені формальні розрахунки математиків, які працювали в кабінетах чи лабораторіях. Своїм завданням соціобіологія поставила розшифрування шляхів становлення (еволюції) соціальної поведінки. Моделлю-аналогом популяції в теоретичних побудовах соціобіологів стала економіка цивілізованого суспільства, робочим апаратом - елементарні теореми математичної генетики.

Звідси й **3 головні** особливості соціобіологічних гіпотез та моделей:

- прагматизм у трактуванні функціонування біологічних систем;
- корпускулярність у поясненні об’єкта дослідження;
- аксиоматичність теоретичних побудов.

Повертаючись до соціології, нагадаємо, що її об’єктом є популяція, предметом - стосунки між складовими популяції (особинами) .

Три точки зору на зміст поняття “популяція”

Це поняття має досить широкий зміст. Для генетика класичної школи популяція - це, насамперед, “панміктична одиниця”, для етолога та еколога - “структурно-організаційна одиниця”.

Ці позиції, однак, не виключають одна одну (тобто цілком можливий їхній синтез).

Народження терміну “популяція” датується початком становлення генетики (Джохансен, 1903).

С.С. Четверіков (1926) займався вивченням популяційної генетики - об’єктом якої була “менделівська популяція” - сукупність особин, що населяють єдиний географічний ареал, володіють однаковим способом репродукції, характеризуються однаковими спадковими коливаннями та підлеглі однаковій дії добору.

У цьому змісті менделівська популяція є спільнотою вільно схрещуваних особин - внутрішньовидовою пакмінтичною коміркою (чарункою).

Другий напрямок у розвитку сучасних уявлень про популяцію пов’язаний з виникненням особливої гілки екології – популяційної екології. На думку Є.Макфедьєна (1965) її народження було стимульоване виходом у світ книги Ч.Елтона “Екологія тварин” (Elton, 1927), яка переключила увагу зоологів з вивчення окремих організмів на аналіз популяцій.

У цей час почалося вивчення нових параметрів популяції: рівень щільності населення, темпи народжуваності, кількісні співвідношення статевих та вікових груп, динаміка щільності

у просторі та часі (Одум, 1975) У популяційній екології було поставлено нове завдання - сконтурування природних популяцій та проведення кордонів між ними.

Популяція стала розглядатися як реальна просторова (хорологічна) внутрішньовидова одиниця.

Метою дослідників стало виявлення менделівських популяцій різних видів тварин і рослин в природних умовах; підрахунок чисельності складових, популяції індивідів, панміксії внутріменделівської популяції.

Деякі вчені (Шилов І.О ,1977, Наумов М.П., 1977) вважають пошуки кордонів популяції необґрунтованими.

Однак у своїх дослідженнях Е. Майр (1974) показує, що термін “популяція” в хорологічному контексті означає дві різні речі:

- це значна частина видового населення, що співпадає з ареалом;
- “локальна” популяція, що наближається за своїми властивостями до теоретичного значення панміктичної комірки.

Наприклад, популяція (в першому широкому розумінні терміна) горбиля *Cynoscion nebulosus* з акваторії Мексиканської затоки розпадається на 7 локальних популяцій, кожна з яких займає один із великих естуаріїв та відрізняється від інших специфікою сироваткових білків (Weinstein, Yarger, 1976). Специфіка білків пояснюється тим, що локальні популяції частково ізольовані одна від одної фізичними перешкодами.

У популяціях травневого хруща (*Melolontha hippocastani*) місцеві, географічні, популяції розділені на менші локальні популяції без їх фізичної ізоляції. На думку Новожинова (1972) причина їх самостійності полягає у внутрішніх властивостях самоорганізації.

Ця думка лежить в основі 3-ї точки зору на суть популяції: спільність особин (“популяція”) є в певній мірі ізольованою від інших подібних до неї спільнот не тільки і не стільки якимись зовнішніми перешкодами, скільки іншими специфічними внутрішніми інтегруючими механізмами.

Таким механізмом, на думку більшості фахівці, може бути:

1. Активна прихильність особин до певної ділянки місцевості і (або) до товариства інших членів даного локального угруповання;
2. Більш або менш виражений антагонізм між подібними угрупованнями.

Такі локальні угруповання, схрещування яких наближається до панміксії, не мають загальноживаної назви.

Їх називали “гамодемами”, “панміктичними одиницями”, “локальними менделівськими популяціями”. Однак, найчастіше для них використовують термін дем.

Наприклад, панміктичні комірки чисельністю від 10-до 75 особин, з яких складаються популяції хом’яків (*Peromyscus maniculatus*).

М.П. Наумов (1967) називає подібні комірки “парцеллами” або “парцеллярними угрупованнями”.

Таким чином, деми підтримують відносну самостійність всередині більших популяцій за рахунок внутрішніх інтегруючих механізмів. У той час, як зв’язок між демами підтримується обмеженими міграціями особин.

Саме такий генетичний та інформаційний зв’язок підтримує об’єднання демів у популяційній одиниці більш високого ієрархічного рангу: перш за все в локальній популяції.

Порівняно невелика кількість особин, що входить до складу дема, забезпечують стан соціальної передбачуваності для всіх видів чи більшості його членів.

При загрозованих порушеннях встановленої соціальної структури в дію вступають специфічні механізми зворотного зв’язку, які реалізуються через різні види соціальної поведінки та в найближчий термін повертають систему в її вихідний стан. Не виключено, що дем є елементарною мікроеволюційною коміркою. Тому що ступінь панміксії всередині дема та його відносна ізольованість від інших таких угруповань створюють умови для більш

швидкого перерозподілу генетичного матеріалу всередині дему та закріплення тих чи інших спадкових перетворень.

У популяції, поділеної на стійкі деми, поведінка індивідів іноді настільки пов'язана, що на думку приходиться аналогія з інтеграцією функцій всередині цілісного організму.

Концепція “суперорганізму” (Wheeler, 1911) висунута на основі вивчення високоінтегрованої поведінки особин у демах суспільних комах. Останні дослідження дійсно свідчать на користь того, що популяція більше нагадує організм, ніж якусь іншу з відомих нам фізичних систем.

У реальних популяціях циркулюють 2 якісно різних потоки інформації:

1. Генетична інформація.
2. Негенетична інформація.

Негенетичні інформаційні процеси в популяції реалізуються в формі поведінкових взаємодій між особинами та між їхніми угрупованнями.

Взаємодії здійснюються засобами соціальної поведінки.

У дослідженнях соціальної поведінки можна виділити 2 різних напрямки.

1-й - етологічний, концентрує увагу безпосередньо на механізмах комунікації, які найкраще вивчати на матеріалі взаємодії невеликої кількості особин.

Задача першого напрямку - всебічне вивчення сигнальних засобів спілкування (Панов, 1978).

2-й - виник на межі етології та популяційної екології. Вивчає ті інтегральні наслідки, до яких призводять процеси міжіндивідуального спілкування (Crook, 1970, Панов, 1975). Результати процесів міжіндивідуального спілкування полягають у формі видоспецифічної просторової та демографічної структури, яка може змінюватися у просторі та часі.

Зміни популяційної структури в часі можуть мати різну тривалість:

- Короткочасні перетворення - періодичні флуктуації чисельності й щільності. Більшість перетворень можуть мати характер правильних циклів.

- Довготривалі зміни демографічних характеристик, просторової структури та етологічних регуляторних механізмів переводять всю систему в іншу якість та виступають у ролі еволюційних перетворень.

КЛАСИФІКАЦІЯ СОЦІАЛЬНИХ СИСТЕМ

Стратифікація, контакти, взаємодії

Елементарною одиницею популяції звичайно є особина, що сама може належати до тієї чи іншої внутріпопуляційної страти. Ці страти виділяють за ознакою статі (у роздільностатевих організмів), за належністю до певної вікової групи чи групи за розміром (для видів з тривалими періодами розвитку), за онтогенетично обумовленими особливостями будови та функціональної ролі (у поліморфних суспільних комах); за фізіологічними та поведінковими ознаками (беруть чи не беруть участь у розмноженні, мають чи не мають свою територію).

Особини вступають в контакти одна з одною. Характер та результат цих контактів визначається належністю учасників до певної страти, характером їх мотиваційного стану в момент контакту.

Розглянемо як приклад контакт 2-х особин, що знаходяться в однаковому (як якісно, так і кількісно; як за направленістю, так і за інтенсивністю) мотиваційному стані. Є. Панов називає його симетричним контактом. Якщо поведінка учасників контакту визначається взаємним побоюванням, обидва намагаються збільшити дистанцію, що їх розділяє. Такі контакти ведуть до розосередження, тобто мають дезінтегруючий характер. Якщо обидва учасники контакту знаходяться в стані інтенсивної сексуальної мотивації, їх контакти призводять до зближення та формування найпростішого угруповання. Подібний результат

маємо, коли обидва учасники активно агресивні - відбувається зближення, яке може закінчитися бійкою.

Як бачимо, як мотивації неантагоністичного (“позитивного”), так і антагоністичного (“негативного”) характеру можуть мати інтегруючий ефект.

Симетричні антагоністичні контакти такої природи можуть бути не менш тривалими, ніж контакти неантагоністичної природи (сексуальні, наприклад).

Дж. Калхаун (1963), Є. Панов (1978) встановили, що самці *Rattus norvegicus* на відміну від самок активно шукають антагоністичних контактів.

Крім антагоністичних та неантагоністичних можна виділити нейтральні контакти. Наприклад, збереження індивідуальної дистанції між особинами в зграї –типовий симетричний нейтральний контакт.

Але найчастіше контакт між особинами є асиметричним. Це обумовлюється різною якістю мотиваційних станів безпосередніх учасників контакту.

Серед асиметричних контактів важко виділити чітко антагоністичні, неантагоністичні чи нейтральні. Логічніше їх поділити на інтегруючі (які призводять до концентрації особин та утворенню угруповань) та дезінтегруючі (ті, що сприяють розосередженню) контакти.

Якщо вважати контакт між особинами елементарним структурним зв'язком, то серія контактів призводить до взаємодії. Межа між цими поняттями досить умовна.

Однак взаємодія передбачає більш тривалі зв'язки, які можуть бути не тільки прямими, але й опосередкованими.

Контакти майже завжди антагоністичні (та дезінтегруючі), тоді як взаємодії звичайно мають скоріше інтегративний характер, не зважаючи на те, що майже завжди включають у себе контакти антагоністичної природи.

Найчастіше тривалу взаємодію можна розділити на окремі *фази*, кожна з яких має в цілому антагоністичний чи неантагоністичний характер.

Наприклад, взаємодія самця й самки, яка веде до утворення пари чи копуляції, як правило, включає в себе фази взаємної чи односторонньої агресивності (Aleksander, 1962, Nelson, 1967, McManus, 1970, Панов, 1978).

Інтегральні взаємодії (за Є. Пановим) можна класифікувати на наступні 9 типів:

1. Кон'юнктивні (від лат. – об'єднання) неперсоніфіковані.

Складаються з контактів переважно неантагоністичних та нейтральних, які виникають на основі спільного використання особинами певних локальних ресурсів (зручної території, водопою, багатих кормів, зручних сховищ). Об'єднання такого роду звичайно виникають за ознакою подібності, еквіпотенційності.

Ці обставини (подібність, еквіпотенційність, неперсоніфікація) обумовлюють зворотність та непередбачуваність результату взаємодії. Через це маловірогідна диференціація функцій і встановлення фіксованих ролей (виявлення лідера, тощо). Таким чином, для неперсоніфікованих стосунків притаманна однонаправленість поведінки її учасників (синхронізація рухової та кормової активності, міграційні ефекти, тощо).

2. Сексуальні епізодичні взаємодії.

За характером схрещувань у популяції (протягом одного річного циклу) можна виділити такі типи:

А. Проміскуїтетний - особина кожної статі парується більше ніж з одним представником протилежної статі.

Б. Полігінічний - самка парується з одним самцем, кожний самець - з декількома самками.

В. Поліандричний - кожний самець парується з однією самкою, кожна самка - з кількома самцями.

Г. Моногінічний - характерний для багатьох видів суспільних комах, у яких всі самці паруються з єдиною самкою - царицею.

3. Первинносімейні взаємодії.

В основі лежить турбота про потомство зі сторони одного з батьків:

А. 3 молоддю контактує тільки самка:

- до набуття нащадками самостійності
- до набуття нащадками статевої зрілості

Б. 3 молоддю контактує тільки самець (звичайно лише до набуття нащадками самостійності).

4. Взаємодія типу брат-сестра. (між молодими особинами, що належать до одного чи послідовних приплодів, принесеного однією самкою).

5. Шлюбно-сімейні - основані на тривалих контактах самця з однією чи кількома самками, які ведуть до створення та підтримки “справжніх” сімей (рівноцінна або нерівноцінна турбота про потомство зі сторони обох батьків).

А. Полігінічні (з молодими контактує переважно самка до досягнення ними самостійності).

Б. Моногамні. З молодими контактує і самець і самка:

- до набуття молоддю самостійності;
- до набуття статевої зрілості.

6. Сусідські регламентовані.

Базуються на основі систематичних контактів, послідовність яких поділяється на 3 фази: кон'юнктивну (концентрація особин на основі взаємного приваблення), антагоністичну (розподіл сфер впливу), нейтральну (дистантне підтримання зв'язку - оптичного, акустичного або ольфакторного). Сусідські взаємодії призводять до фіксованого поділу сфер активності особин у просторі чи в часі.

А. Територіальні, основані на повному просторовому взаємному виключенні та обопільному дотриманню регламентованих (в ході другої фази) прикордонних ліній.

Б. Взаємопроникні. Індивідуальні ареали (ділянки) особин перекриваються в тій чи іншій мірі, зони спільного використання (утилізації) використовуються по чергово.

7. Рольові ритуалізовані, характер та наслідки яких детерміновані за рахунок спадкових (вроджених) механізмів реагування та можуть бути передбачені з великою часткою вірогідності.

До них належать взаємодії особин, які належать до чітко диференційованих внутріпопуляційних страт.

Кожна така особина характеризується чіткими морфологічними і (або) поведінковими ознаками, що вказують на її належність до певної страти чи на роль, яку вона відіграє (виконує).

Прикладами випадку рольової ритуалізованої взаємодії є зустріч самця і самки з яскраво вираженим статевим диморфізмом; взаємодія двох самців, один з яких володіє (має) територію (ознака ролі), а інший претендує на цю територію (наслідок цієї взаємодії визначений зразу - поразка та відступ самця-чужинця, але іноді наслідок може бути протилежним).

8. Рольові установчі взаємодії.

Не настільки детерміновані спочатку; передбачають попередній період взаємних контактів, у процесі яких формуються поведінкові установки та розподіляються ролі. Такі взаємодії характерні для особин, що належать до однакових страт.

Визначальними для наслідків цих взаємодій є персональні особисті якості взаємодіючих особин (фізична сила, агресивність, стійкість нервових процесів тощо). Ці взаємодії високо персоналізовані (приклад - вияв лідера серед самців одного віку в замкненій групі).

9. Неформальні.

Стійкі взаємодії між невеликою кількістю особин, що базуються на неантагоністичних контактах та ведуть до виникнення внутрішньогрупових альянсів, члени яких схильні до тісного спілкування (ігнорування індивідуальної дистанції, тілесний контакт, ігри), до синхронізації активності й до взаємопідтримки.

Прикладами можуть бути гетеро - та гомосексуальні пари та тріо у зграї папуг (Rover, 1967), альянси у приматів (Varley, Symmes, 1966).

У певній мірі важко виділити групоутворюючі взаємодії (кон'юнктивні, сексуальні, сімейні, брато-сестринські) та регулюючі стосунки особин всередині середовища вже існуючих груп (сусідські, неформальні).

УГРУПОВАННЯ

Під цим терміном звичайно об'єднують довільні комплекси особин, які взаємодіють між собою одним чи декількома перерахованими способами.

Термін “угруповання” відповідає терміну “субпопуляційна комірка”.

Угруповання можуть відрізнятися одне від одного за терміном існування, за ступенем просторової та генетичної наступності, за характером кількісних демографічних показників і рівнем структурної складності.

Спочатку ми розглянемо угруповання, що не мають постійної локалізації в просторі та прямої генетичної наступності. Ці угруповання мають сезонний характер та приурочені до проміжків часу між послідовними репродуктивними циклами.

Такими можна назвати міграційні об'єднання та спільноти особин під час зимівлі. Ці угруповання повністю відкритого типу, непередбачувані за кількісно-демографічними характеристиками. Вони не диференційовані субстантно та функціонально; не мають механізмів, які б перешкоджали виходу з них деяких особин, чи, навпаки, приєднанню необмеженої кількості нових членів; гомогенні.

Другий тип – переривчасто-наступні.

Вони також мають сезонний характер, але пов'язані з репродуктивними циклами. Такі угруповання утворюються з року в рік в одних і тих же місцях та розпадаються після закінчення сезону розмноження. Кожне таке угруповання включає в себе високий відсоток особин “старожилів” та їхнє потомство. Ці об'єднання переривчасті в часі, але мають високе генетичне наступництво. Вони гетерогенні, тому що складаються з особин, які виконують різні функції (відтворення, турбота про потомство). Існує цілий ряд механізмів, які забезпечують певну замкненість таких угруповань. Вони перешкоджають репродуктивному успіхові молоді та сприяють відносній стабільності кількісних демографічних показників: чисельність особин, що розмножуються з року в рік залишається, в цілому, постійною, хоча іноді виникають передумови для її тимчасового зростання.

Після закінчення сезону розмноження такі гетерогенні угруповання звичайно розпадаються на гомогенні угруповання відкритого типу, які самі по собі не здатні забезпечити функцію подальшого розмноження.

Таким угрупованням є одноставеві та одновікові гурти та зграї, які ми зустрічаємо поза періодом розмноження у багатьох риб, птахів, ссавців, ластоногих, копитних та китоподібних.

До третього типу угруповань належать угруповання абсолютно наступні (спадкоємні), які зберігають з року в рік тісний зв'язок з певною місцевістю. Серед цих самовідтворюваних, відносно замкнених угруповань можна виділити (за характером демографічних тенденцій) відносно стабільні та зростаючі.

У відносно стабільних угрупованнях наприкінці репродуктивного циклу спостерігається максимум чисельності особин. Повернення до початкової позиції рівноваги на початку репродуктивного сезону здійснюється за рахунок безперервного виселення (відселення) молоді, яка досягла самостійності чи статевої зрілості. Це виселення пов'язане з зміною певних типів взаємодій між особинами (неантагоністичні взаємодії між батьками та нащадками, братами й сестрами стають антагоністичними).

Для зростаючих за чисельністю угруповань характерне монотонне зростання чисельності, обумовлене тим, що молодь не виселяється, а залишається в складі угруповань і згодом починає розмножуватись.

Механізмом, який запобігає необмеженому зростанню угруповань, є соціотомія.

В процесі соціотомії угруповання поділяється на 2 частини, кожна з яких являє собою складне структурне ціле.

Таким чином, виселення однаків замінено в даному разі брунькуванням цілого колективу, який був закладений у надрах материнського угруповання.

ІЄРАРХІЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Популяція є багаторівневою системою, так як складається з угруповань різної величини та різної структурної складності.

Нижній ієрархічний рівень представлений у більшості популяцій окремими особинами. Це (за Є. Пановим) нульовий рівень інтеграції.

Особини об'єднуються в первинні, найпростіші угруповання 1-го рівня:

- 1) шлюбні пари;
- 2) самка (або самець) з малятами (у видів, які виявляють турботу про потомство);
- 3) стійкі сімейні угруповання з молодняком одного покоління.

Угруповання першого рівня можуть об'єднуватися чи переростати в угруповання другого рівня. Угруповання другого рівня можуть мати якість простих гомогенних конгломератів, які складаються з подібних одне одному елементарних угруповань 1-го рівня. Таким, зокрема, є гурт самок, кожна з яких має при собі маля (у копитних, ластиногих). Прикладом гомогенного конгломерату може бути комплекс сусідніх територій, кожна з яких зайнята моногамною сім'єю із своїми нащадками (у більшості видів птахів). Більш рідкісний випадок - зовсім гомогенні одностатеві та одновікові гурти та зграї (риби, птахи, більшість ссавців).

Угруповання 2-го рівня можуть мати і більш складну структуру.

Зокрема, колонії багатьох прибережних птахів на перший погляд ізоморфні вищезгаданим конгломератам території, але в них спостерігається очевидна анізотропність. Найбільш яскрава ознака анізотропності - менша привабливість для тварин крайових (крайніх) територій у порівнянні з центральними, що призводить до розвитку конкурентних стосунків та до неоднакового успіху в утворенні сімей у "центральних" та "периферичних" особин.

Отже, виникає структурна ієрархія на рівні угруповань 1-го рівня, яка поділяється на власні підрівні. Комплекс таких нерівноцінних первинних угруповань (тобто угруповання 2-го рівня) вже є не простим конгломератом, а перетворюється на більш цілісну структуру, що володіє деякими саморегуляторними можливостями.

Слід зазначити однак, що у всіх вищезгаданих рівнях є власні підрівні. Так угруповання 2-го рівня у приматів нерівноцінні, бо кожне з них має свій ієрархічний ранг і в подальшому неоднакові перспективи.

Очевидною є нерівноцінність особин (нульовий рівень), що входять до складу однієї страти (наприклад, статевозрілі самці).

Сезонне перетворення соціальної структури та організації є великою перешкодою при спробах класифікації соціальних систем, тому що одна й та ж соціодемографічна система в різний період може мати зовсім різні якості.

Так, зграйний (номадний) спосіб життя в осінньо-зимовий період, характерний для значної кількості птахів, змінюється під час розмноження на чітку класичну територіальність (вівчарки, синиці, дрозди).

У куликів спостерігається мінливість репродуктивних стратегій (територіальність з моногамією, різні типи факультативної поліандрії), тоді як в проміжках між гніздуванням більшість видів куликів знову ж переходять до зграйно-кочового способу життя. Такий спосіб життя залишається єдиною можливістю для нестатевозрілих особин протягом декількох років. Вони не розмножуються і кочують зграями поза межами свого гніздового ареалу.

ВИСНОВОК

Кожна соціодемографічна система має 2 різні стратегії поведінки: репродуктивну та нерепродуктивну. Репродуктивна стратегія більш специфічна та різноманітна. Різниця між обома стратегіями найбільша в популяціях, які складаються з популяцій переривчасто-наступних і поступово зводиться до мінімуму при переході до популяцій, що побудовані на основі абсолютно наступних угруповань. Мінімальними ці відмінності бувають у випадку абсолютно наступних замкнених угруповань, в яких більшість найважливіших структурних зв'язків зберігається й поза періодом розмноження.

Як правило, під час сезонних змін репродуктивної стратегії не репродуктивною спостерігається перехід від гетерогенних, багаторівневих угруповань до більш-менш гомогенних об'єднань 1-го рівня (одностатеві зграї чи гурти риб, птахів, ссавців - копитних, ластиногих, рукокрилих) або навіть до найпростішого дифузного типу стосунків, за якого соціальні зв'язки між окремими особинами епізодичні та несуттєві.

Лекція № 5

Просторові стосунки особин

План

1. Визначення поняття “угруповання”.
2. Домінування як фактор організації угруповань .
3. Територіальність як фактор організації угруповань.
4. Поняття про індивідуальну дистанцію, рухому територію, мікротериторіальність, лідерство, дистанцію втечі.

ВИЗНАЧЕННЯ ПОНЯТТЯ “УГРУПУВАННЯ”

Не всі угруповання являють собою організовані угруповання. Ейзенберг (1965) висунув наступні **5 критеріїв** організованих угруповань:

1. Складна система комунікації (забезпечує постійний зв'язок між особинами угруповання).
2. Розподіл праці, який базується на спеціалізації (у добре організованих угрупованнях особин, які відрізняються за кастовою належністю, статтю, віком мають різні функції, що вкрай необхідні для підтримки угруповань).
3. Когезія – прагнення членів угруповання триматися разом (поряд один з одним).
4. Постійність складу. Особини, які складають угруповання, є постійними його членами. Міграції майже не відбуваються. Більшість організованих угруповань опирається еміграції чужинців.
5. Справжні юрби (скупчення) відрізняються від організованих угруповань тим, що вони утворюються в результаті несоціальних реакцій (звичайно реакцій на фактори середовища). Наприклад, висока щільність комах, які літають при денному освітленні приваблює квакш (деревних жаб). Однак ні комахи, ні квакші не задовольняють ні один із зазначених критеріїв угруповань. Це випадкові юрби, а не угруповання.

ФАКТОРИ ОРГАНІЗАЦІЇ УГРУПУВАНЬ

Д.Дьюсбері визначає 2 фактори, на яких заснована структура більшості угруповань. Це **територіальність** та **домінування**.

Домінування

За визначенням Ван Кревельда (van Kreveld, 1970) домінування – це “право на першочергове виявлення реакції наближення в одних випадках та реакції уникнення в інших для однієї тієї ж особини в порівнянні з іншою”.

До реакції наближення відносять наближення до їжі, найбільш привабливої ділянки території, партнера для парування.

До реакції уникнення - уникання несприятливих умов, погроз, нападок та покарань, небезпеки.

Домінування може виявлятися або явною ворожістю (домінуюча особина вороже, агресивно ставиться до особини, нижчої за рангом), або лише певним пересуванням у просторі (якщо самець павіана нижчого рангу сидить на певному місці, то у випадку наближення домінуючого самця перший поступається йому місцем). Особина, вища за рангом, користується більшими привілеями в порівнянні з особинами нижчого рангу.

Суттєва умова ієрархічної організації з домінуванням полягає в наявності певного ресурсу, кількість якого обмежена і за нього виникає конкуренція. Домінуюча особина досягає переважного доступу до нього в порівнянні з іншою. Домінуюче становище дуже рідко заперечується. Однак, все-таки, домінування не є абсолютним: воно існує щодо певної іншої тварини.

Розпізнавання членами певного угруповання соціального рангу один одного - необхідна передумова його ієрархічної організації. Розрізняють декілька типів ієрархії.

Лінійна ієрархія, або “порядок клювання” у курей.

У выводку курчат встановлюється певна ієрархія, заснована на стосунках домінування. Шельдруп-Еббе назвав його “порядком клювання”. Як правило, серед 12 курчат зустрічається один деспот або “альфа – особина”. Вона користується правом першочергового доступу до корму чи інших ресурсів у порівнянні з усіма іншими особинами даної групи. Інше курча, “бета - особина”, має переважне право над всіма іншими, виключаючи “альфа-особину” і т.д.

Ієрархічна структура надає домінуючим особинам право першочергового доступу до їжі, води, місцям ночівлі, шлюбним партнерам тощо.

Іноді зустрічаються порушення ідеальної лінійної структури ієрархії. Вона стає “трикутною”. Особина А домінує над особоною В. Особина В домінує над С. Але особина С домінує над А.

У курей такі трикутники швидко розпадаються, але у інших тварин вони можуть зберігатися досить тривалий час.

Ієрархічна структура виявлена у членистоногих (краби, раки, таргани), у риб (мечоносці), ящірок, ссавців (пацюки, миші, собачі, велика рогата худоба, північний олень, примати) тощо.

Іноді ієрархія виявляється по-різному у відношенні до різних ресурсів. (А - самець по відношенню до їжі не виявляє свого А-положення по відношенню до парування).

За умови ієрархічної системи у складі угруповання тварин виділяють особин різноманітних рангів, а саме, домінантів, субдомінантів (підкоряються домінантам, але панують над іншими) та субординантів (підлеглих особин).

Стосунки домінування-підлеглості найчастіше поширені серед самців, хоча у деяких видів паралельно формуються і серед самок. Але іноді в угрупованнях тварин виникає загальна система ієрархії для обох статей.

Головне біологічне значення рангової структурованості стосунків полягає у тому, що в угрупованнях значно підвищується ступінь організованості та “керованості” членів групи, що дуже важливо для тварин у випадку конкуренції за територію проживання.

Особини-домінанти почувають себе набагато впевненіше за підлеглих, вільно виявляють різноманітні форми діяльності на всій території проживання групи. Підлегли особини, навпаки, досить обмежені у своїх діях поведінкою більш високорангових.

Найчастіше субординанти активно уникають контактів з доміантними особинами, а при зустрічі демонструють особливі форми “підпорядкованої поведінки” (поза покори у свійського собаки виявляється у тому, що підлегла особина опускає донизу хвіст, притискується всім тілом до субстрату і, зрештою, перевертається на спину), які стримують агресію високорангових членів угруповання. Взагалі ритуальні форми поведінки доволі легко знімають агресію домінуючих особин та нормалізують діяльність групи.

Нерідко в результаті таких стосунків у тварин найнижчого рангу відбувається зсув добової активності (вони активні в той час доби, коли домінуючі тварини відпочивають).

Як свідчать результати багатьох досліджень, найвищі щаблі у ієрархічній структурі угруповання займають найбільш агресивні особини (а не найстарші чи найбільші за розмірами, як вважалось раніше).

ТЕРИТОРІАЛЬНІСТЬ

Дуже часто територіальність є фактором, який визначає структуру угруповання, тому що найчастіше пов’язана з домінуванням.

Типова територіальна поведінка - неприхована агресивність однієї особини (або групи особин) до іншої особини (або групи особин), які з’явилися на певній території.

Як же розуміти поняття “територія”?

Нобл (Noble, 1939) додержується дуже простого визначення : територія - це “всяка область, що охороняється, оберігається”.

Самець колючки в період розмноження займає певну територію на дні водойми та оберігає її від вторгнення інших самців за допомогою демонстративної поведінки тощо.

Однак, визначення територіальності не завжди основане на агресивних взаємодіях між особинами. Наприклад, окремі групи валлабі володіють переважаючим правом на використання певної зони, але не охороняють цю зону беззаперечно.

Кауфман (Kaufmann, 1974) запропонував вирішити цю проблему за допомогою нового визначення територіальності (в основі його лежить право першочергового доступу до ресурсів).

За Кауфманом, територія - це область, в межах якої її постійний мешканець користується правом першості по відношенню до доступності до обмежених ресурсів і таке право не належить йому в інших областях.

Є.Панов під “територією” розуміє просторову зону, проникнення в яку для решти особин того ж виду утруднене або заборонене.

За Пановим, можливі 3 варіанти взаємин індивідів щодо території:

1. Кожний індивід використовує в основному центр своєї ділянки, в результаті чого зони активностей особин, які живуть поряд одна з одною, розділені нейтральними коридорами, або коридорами, що дуже слабо використовуються (утилізуються).

2. Індивідуальна ділянка використовується повністю. Сусідні ділянки тісно стикаються одна з одною, як шматочки мозаїки та розмежовані чіткими рубежами (кордонами).

3. Як і у випадку 1 максимально утилізується центр індивідуальної ділянки. Крайові зони сусідніх ділянок, що використовуються господарями епізодично, можуть в більшій або меншій мірі перекриватися.

Однак розташування особин (груп) часто є далеким від рівномірного: сусідні ділянки перекриваються не тільки крайовими, але й серцевинними зонами (core area, core range – Walther, 1967; Панов, Іваницький, 1975; Sell, Walton, 1979).

Але навіть у цьому випадку розміщення може бути достатньо чітким, якщо зони перекриття використовуються особинами (групами) почергово.

Тобто в природі існує повна гамма переходів від повного взаємовиключення індивідуальних (чи групових) ділянок до повного їхнього сумісництва.

Вся ця різноманітність ситуацій може бути описана двома основними поняттями: "територія" та "ділянка мешкання (проживання)".

Термін "територія" може бути застосований лише у розглянутому вище випадку 2. Тільки в цьому випадку маємо чіткі прикордонні лінії між сусідніми ділянками. Недоторканість кордонів та всієї середньої ділянки забезпечена перманентним захистом рубежів, а сам факт активної охорони кордонів є діагностичною ознакою справжньої, істинної "території" (Noble, 1939).

Поняття "територія" та "ділянка мешкання" дуже часто не є абсолютними. Наведемо наступні приклади:

1. У видів, що мають чітку територіальну поведінку, ділянка особини чи пари може охоронятися по одній стороні її периметра і не охороняється на інших відрізках (кам'янки *Oenante finschii*, *Oe. picata*). Самці сусідніх за територією пар патрулюють лише невелику ділянку кордону. Причому ця зона тим менша, чим більші самі ділянки.

2. У особин того самого виду (та статі) територіальна поведінка може виявлятися чи не виявлятися в залежності від ряду обставин (характер використовуваного ландшафту, доступність їжі, розмір освоєної індивідуальної ділянки). У сірої куріпки *Perdix perdix* в угіддях з багатою рослинністю ділянки сусідніх пар невеликі та не перекриваються, антагоністичні контакти відбуваються зрідка. За умов бідної рослинності ділянки великі та перекриваються тим ширшими зонами, чим вища щільність популяції.

3. У популяціях багатьох видів тварин частина самців утримує за собою тимчасові чи постійні території, тоді як інші не тримаються певної ділянки місцевості чи об'єднані в угруповання нестійкого складу (наприклад "холостяцькі гурти").

4. У деяких видів виявляється територіальність тільки самок або тільки самців.

У тарганів, бабок, поодиноких бджіл, у багатьох видів риб, амфібій, рептилій, птахів, ссавців самці менш терпимі до присутності собі подібних, ніж самки.

У багатьох гризунів та деяких комахоїдних, навпаки, територіальність у самців менше виявлена, ніж у самок.

5. У деяких видів спостерігається "сезонна територіальність": інтенсивна охорона ділянок йде на початку сезону розмноження чи періоду парування.

Цей вид територіальності характерний для комах (поодинокі бджоли та оси) та для представників усіх класів хребетних - від риб до ссавців.

Із вищезазначеного можна зробити висновки:

- територіальність як така ні в якому разі не є діагностичною видовою ознакою;
- ця категорія поведінки - досить рухливий, "опортуністичний" механізм екстреної (швидкої) адаптації індивіда чи популяції до мінливих умов середовища;
- однак при всій різноманітності поведінкових механізмів територіальна поведінка у кожного виду обмежена рамками (межами) спадково закріпленої стратегічної схеми.

ІНДИВІДУАЛЬНА ДИСТАНЦІЯ, РУХОМА ТЕРИТОРІЯ, МІКРОТЕРИТОРІАЛЬНІСТЬ

Одним з найбільш універсальних способів розосередження особин у просторі є збереження ними індивідуальних дистанцій.

Індивідуальна дистанція – це радіус деякої "зони недоторканості" (personal space), в центрі якої знаходяться охороняючий її індивід.

Індивідуальна дистанція не має постійної локалізації в просторі та регламентованих кордонів (Conder, 1949).

Розміри індивідуальної дистанції в особин кожного певного виду можуть помітно варіювати, але мінімальна її величина співставна з розмірами самої тварини. Наприклад, у зграях чайки *Vanellus vanellus* вона складає приблизно 2м, у зяблика *Fringilla coelebs* - 7-25 см (Conder, 1949, Marler, 1956).

Формально, індивідуальна дистанція може бути визначена як відстань між двома особинами, на якій однаково вірогідна як взаємна терпимість (толерантність), так і напад одна на одну. Такий напад не призводить до переслідування агресором тероризованого індивіда, а до займання першим місця, де до цього знаходився інший (витіснення, заміщення).

Якщо дистанція між переміщуваними індивідами (парами, сім'ями гаремними групами) суттєво перевищують розміри особин, можна говорити про "**рухому територію**".

Оскільки критерії понять "індивідуальна дистанція" та "рухома територія" досить суб'єктивні, ці два поняття іноді вживають як синоніми (Davies, 1963).

Механізми розосередження функціонують навіть у популяціях одноклітинних організмів (грунтова амеба *Dictyostelium discoideum*). Личинки поліхети *Spirorbis borealis*, переходячи до сидячого способу життя, утворюють скупчення, всередині яких мінімальна віддаль між ними не менш ніж вдвічі перевищують довжину личинки, що дуже необхідно для її подальшого безперешкодного росту. Аналогічні механізми попередження переущільнення описані для вусоногих ракоподібних (Найт – Джонс, Мойз, 1964).

З високим ступенем ймовірності (підтверджено численними спостереженнями) можна стверджувати, що у тих видів птахів, які охороняють значні території в гніздовий сезон, індивідуальні дистанції в зграях у позагніздовий сезон більші, ніж у видів, які гніздуються колоніально чи напівколоніально (Браун, 1963).

Дж. Спаркс (1964) запропонував виділити "контактні" та "дистантні" види.

Тривалий тілесний контакт, що підтримується під час відпочинку характерний для в'юркових ткачків, деяких папуг (контактні види).

Для "дистантних" видів безпосередній тілесний контакт між самцем та самкою, (який необхідний для копуляції), може призводити до стану фрустрації та стресу. У багатьох павукоподібних самка після закінчення копуляції намагається зловити самця та у випадку успіху з'їсти його. У сумчастих роду *Antechinus* основна маса самців гине наприкінці репродуктивного сезону через сильний стрес (Seymour, 1979). У цьому випадку популяція цього виду тимчасово, до народження нащадків, складається виключно з самок.

У "дистантних" *Hirundo rustica* під час прольоту навіть в умовах різкого зниження температур відбувається дуже повільна відмова від індивідуальних дистанцій. Щоб прийти до тілесного контакту з іншою особою першій потрібно ігнорувати відкриту агресивність компаньйона. Хоча індивідуальна дистанція – ознака видоспецифічна, вона, як і інші, може широко варіювати. У багатьох видів птахів мінімально допустимі дистанції між особинами поступово збільшуються безпосередньо перед репродуктивним циклом, перетворюючись у різні типи територіальності.

Мікротериторіальність характерна для деяких видів (рукокрилі, ластоногі, птахи, амфібії) як в репродуктивний, так і в позарепродуктивний період (пташині базари, ліжбища ластоногих, колонії).

Існує ряд понять, близьких до понять "домінування" та "територіальність", які потрібно відрізнити від останніх.

Лідерство. Цим терміном звичайно означають здатність даної особини впливати на характер переміщення групи з місця на місце. Лідер (вожак) визначає час, швидкість та напрям пересування своєї групи. Лідерство часто визначається у більшій мірі досвідом особини, а не її фізичними здібностями. В гуртах приматів значну роль в регулюванні пересувань відіграють самки.

Дистанція втечі. Так називається відстань, на яку особина підпускає до себе хижака, перед тим, як втекти від нього. Вона залежить від виду тварини та конкретних умов. Дистанція відлякування тварини визначається по відношенню до людини. Для голуба вона становить 1,5-0,5 м, грака – 10-5 м.

Лекція № 6

Агрегації як найпростіший тип об'єднання особин

План

1. Сутність поняття “агрегація”.
2. Пасивні агрегації.
3. Активні вимушені агрегації.
4. Активні добровільні агрегації.
5. Вірогідні функції агрегації.

АГРЕГАЦІЇ

До агрегації ми відносимо тимчасові угруповання, які позбавлені наступності, формуються поза зв'язками з потребами розмноження. Саме тому агрегації нерідко складаються з особин лише однієї статі. Їхній статевий та віковий склад непередбачуваний і не є якимось суттєвим організаційним фактором.

Члени агрегації знаходяться в дуже тісному просторовому контакті, але це не призводить до персоналізації зв'язків, тому що місце розташування індивідів по відношенню один до одного не фіксоване просторово і не регламентоване якимись специфічними механізмами, за виключенням індивідуальних дистанцій.

Взаємодії мають в цілому стохастичний характер і важко піддаються довготривалим прогнозам.

Єдність дії членів угруповання виражаються в їх спільних переміщеннях та в синхронізації таких типів активності, як годівля, відпочинок, уникнення небезпеки.

Подібні тимчасові, випадкові колективи анонімних особин можуть бути названі “простими координованими об'єднаннями”.

До категорії агрегація можуть бути віднесені угруповання різного характеру.

За способом утворення їх можна умовно розділити на “пасивні” та “активні” агрегації.

“Пасивні” агрегації виникають при активному зближенні індивідів, яке може бути *вимушеним чи добровільним*.

“Активні” вимушені агрегації - результат концентрації особин в найбільш сприятливих за своїми умовами точках екологічно-гетерогенного простору. Якщо агрегації виникають в досить гомогенному середовищі з необмеженими ресурсами, то такі угруповання можна назвати “активними добровільними” агрегаціями.

Найвірогідніше, лише в небагатьох випадках той чи інший варіант з трьох гіпотетичних можна в чистому вигляді знайти в природі. Одні угруповання можуть розпадатися чи перетворюватися на інші.

ПАСИВНІ АГРЕГАЦІЇ

До цієї категорії ми відносимо угруповання, які формуються із молодих особин в місцях їх народження. Оскільки порівняно небагато видів тварин народжують лише одне маля одномоментно, пасивні агрегації мають широке розповсюдження.

Приклад: гусінь златогузки, бджолоїної молі залишається в місці вилуплення до моменту утворення лялечки. За цей час вони спільними зусиллями будують декілька павутинних гнізд, в яких відбувається декілька послідовних линьок. Гусінь може тимчасово покинути цей “симпедіум”, тягнучи за собою павутинну нитку, яка їй дозволяє швидко повернутися до складу об'єднання. (Скопцов, 1975)

Зграї пуголовків, які налічують сотні особин, є нащадками декількох самок, що відклали поряд свою ікру. У цих скупченнях личинок можна побачити, хоча й не зразу, елементи найпростішої просторової організації: пуголовки, що знаходяться поряд, мають тенденцію до

паралельного орієнтування (алеломіметична поведінка). Ця тенденція у більшій мірі виявляється на світлі, ніж у темряві, у пуголовків з більшим розмірами, в групах з більшою локальною щільністю. Подібне можна спостерігати і в активних добровільних агрегаціях зграйних риб та деяких птахів.

На перший погляд таке угруповання здається аморфним, але його існування регулюється, як з'ясовано, своєрідними поведінковими механізмами, які виражаються у постійних переміщеннях пташенят у межах гнізда.

Різниця в рівні харчової мотивації та рухової активності між старшими та молодшими пташенятами призводить до того, що молодші концентруються в тому секторі гнізда, де одержання їжі від батьків більш ймовірне. Це викликає прискорений ріст молодих пташенят у порівнянні із старшими, та вирівнюванні їхньої ваги до моменту вильоту з гнізда.

Такий ефект акселерації, на думку вчених (Хаютін, Дмитрієв, 1981, Bengsson, Ryden, 1981), викликаний сенсорним збагаченням середовища росту та розвитку з боку старших пташенят.

Наведений приклад можна назвати своєрідною пасивною кооперацією, позитивний ефект якої перебиває конкурентну суть харчових стосунків між членами агрегації.

В інших випадках конкуренція виходить на перше місце і може стати фатальною для деяких або навіть більшості особин в групі. Знищення всіх або деяких братів та сестер одним із сиблінгів зустрічається у багатьох паразитоїдних перетинчастокрилих (Солт, 1964, Малишев, 1966), а серед птахів - у деяких видів веслоногих, лелекоподібних, мартинів, денних хижаків, сов (Procter, 1975, Brown, 1977, Cooper, 1980, Stinson, 1980).

Серед птахів у м'ясоїдних видів братовбивство (каїнізм) супроводжується канібалізмом, тоді як у рибоїдних вбиті пташенята не використовуються в їжу сиблінгами чи батьками.

У сірої чаплі *Ardea cinerea* знищення пташенят собі подібними набуває особливої масовості у колоніях з високою щільністю, де напівдорослі пташенята заклівають не тільки членів свого виводку, але й молодь із сусідніх гнізд (Стоцька, 1981).

Як бачимо, перебування особини у складі пасивної агрегації звичайно відбувається на початкових стадіях онтогенезу, але суттєво впливає на подальшу долю індивіда, а іноді і його потомства. Наприклад, у перелітної сарани личинки, що розсіюються зразу після вилуплювання з яєць певної кладки, перетворюються на імаго "поодинокі фази". Інші личинки, які розвивалися у складі вимушеного скупчення (куліги), дають початок дорослим особинам зовсім іншого морфологічного типу з різко зниженою плодовитістю ("гуртова фаза"). Саме такі особини в силу своєї підвищеної активності формують гігантські мігруючі зграї. (Шовен, 1970).

Експерименти з гризунами показали, що особини, які вирощувалися у складі штучно сформованих унісексуальних виводків (складених одними самцями чи самками), в подальшому відрізняються від вирощених в гетеросексуальних виводках особливо агресивною поведінкою, плодовитістю та деякими іншими суттєвими ознаками. (Sharpe, 1973, Гольцман, 1976).

Пасивні агрегації молодих тварин звичайно розпадаються в момент досягнення ними самостійності, а іноді ще раніше. У моногамних видів птахів після вильоту пташенят із гнізда частина залишається під опікою самки, а інша відокремлюється разом із самцем.

У деяких мартинів батьки, які забирають виводок з колонії, звичайно залишають наймолодше пташеня, яке не здатне слідувати за ними. Ці покинуті пташенята, як правило, знищуються й лише іноді всиновлюються іншими парами. У результаті смертність молодших пташенят вища, ніж у старших.

АКТИВНІ ВИМУШЕНІ АГРЕГАЦІЇ

Найбільш показовий випадок - концентрація тварин одного чи декількох видів в місцях локального багатства кормів (МЛБК).

Модель активних вимушених агрегацій - угруповання зерноїдних птахів у пунктах штучної підгодівлі. У *Passer domesticus* ці “зграї” зовсім непостійні за складом. Після того як птахи залишають кормовий майданчик, відбувається їх розосередження, і надалі вони тримаються поодиночці чи невеликими групами. Особини, що приєднуються до зграї в момент годівлі, також у більшості випадків прилітають поодиночці. Чисельність зграї майже ніколи не залишається стабільною навіть протягом декількох секунд: частина особин залишає групу, їх змінюють нові особини.

Через деякий час після появи в місці підгодівлі перших (передових) особин, кількість їх швидко зростає, але досягнувши певного рівня (який залежить від розміру годівельного майданчика) довгий час залишається більш-менш постійною: кількість прилітаючих особин у кожний момент часу приблизно дорівнює кількості відлітаючих птахів.

Але такого динамічно стабілізованого стану досягають далеко не всі зграї.

Час існування великих зграй із стабілізованою чисельністю менший, ніж невеликих угруповань такого ж характеру. Причиною цього може бути безсумнівне підвищення кількості агресивних взаємодій із збільшенням розмірів зграї. За рахунок цього у великій зграї більш ймовірно витіснення особин із центральної частини кормової площі (з максимальною концентрацією корму) на її периферію.

Це призводить до збільшення витрат часу певного індивіда на пошуки їжі, що і примушує його покинути цю велику групу (Bernard, 1980).

У таких агрегаціях звичайною є гостра конкуренція між особинами: у вампірів *Desmodus rotundus* (Chiroptera), які живляться кров'ю ссавців, вибір місця на тілі жертви для нанесення рани забирає час від 5 до 40 хвилин. За кожен рану надалі конкурують декілька вампірів. Хижаки відштовхують один одного від джерела їжі, перемагає, звичайно, найбільша за розмірами тварина, незалежно від її статі.

При груповій годівлі спостерігаються 2 протилежних явища: “соціальне полегшення”, яке інтенсифікує темпи поїдання корму, та підвищена агресивність, яка може знижувати темпи споживання в середньому на 19%.

До категорії активних вимушених агрегацій крім скупчення тварин в місцях годівлі можна умовно віднести й деякі інші типи угруповань. Це, ймовірно, скупчення під час зимівлі деяких видів амфібій та рептилій. Трав'яні жаби *Rana temporaria* зимують на дні водойми щільними групами чисельністю до 25 особин. Ті екземпляри, що залишилися зимувати поодинокі, звичайно замерзають.

Скупчення під час зимівлі відомі у багатьох змій та ящірок (вужі, звичайна гадюка, кавказка агама). Подібне спостерігається і у птахів під час різкого похолодання. Ластівки та серпокрильці концентруються біля стін будівель та в щілинах скель, впадаючи при цьому в стан легкого летаргічного зціпеніння. У серпокрильців воно може тривати до дев'яти днів. За цих умов птахи перестають дотримуватися індивідуальної дистанції, а це в свою чергу зменшує тепловитрати тіла (Meservey, Kraus, 1976, Панов, 1978).

Скупчення птахів під час ночівлі являють собою, на нашу думку, проміжний випадок між активними вимушеними та активними добровільними агрегаціями. Наприклад, в традиційних місцях ночівлі 4-х видів північноамериканських горобиних, де збираються до 2,5 – 3 млн. птахів, температура повітря у безвітряну погоду на 2⁰ С вища, ніж у сусідніх ділянках місцевості (Francis, 1976). Вибір місць для масових ночівель особинами якогось виду може бути стимульований вже існуючими саме тут ночівлями іншого виду - “лідера” (Stewart, 1975). У випадку змішаних зграй птахів родини Воронові *Corvidae*, які формуються взимку в тому числі і в Україні, на ночівлях безумовним лідером є граки *Corvus frugilegus*, хоча крім них у величезних скупченнях Воронових зустрічаються сірі ворони *C. coroneae* та галки *C. monedula* (особливо під час значних похолодань).

До активних вимушених агрегацій відносимо і міграційні об'єднання особин, які концентруються в найбільш зручних чи доступних для міграцій місцях. Прикладом є масова міграція жуків-чорнотілок *Lasiostola pubescens*, яка спостерігалася в Устюрті (Росія) восени

1953 року. Комахи рухалися у північно - східному напрямку широким фронтом (близько 75 км) із середньою щільністю 70 - 100 особин на 1 квадратний метр (Костін, 1956).

АКТИВНІ ДОБРОВІЛЬНІ АГРЕГАЦІЇ

Наведемо наступні ілюструючі факти. Три види планарії утворюють щільні скупчення. У *Dugesia dorotocerphala* вони, як правило, найбільші, причому особини нерідко утворюють контактні групи за позитивним хемотаксисом (Ellis, 1967). Кенгуру *Macropus rubus* та *M. sanduru* утворюють нестійкі угруповання, які постійно перерозподіляються. Середня кількість тварин у групі складають 2,5 у першого виду та 3,5 - у другого. Міцні персональні зв'язки існують тільки між матір'ю та дитиною.

Такі угруповання є аморфними, у них відсутні лідери (Баскін, 1970, Рудаков, 1972). Внутрішня структура подібних об'єднань найбільш повно вивчена у риб та деяких птахів.

Так звані "ходові зграї" риб формуються із особин одного розміру (при цьому риби різних видів іноді групуються не за видовим принципом, а за розміром) При зменшенні освітлення "ходові зграї" звичайно розосереджуються, утворюючи пухкі аморфні скупчення, які іноді складаються із багатьох тисяч особин. З ранку риби знову об'єднуються у зграї, але вже в іншій комбінації, ніж напередодні. Регуляція розташування окремих особин всередині зграї й підтримання її єдності та цілісності йде за рахунок дії цілого ряду механізмів фізичного (гідродинаміка, електричні поля), фізіологічного (локомоторні реакції) і поведінковою (наслідування, алеломіметичні реакції) характеру.

Взаємна здорова стимуляція складається в так званій "сумарний" сигнал дія якого тим інтенсивніша, чим більше риб у зграї і чим вища їх швидкість (Рудаков, 1972, Протасов, 1978).

У першому наближенні зграї птахів можна поділити на міграційні та зимуючі (не враховуючи угруповання в репродуктивний сезон).

Мігруючі зграї птахів дуже віддалено нагадують "ходові" зграї риб. Така аналогія полягає в тому, що в момент переміщення міграційна зграя зберігає більш-менш стійку конфігурацію (але далеко не у всіх видів) і що члени зграї знаходяться в постійному акустичному контакті. Нерідко такі зграї стандартизовані за статевою та віковою ознакою. Тому і в зимовому ареалі виду в деяких районах зграї складаються тільки або переважно із самців, або із самок.

Серед зимуючих зграй потрібно виділити угруповання, які складаються із осілих особин, що зимують в місцях попереднього гніздування, і зграй сезонних мігрантів.

За зовнішньою подібністю ці два типи об'єднань суттєво відрізняється за своєю внутрішньою структурою.

На жаль, більшість детальних досліджень зграй сезонних мігрантів проводилась в умовах штучних підгодівель. Система ієрархічних стосунків може бути зовсім іншою, ніж в природних угрупованнях за відсутності місць локального багатства корму (Saiton, 1979).

У зграях *Juncos hiemalis* складається відносно стійка система лінійної ієрархії. Самці, як правило, домінують над самками, дорослі - над молоддю першого року життя. Особини більш високого ієрархічного рангу мають кращі житлові перспективи. Допускалося, що у цього виду верхні щаблі ієрархії займають місцеві особини, які зимують в своїх гніздових ділянках. Ці ділянки їм досить добре знайомі, що забезпечує успіх у конкуренції. Було показано, що такі птахи мають в середньому більшу довжину крил, більші запаси підшкірного жиру і більш стійко зберігаються в популяції протягом зими. Менші за розміром особини нижніх рангів мають більшу вагу надниркових залоз, що вказує на їх стресовий стан. Такі особини частіше гинуть або відкочовують в інші райони.

У синиці великої *Parus major* ділянка мешкання зимуючої зграї повністю або частково покривають індивідуальні ділянки (доміцили) дорослих членів угруповання. (Доміцила - поле активності осілої особини, яке включає в себе її гніздову територію й ділянку життя в позагніздовий період). Така зграя може об'єднувати членів деяких пар, які розмножувалися поряд і, таким чином, складатися з 2 - 3 самців, стількох самок та прибулих молодих особин

першого року життя (всього до 9 особин чи більше). У місцях перекривання ділянок мешкання таких стійких (“базових”) зграй вони часто об’єднуються в “складені” зграї.

Всередині “базової” зграї існує стабільна система ієрархії (Peck order). Дорослі самці незмінно домінують над дорослими самками. Стосунки між самками та молодими самцями можуть відрізнятися у різних зграях. Система домінування базується на індивідуальному розпізнаванні. Так що стосунки у базовій зграді досить персоніфіковані. При взаємодії особин з різних базових зграй, які тимчасово об’єднані в “складену” зграю, їхні стосунки регулюються системою відносної ієрархії: індивід домінує над прибулими особами, якщо він сам знаходиться в межах своєї доміцилі. Тобто, в цьому випадку ранг особини залежить від місця локалізації конфлікту.

Цей варіант угруповань дає перехідну сходинку від типових агрегацій (зимуючі зграї юнко) до абсолютно наступних, частково замкнених угруповань, які характерні для багатьох “комунальних” видів птахів.

ВИРОГІДНІ ФУНКЦІЇ АГРЕГАЦІЇ

Функцію ми будемо розглядати як наслідок, що витікає з діяльності системи, а не причину становлення системи.

Відомо, що перебування у складі агрегації може впливати на наступну поведінку та життєві перспективи індивіду.

Передбачаються наступні наслідки перебування особин у складі агрегації:

- психофізіологічні ефекти групи і маси;
- особливості терморегуляції;
- можливе підвищення безпеки («антихижацька» поведінка);
- вплив близькості сусідів на кормодобувну поведінку особини.

Зрозуміло, що всі ці явища пов’язані між собою тісною сіткою взаємовпливів.

Ефект групи та ефект маси

Ці два явища являють собою крайні полюси континуума, які відповідають різним кількостям складових популяцій.

Під *ефектом групи* початково розуміємо позитивний вплив на індивіда присутності конспецифічних особин за їх значної концентрації на одиницю площі. Прикладом може бути зниження газообміну та підвищення економічності метаболізму у тварин, що перебувають у групі (Малютіна, 1966, Murcha, 1975, Barre, 1976).

Ефект маси, навпаки, призводить до негативних наслідків, викликаних перенаселенням (Шовен, 1970 та інші).

Наприклад, метаболіти, які виділяються у воду мальками риб та личинками амфібій в угрупованнях з високою щільністю, викликають затримку росту особин та інші порушення онтогенезу (Шварц та інші, 1970).

Разом з тим при вирощуванні пуголовків поодиноці їх вага в момент метаморфозу нижча, ніж у особин, які росли у складі обмеженою за чисельністю групи. Цей факт пов’язують з тим, що в групі личинок може мати місце взаємна стимуляція живлення (Katz, 1981, Шовен, 1970).

Прикладом ефекту групи може бути оптимізація енергообміну у “дитячих садках” для пташенят у пінгвінів (Barre, 1976) або явище акселерації у виводкових горобиних птахів (Хаяутін, Дмитрієва, 1981).

ТЕРМОРЕГУЛЯЦІЯ

Її потрібно відрізнити від більш прямих способів зменшення тепловитрат при активному об’єднанні тварин у групи. У багатьох видів пойкилотермних тварин описані такі явища, як зміна індивідуальних дистанцій у відповідності з коливанням температури та вологості повітря аж до утворення контактних груп в умовах температурного песимуму (Nyman, 1972,

Aleksiuk, 1977). У гомойотермних тварин спостерігаються подібні явища (птахи, летючі миші (Laisler, 1966, Licht, 1967, Clavson, 1980), малята ластоногих (Ohata, Miller, 1980). У хвостатих амфібій утворення контактних груп у замкнутих сховищах допомагає регулювати вологообмін особин із середовищем (Alvarado).

ЗАХИСТ ВІД ХИЖАКІВ

Існує точка зору, що перебування у складі агрегації збільшує безпеку індивіда з двох причин. По-перше, через те, що згуртовані особини за решти рівних умов скоріше можуть помітити наближення хижака, ніж поодинокі особини. По-друге, через так названий “ефект збентеження”, який утруднює хижаку вибір певної жертви із великого скупчення. Цей ефект компенсує таку “ваду” великої групи, як велика помітність та привабливість багаточисельного угруповання жертв для хижаків у порівнянні з поодинокими тваринами (Bertram, 1980, Рудаков, 1972).

Хоча такі гіпотези досить привабливі, але справжній стан речей більш складний, ніж здається на перший погляд.

Лабораторні досліді з ткачиками *Oncha quelea* показали, що латентний період виявлення пролітаючого яструба не відрізняється у однаків та груп з чисельністю від 2 до 30 особин. Але одинаки достовірно частіше ігнорують небезпеку (Lazarus, 1979).

Із зростанням розмірів зграї збільшується кількість несправжніх панік, які підвищують невиправдані енергетичні та часові витрати (Lazarus, 1979).

В якості інших факторів, що підвищують ефективність живлення в групах, можна назвати явище наслідування, соціальної стимуляції і “соціального полегшення” (Рудаков, 1972, Krebs, 1974, Lazarus, 1979, Katz, 1981)

Певні негативні наслідки колективного кормодобування виявлені при вивченні стосунків у зграї припутнів *Columba palumbus*, яка досить довго утилізувала (використовувала) певний тип кормів. Взаємне наслідування утруднює перехід на нові корми, добування яких вимагає зміни стратегії пошуку. Звичайно, більшість зграї, наслідуючи поведінку один одного, продовжує поїдати звичайний корм, і лише невелика кількість особин видозмінює характер пошуку та переходить на живлення новим об’єктом. Але це призводить до фрагментації зграї (Murton, 1971).

Гіпотеза соціального полегшення та соціальної стимуляції живлення зустрічає багато труднощів (Krebs, 1979) і не завжди підтверджується польовими дослідженнями (Rabenold, Christensen, 1979).

Соціальне полегшення - це феномен, який полягає в тому, що одна тільки присутність чи поведінка іншої особини підвищує ймовірність (ступінь) прояву або частоту певної форми поведінки.

Зайонц (Zajons, 1965) поділяє явище соціального полегшення на дві категорії:

- 1) ефект аудиторії (“полегшуючі” особини є пасивними спостерігачами);
- 2) ефект спільної дії (обидві особини беруть участь в однаковій поведінці).

Цей же дослідник проводить приклади соціального полегшення у тварин. У курей, пацюків прояв харчової реакції полегшується при вигляді іншої особини, яка в цей час поживає корм. Виявлено полегшення копулятивної поведінки голубів у присутності іншої копулюючої пари (Larson, 1956)

Іноді присутність іншої особини ускладнює прояв певної реакції. Так під час дослідження певної форми поведінки у тарганів у присутності іншої особини освоєння лабіринту йшло довше, ніж наодинці.

Лекція №7

Угрупування, що базуються на просторовому контакті

План

1. Основні ознаки угруповань, заснованих на фіксованому просторовому контакті.
2. Токовища, або арени. Їхня структура та можливі функції.
3. Колонії, основні типи колоніальності.
4. Можливі функції колоніальності.
5. Стійкі угруповання закритого типу.

ОЗНАКИ УГРУПОВАНЬ, ЗАСНОВАНИХ НА ПРОСТОРОВОМУ КОНТАКТІ

Характерна особливість угруповань, заснованих на фіксованому просторовому контакті, - жорстко фіксоване в просторі розташування кожного члена об'єднання відносно собі подібних.

Таким чином, індивід має можливість перманентних безпосередніх контактів з небагатьма особинами, навіть якщо їх загальна кількість дуже велика.

Постійні, а, значить, і персоніфіковані взаємодії можливі в основному між найближчими сусідами, і тільки в цих елементарних ланцюгах системи можна очікувати передбачувані стосунки.

Особини що віддалені одна від одної в просторі, об'єднані опосередкованими соціальними зв'язками. Ці опосередковані зв'язки (особливо у випадку, коли угруповання досить велике), складаються в специфічний "ефект маси", що є, по суті, безсумнівною загрозою дезорганізації, руйнуванню угруповань.

На відміну від тимчасових агрегацій та стійких замкнених угруповань, в яких індивіди, що їх складають, можуть майже необмежено переміщуватись один відносно одного ("дифузний тип"), такі об'єднання мають своєрідну "комірчасту" будову.

В топологічному змісті – це скупчення (конгломерати) маленьких територій, кожна з яких часто індивідуалістично використовується єдиною особиною або ж сімейною групою. Такий тип стосунків іноді йменують "парасоціальною" (Wilson, 1975).

Необхідна умова для формування подібних конгломерацій – досить тривала прихильність індивіда до обраної ним ділянки місцевості, використання якої потребує мінімуму ізоляції від інших членів угруповання. Особина змушена залишатись на одному місці й у тому випадку, якщо її потомство не здатне до активного переміщення та потребує тривалої охорони і турботи. Звідси стає зрозумілим, чому конгломерації – це, здебільшого, скупчення репродуктивних комірок (чарунок). Подібними є "колонії" нагнізних та напіввыводкових птахів, "ліжбища" ластоногих, "територіальні угруповання" риб, які являють собою сезонні переривчасто-наступні угруповання, що формуються на період розмноження.

До них можна віднести й ті групи ссавців, які не тільки в сезон розмноження, але й поза ним пов'язані з постійними індивідуальними сховищами та утворюють, таким чином, абсолютно наступні (стабілізовані) угруповання. Мова йде про так звані "колонії" у деяких гризунів (полівки, бабаки, ховрахи, лугові собачки).

До складу конгломерацій ми віднесемо скупчення невеликих репродуктивних територій, які утримуються самцями протягом цілого року чи, або частіше, лише в сезон розмноження. Це так звані токи, або токовища. Необхідна й достатня умова формування токовищ, як і колоній, - явище "психологічного дефіциту" простору: зручною для існування індивіду стає лише та територія, місцевість, яка достатньо щільно заселена конспецифічними особинами (один із наслідків "принципу Оллі").

Подібність між токовищем і колонією не є лише тільки зовнішнім структурно-типологічним ізоморфізмом. По суті, колонія в період зародження є нічим іншим, як токовищем, особливо якщо особина, що хоче привабити шлюбного партнера, готує ще й

місце для майбутнього потомства. Такими є колонії ткачків, у яких побудова та рекламування гнізд самцями є невід'ємною частиною шлюбної демонстраційної поведінки.

У проміскуїтетних видів (деякі птахи, морські слони, крилани) токовище перетворюється на колонію, якщо самка починає розмножуватись безпосередньо на місці колективних демонстрацій самців.

Фіксована просторова локалізація індивіду чи сім'ї по відношенню до решти особин, які складають колонію чи токовище, чинить безперечний вплив на долю членів об'єднання, а саме, на їх репродуктивний успіх. Цей успіх буде відрізнятися у тварин, які зайняли ділянку в центрі чи на периферії поселення, в зонах з неоднаковою щільністю населення, по сусідству з особинами, які відрізняються за ступенем агресивності.

АРЕНИ, АБО ТОКОВИЩА

Токовища – це переривчасто-наступні угруповання самців, які відвідуються самками, готовими до парування.

Справжні токи найбільше властиві птахам. Вони описані лише для 5 рядів (з 27) та 7-10 родин (з 141).

Для деяких видів із тих самих таксонів (+ ще 1 родина) характерні так звані розріджені арени. Але в цілому справжні та розріджені токовища досить рідкісні й у птахів. Ще менш звичайні вони у ссавців, де знайдені лише у декількох видів рукокрилих (Chiroptera) та парнокопитних (Perissodactyla), тобто, у 2-х рядах із 17. Близькі аналоги до справжніх та розріджених токів відомі у безхвостих (рідше – у хвостатих) амфібій; більш віддалені аналоги можна притаманні риbam та деяким комахам.

Самці, що знаходяться на токовищі, більшу частину часу присвячують різноманітним екстравагантним демонстраціям (стрибки, похлопування крилами, ритуальні турніри), які у багатьох видів супроводжуються складною вокалізацією. Спалахи демонстраційної поведінки, що чергуються з періодами відносної інактивності, високо синхронізовані навіть за відсутності самок. Демонстрації стають більш інтенсивними при появі на току самки чи групи самок. У деяких видів (*Nyala ebraccata*) описане явище так званого “статевого паразитизму”: самці, що самі не демонструють, намагаються, і часто дуже успішно, паруватись із самками, яких привабила на токовище група демонструючих самців.

Структура та організація токовища

Просторово-демографічна структура справжнього токовища досить одноманітна у багатьох неспоріднених видів.

Кожен самець під час перебування на току додержується власної території з чітко визначеними межами, яку він активно охороняє

Розмір території не є суворо видоспецифічною ознакою: за решти рівних умов вона тим менша, чим більше самців на току; а токовище збирає тим більше самців, чим вища загальна чисельність та щільність даної локальної популяції.

Кількість самців на току звичайно варіює в таких межах: 6-12 у дупеля (*Capella media*), від 2-3 до 60 у тетерука (*Lyrurus tetrix*), від 7 до 40 у гострохвостого (*Pediacetes phasianellus*) та великого лугового тетерука (*Tympanuchus cupido*). У крилана-молотоголовця (*Hipsignatus monstrosus*, Chiloptera) на току іноді присутні 130 самців.

Діаметр території самців дорівнює приблизно 90-95 см у квакші (*Nyala regilla*); 7-20 см у *Tympanuchus cupido*.

У деяких видів (жовтозобика *Tringites subruficollis*) самці іноді утворюють рухливі розріджені токи, що об'єднують самців декількох (2) видів.

Розміри територій у центрі токовища, звичайно, мінімальні і збільшуються до периферії. Власники більш великих периферичних територій звичайно тримаються в тій

частині своєї ділянки, яка ближча до малих центральних територій. Із-за цього в центрі току концентрація самців максимальна.

Крім центральних та периферичних територій, які мають чіткі межі в просторі й часі, на околиці току епізодично виникають тимчасові території самців із непостійними межами. Ці території не відвідуються самками. Вони належать самцям, які бувають на токовищі епізодично, переходячи з одного току на інший. Це самці 1-го року життя у багатьох тетеревиних, самці-сателіти у турухтана (*Philomachus pugnax*).

У деяких видів птахів та рукокрилих самці збираються на току лише в певний час (звичайно вранці або ввечері), і таке синхронізоване чергування періодів токування та годівлі дозволяє кожному самцю зберігати за собою свою індивідуальну ділянку. Якщо самець відсутній на токовищі тривалий період, його периферія може бути зайнята іншим, новим претендентом. Особлива конкуренція спостерігається в центральних територіях.

Існують інші механізми забезпечення наступності існування току в традиційному місці. У антилопи пуку *Adenota sob thomasi* традиційний тік складається максимум із 30-40 територій, діаметром 10-20 м (до 30 м) кожна, тоді як кількість самців - претендентів набагато вище (460-660).

У результаті конкуренції та за рахунок вичерпання сексуальних можливостей самців відбувається постійна зміна хазяїв території. Найбільш зручні, привабливі ділянки переходять від одного самця до іншого приблизно 1 раз на 10 днів протягом всього року.

Самці, що покинули токовище, залишаються поблизу й надалі можуть знову виборювати і отримувати право на індивідуальну ділянку.

Тривале зберігання постійного континууму самців (або, у крайньому разі, його ядра), на певному току сприяє встановленню певних персональних зв'язків. Між господарями сусідніх територій нерідко виникають стійкі стосунки домінування-підлеглості, і за цей рахунок відкриті конфлікти зводяться до мінімуму. Такі особини можуть спільно покидати територію на час годівлі та одночасно повертатись на свої території. Персоніфікація стосунків між самцями сприяє, мабуть, підтриманню стійкої просторової структури току, яка, в свою чергу, є важливим фактором репродуктивного успіху окремих самців та всього дему, центром якого є токовище.

Крім традиційних токів, які існують в одних і тих же місцях протягом багатьох років (більше 20 років у манакіна *Manacus manacus*, не менше 13 років у антилопи *Adenota sob thomasi*), в ареалі певної локальної популяції можуть виникати нові, як правило, тимчасові, токи. У *Adenota sob thomasi* термін їх існування 1-3 роки.

Іноді, у деяких видів, знайдені токовища юнаків, які не відвідуються самками. Іноді вони об'єднують самців декількох споріднених видів. Створення таких "юнацьких токів", скоріш за все, пов'язане з тим, що молоді самці 1-го року життя намагаючись приєднатись до постійного току, зазнають нападок старших самців-резидентів. Але все-таки іноді молодим самцям також вдається зайняти територію на постійному току, хоча і в більш пізніші терміни сезону розмноження. З цієї причини репродуктивний успіх самців 1-го року нижчий, ніж у дорослих, хоча гонади як одних, так і інших продукують цілком дозрілу сперму.

Самки відвідують токи поодиночі або групами. Звичайно, для них найпривабливішою зоною є центральна частина току з найбільшою концентрацією самців. Центральні, найбільш зрілі самці, проводять максимум копуляцій – 85-90%.

Одна й та ж самка може в різний час паруватися на різних токовищах, і лише у пуку *Adenota sob* і самці, і самки тісно прив'язані до свого єдиного токовища. Тобто, у цього виду дем, утворений навколо традиційного току, по суті, являє собою повністю замкнену генетичну комірку чисельністю близько 1 тисячі особин.

Вважається, що високий репродуктивний успіх центральних самців забезпечується їх високою агресивністю. Іноді це припущення дійсно підтверджується емпірично (Lill, 1974; Floody, Arnold, 1975). Однак така закономірність не виявлена іншими дослідженнями (Rhyn, 1973). А при вивченні тетерука *Lirurus tetrix* вдалося показати, що висока агресивність

самця може негативно впливати на його репродуктивний успіх: такий самець втрачає багато часу на конфлікти з сусідами, і менше – на взаємодію із самками.

Поведінка самців на токовищі, звичайно, не містить великої кількості елементів відкритої неприхованої агресії. Багато авторів підкреслюють, що моторні та акустичні демонстрації самців-резидентів високоритуалізовані і лише іноді призводять до справжніх бійок.

На думку Д. Сноу (Snow, 1962) сама можливість існування току зобов'язана стійкому балансу соціабельності та помірної агресивності його постійних членів.

Звичайно, основною функцією току є полегшення пошуку статевого партнера для самки, гарантія її запліднення протягом репродуктивного циклу. Крім того, скупчення самців на току сприяє їх взаємній сексуальній стимуляції.

КОЛОНІЇ

Цей термін використовується в дуже широкому змісті: застосовується до репродуктивних (а іноді – до нерепродуктивних) угруповань різноманітного характеру.

Згадаємо, що колоніями називають також утворення, що виникають шляхом нестатевого розмноження (брунькування) у багатьох безхребетних та покрівників: інфузорій, олігохет, граптолітів, асцидій, вогнетілок тощо.

У визначенні колоніальності підкреслимо контактний характер об'єднання особин чи сімейних груп, та існування чітких просторових хіатусів між сусідніми угрупованнями, які розташовані в достатньо гомогенному середовищі. Це означає, що ділянки місцевості, заселені з високою щільністю, мають для інших конспецифічних особин, безсумнівно, більшу привабливість (хоча сусідні угіддя в силу тільки випадкових причин не привабили перших поселенців).

Поблизу колоній існує надлишок претендентів, що не розмножуються. В колоніях існує висока варіабельність параметру щільності як у різних видів, так і в межах одного виду і навіть однієї локальної популяції. Таким чином, визначаючи даний вид чи популяцію як “колоніальну”, дослідник керується, скоріше, своєю інтуїцією, порівнюючи даний вид з видом, що дійсно є колоніальним.

Розосередження особин (сімейних груп) всередині колонії може регулюватися або механізмами територіальності (розріджені колонії), або на основі збереження індивідуальної дистанції (компактні колонії), або з використанням обох цих принципів, розмежування яких іноді досить умовне.

Основні структурні типи колоній

- 1. Абсолютно наступні угруповання, всередині яких особини обох статей охороняють індивідуальні ділянки.** Зустріч самців та самок відбувається тільки в момент копуляції. Це ховрахи (р. *Citellus*), гоферові (*Geomidae*), деякі нориці (р. *Microtus*), пищухи (*Ochotona rufescens*) із зайцеподібних. Індивідуальні ділянки, які включають в себе і персональні сховища, і кормові угіддя, перекриваються у більшій чи меншій мірі.
- 2. Абсолютно наступні угруповання, які складаються із полігінних (рідше моногамних) сімейних груп з молодняком 1-2 поколінь.** Такі групи іноді визначаються як “гареми” чи “котерії”. Кожна група утримує та захищає власну, досить значну територію. Серед *Sciuridae* це бабаки – *Marmota*, лугові собачки *Synomis*. Групові ділянки, де вони мешкають, використовуються як кормові угіддя та нерідко частково перекриваються.
- 3. Сезонні, звичайно, переривчасто-наступні угруповання особин, що розмножуються.**
А. Сукупність самців, які охороняють індивідуальні поліфункціональні території типу А навколо своїх кладок чи виводків (багато видів риб).

Б. Сукупність репродуктивних самок. Павукоподібні (*Metabus gravidus*), комахи (попелиці, поодинокі оси та бджоли), птахи (воронячі дрозди р.*Cassidix*, касики р.р. *Cacicus*, *Lumnostinops*), ссавці (*Chiroptera*). Пари не утворюються. Самці вільно переміщуються в колонії чи по периферії. Індивідуальна зона, що охороняється самкою навколо гнізда чи виводка, звичайно не використовується для збирання їжі.

В. Скупчення моногамних пар, що розмножуються. Ця ситуація найбільш характерна для птахів, але відома й для деяких риб (серед *Cichlidae*). Охороняється або лише гніздо, або досить велика територія навколо гнізда, яка використовується як кормова ділянка.

Г. Скупчення полігінічних сімейних груп (“гаремів”). Серед птахів – багато видів із родин *Icteridae* і *Ploceidae*. Серед ссавців - деякі рукокрилі (листонік *Phyllostomus hastatus*), багато ластоногих (*Pinnipedia*). Окремі випадки відомі для рептилій (морські ігуани *Amblyrhynchus cristatus*; кавказька агама *Agama saucasica*). Охороняється територія як і у випадку ЗВ.

Існує думка (Панов Є. М.), що колоніальність найчастіше не стільки часткова ознака виду, а загальна властивість великої таксономічної групи. За даними Дж. Крука (Crook, 1965), колоніальні види відомі у 27 з 141 родини птахів (близько 19%), за підрахунками Є. Панова – у 47 з 171 родини (28%). Таким чином, колоніальне гніздування абсолютно не властиве приблизно 25% родин птахів та більше ніж половині (приблизно 60%) рядів птахів. Колоніальність притаманна для представників 5 рядів (15% від загальної кількості у класі Птахи). Це ряди пінгвінів, Трубноносих, Веслоногих, Лелекоподібних, Ржанкоподібних. У чисельному ряді Горобцеподібних колоніальність властива лише 6% видів, з яких більше половини належать двом родинам: ткачикових *Ploceidae* та американським іволгам *Icteridae*. Колоніальне гніздування на думку Д. Лека (Lack, 1967) переважно притаманне морським птахам (93% видів морських птахів є колоніальними).

Термін «колонія» найчастіше вживається у загальному змісті. Однак, подібні угруповання майже ніколи не бувають просторово гомогенними: всередині кожної з них можна виділити дрібніші підрозділи, які формують певну ієрархію структурно-топологічних одиниць. Комплекс декількох великих компактних угруповань (власне **колонії**), які знаходяться у сфері взаємного зорового сприйняття та пов'язані функціонально, зручно називати **поселенням**. Декілька поселень складають **локальну популяцію**, яка звичайно відмежована від інших таких популяцій у тому випадку, якщо кожна з них прив'язана до ділянки місцевості «острівного» типу (Печера, острів, куртина лісової рослинності серед відкритого ландшафту тощо). Що стосується власне колонії, то вона, як правило, розпадається на декілька дрібніших угруповань – **субколоній** першого порядку, які, в свою чергу, можуть складатися з субколоній другого, третього і т. д. порядків. Мінімальною одиницею колонії є тісна **група**, що складається з декількох особин чи сімей, всередині якої і здійснюється основна частка персоналізованих взаємодій («репродуктивна група» (Oelke, 1975)). Якщо межі колонії (у меншій мірі – субколонії) звичайно окреслюються достатньо однозначно, а кордонами локальної популяції є природні абіотичні рубежі, то для виявлення меж поселення необхідним є критерій функціонального зв'язку. Кількість особин у поселенні та в колонії (локальній популяції) не є, очевидно, видоспецифічною ознакою – неможливо передбачити верхню межу їхньої чисельності.

МОЖЛИВІ ФУНКЦІ КОЛОНІАЛЬНОСТІ

Колоніальність передбачає:

1. Оптимізацію живлення за рахунок взаємного оповіщення членів поселення про локальні місця тимчасового багатства кормів.
2. Оптимізацію розмноження в результаті масової сексуальної стимуляції та його синхронізація (“ефект Дарлінга”).
3. Оптимізацію захисту від хижаків шляхом об'єднання зусиль у їх відлякуванні.
4. Оптимізацію турботи про потомство на основі кооперації дорослих членів поселення.

5. Забезпечення терморегуляції особин та зниження рівня тепловитрат (у деяких птахів та рукокрилих).

СТІЙКІ УГРУПОВАННЯ ЗАКРИТОГО ТИПУ

Загальна особливість цих угруповань – тривале, багаторічне існування постійного контингенту особин. Всі члени угруповання або деякі з них виявляють антагонізм до чужинців, активно протидіють еміграції. Збагачення групи новими членами відбувається, в основному, за рахунок включення до неї нащадків особин-старожилів.

Таким угрупованням характерний високий рівень міжіндивідуальних зв'язків. Всередині угруповань виникають різноманітні альянси та коаліції, засновані на родинних зв'язках, на прагненні до підтримки один одного та на інших персональних мотивах.

З часом, коли молодняк дорослішає та набуває власного соціального статусу в групі, відбувається постійний перерозподіл соціальних ролей, змінюється склад альянсів та розподіл сил у групі.

Подібні угруповання можуть істотно відрізнитись одне від одного за багатьма ознаками. Деякі об'єднання зберігають постійний склад не більше 1-2 років, тоді як в інших персональний контингент суттєво не змінюється протягом 10 років і більше. Стабільність складу групи та рівень персоналізації зв'язків визначаються як дією соціальних механізмів, так і морфо-фізіологічними факторами (наприклад, середньою тривалістю життя особин).

Зрозуміло, що в демі дрібних гризунів із середньою тривалістю життя 1 рік персоніфікація зв'язків не може досягти такого рівня, як у приматів з тривалістю життя декілька десятків років.

Оскільки з загальною тривалістю життя пов'язана і тривалість онтогенезу, процеси соціалізації молодняка у видів-«довгожителів» значніше впливають на динаміку внутрігрупових зв'язків, ніж у видів з недовгим життям. У видів r-типу із значною плодючістю, нетривалим періодом життя та коротким періодом статевого дозрівання виправданий високий темп еміграції, яка супроводжує кожний наступний цикл масового розмноження. Якщо б не було цього, кожне локальне угруповання у короткий термін розрослося б настільки, що викликало миттєву переексплуатацію ресурсів та, зрештою, загибель усієї популяції. Очевидно, лише невелика кількість емігрантів може увійти до складу інших, сусідніх демів, тому що їх основна маса гине в період міграції чи залишається в якості нетериторіальних аутсайдерів.

У видів з типовою K-стратегією (відносно низький темп розмноження, тривале дозрівання молодняка) нащадки можуть залишатися у складі батьківського угруповання. Ці передумови до розростання угруповання реалізуються в тому випадку, якщо їм не перешкоджає антагонізм старожилів у ставленні до нових членів зі складу молоді. Порівняння видів з r- та K-стратегіями ілюструє першу, однак занадто схематичну відмінність між «абсолютно наступними відносно стабілізованими» та «абсолютно наступними зростаючими» угрупованнями.

Насправді ж між цими ідеалізованими типами легко відшукати багато проміжних випадків, які утворюють поступовий ряд у відповідності до особливостей процесів еміграції. Таким чином, цей ряд можна поділити на наступні гіпотетичні етапи:

1. Нащадки самки, яка народжує наодинці, моногамної сім'ї чи полігінічної комірки емігрує ще до настання статевої зрілості. Причина еміграції полягає у зростанні антагонізму дорослих особин щодо молодих, а у нащадків - між собою.
2. Нащадки залишаються на ділянці проживання самки (чи обох батьків), навіть досягнувши періоду статевої зрілості. Подальша доля молодих самок і самців різна. У ссавців самки можуть увійти до складу цієї ж сімейної комірки як повноправні особини, що розмножуються. Самці ж або відсторонюються від сфери розмноження

під тиском агресивності батька (самця – засновника комірки) і надалі вимушені емігрувати, або беруть участь у розмноженні епізодично, залишаючися в ролі підлеглих особин.

3. Молодняк обох статей залишається у складі вихідної сімейної групи до кінця життя. Репродуктивний успіх цих особин (особливо самців) залежить від їхнього віку. Антагонізм між самцями редукований.
4. Склад групи поповнюється не тільки нащадками її членів, але й нерідними особинами обох статей.

До замкнених угруповань можуть бути віднесені моногамні та полігамні сім'ї, склад яких залишається постійним протягом 1 або декількох сезонів розмноження. Якщо нащадки виселяються з ділянки батьків у перші місяці життя, формування довготривалих колективів з диференційованими соціальними ролями неможливе. Однак, і в цьому випадку збільшення групи може відбуватися за рахунок приєднання до пари, що розмножується, неспоріднених за походженням особин-“помічників”.

Якщо молодняк залишається в групі до настання статевої зрілості, можуть виникати більш складні об'єднання, які називають “угруповання з різними за віком самцями” (age-graded male groups). Серед них можна виділити:

- 1) Моногамні комірки, в яких репродукція в нормі здійснюється однією парою особин-засновників (у воронових, мангустів, напівмавп (індрі), вузьконосих мавп Старого Світу тощо).
- 2) Полігінічні комірки, в яких репродукція в нормі здійснюється одним самцем-засновником та декількома самками (бабаки (*Mormota*), кролики (*Oryctolagus*), парнокопитні (*Camelidae*, вікунья), непарнокопиті (*Equidae*, зебри), примати: павіани (*Pavio*), мандрили (*Mandrillus*), колобуси (*Colobus*), хижі: бура гієна (*Hyuena brunnea*) тощо).
- 3) Коли молоді статевозрілі особини не тільки присутні в групі в якості повністю підлеглих особин, але й беруть участь у розмноженні, виникають “багатосамцеві” угруповання, які об'єднують декілька десятків або сотень особин обох статей. Кількість самців у таких групах може збільшуватись як за рахунок молодих особин, народжених в групі, так і за рахунок об'єднання (тимчасового чи стійкого) декількох субгруп, у кожній з яких присутні один чи декілька самців (австралійська сорока (*Gymnorhina tibicen*), вовк (*Canis lupus*), гієновий собака (*Lusaon pictus*), макака (*Macaca*), павіан (*Pavio*), горила (*Corilla*)).
- 4) Замкнені угруповання, які протягом більшої частини року складаються тільки із самок (стерильних та тих, що розмножуються). Самці з'являються епізодично і після запліднення фертильних самок зникають із складу групи або знищуються (бджола медоносна *Apis mellifera*, у мурашок роду *Dorylinae*).

Груповий спосіб життя сам по собі не створює умов абсолютного та однозначного оптимуму, а в деяких випадках навіть несе приховану загрозу для майбутнього особини та її нащадків. Будь-яке угруповання тварин – це суперечлива система, що побудована на інтимних та перманентно мінливих стосунках між елементами, що входять до його складу.

Лекція №8

Сексуальні стосунки особин як фактор внутріпопуляційної інтеграції План

1. Класифікація сексуальних стосунків.
2. Різноманітність репродуктивних стратегій у тваринному світі:
 - 2.1. Проміскуїтет.
 - 2.2. Полігінія.

2.3 Поліандрія.

2.4 Моногамія.

3. Вплив гормонів на репродуктивну поведінку хребетних тварин.

КЛАСИФІКАЦІЯ СЕКСУАЛЬНИХ СТОСУНКІВ У ТВАРИН

У роздільностатевих організмів необхідність зустрічі самця й самки для продовження роду є універсальним джерелом формування угруповань. У найпростішому випадку таке угруповання налічує всього лише 2 особини, що об'єднані нетривалими зв'язками. У процесі розвитку спільної турботи про потомство ці зв'язки стають більш тривалими, а кількість членів групи збільшується за рахунок молодняку 1-го чи 2-х поколінь.

Розрізняють 4 основних типи стосунків між статями: проміскуїтетні (вільна, нерегламентована зміна статевих партнерів і самцями, і самками); полігінія (вільна зміна партнерів самцем, але не самкою); поліандрія (вільна зміна партнерів самкою, але не самцем); моногамія.

Ця класифікація заснована лише на зовнішніх ознаках та є досить умовною. Навіть у межах однієї популяції можуть зустрічатись різні способи стосунків між статями. Тобто, в природі існує рухливий характер та взаємопроникнення різних типів статевих стосунків.

Одноманітність, видоспецифічність статевої поведінки особини в більшій мірі обумовлені повторюваністю соціальних умов, за яких певний тип поведінки найбільш ймовірний. При зміні цих умов ("соціальної матриці") сексуальні потенції індивіда можуть бути реалізовані багатьма способами, іноді дуже далекими від "типового".

Наприклад, деяким хижим птахам властива моногамія. Але за умов локального зсуву співвідношення статей у бік самок, можуть виникати полігінічні групи, що об'єднують до 7 самок з 1 самцем (Kraan, Strien, 1969).

Тобто, існує ряд факторів, одні з яких заохочують, а інші – забороняють, протидіють реалізації тих чи інших варіантів соціосексуальних стосунків.

До таких факторів віднесемо:

1. Локальна щільність популяції: за всіх рівних умов підвищення щільності популяції повинне стимулювати проміскуїтет чи полігінію, тоді як помірна чи невисока щільність підсилює тенденції до моногамії.
2. Локальні зсуви в третинному чи четвертинному співвідношенні статей у бік самок сприяє полігінії чи проміскуїтету, в бік самців – поліандрії.

Нагадаємо, що первинне співвідношення статей – це співвідношення самців і самок в момент запліднення, вторинне – наприкінці періоду батьківського опікування, третинне – серед дорослих, що не розмножуються, четвертинне – в частині популяції, що розмножується.

ПРОМІСКУІТЕТ

Цей тип сексуальних стосунків притаманний тваринам різних таксонів. У безхребетних детермінований проміскуїтет зустрічається у тих груп, в яких обидва типи гамет або тільки спермії викидаються в зовнішнє середовище (гідри, голкошкірі, двостулкові молюски). Такий тип проміскуїтету характерний також для ланцетників, асцидій, круглоротих та риб. У комах нормою є багаторазове парування самців протягом одного сезону розмноження. Триденний самець *Drosophila melanogaster* упродовж доби може запліднити до 10 самок. Самки, навпаки, у багатьох видів паруються лише одноразово за сезон чи за все життя (цьому сприяє можливість довготривалого зберігання сперми в сім'яних резервуарах самки; втрата привабливості самок заплідненої для самців; активне уникання самками повторних копуляцій тощо).

Однак у певних видів запас сперми, необхідний для запліднення дозріваючих яєць, може бути отриманий самкою лише в результаті парування з декількома самцями.

Самка *Apis mellifera* при першому шлюбному польоті парується послідовно з 4-7 трутнями. Якщо в результаті одержаний нею запас сперми не досягає норми (приблизно 6 млн. сперматозоїдів), то самка ще 1-2 рази влітає на повторне парування. Багаторазові парування описані як для суспільних, так і для поодиноких комах, ракоподібних, павукоподібних, багатоніжок. У деяких видів крабів, тривалість життя яких становить 6-7 років чи більше, самка парується 1 раз за все своє життя (у їхніх статевих шляхах сперма зберігається багато років).

Проміскуїтет, характерний для риб та амфібій, у рептилій не є правилом. У черепаха сперма від першого парування зберігається протягом всього сезону розмноження. У степовій черепахи *Testudo horsfieldi* самці паруються багаторазово, але самки уникають повторних копуляцій (Панов, Галіченко, 1980). У ящірок сперма у сім'яприймниках самки залишається життєздатною до 81 днів, однак її запасів не вистачає для повного запліднення другої та особливо третьої кладки.

У птахів і ссавців проміскуїтет зустрічається досить часто. Проміскуїтет у птахів описаний у таких варіантах:

1. Самці тримаються поодиночки на індивідуальних токових майданчиках (display grounds), приваблюючи самок інтенсивною вокалізацією. Місце токування знаходиться посередині значної території, на якій проживає самець. Самки відвідують самців групами (наприклад, у фазана), або, частіше, поодиночки (Куроподібні з родини *Tetraonidae* (рябчик, тетерук, глушець) та *Phasianidae* (звичайний фазан, павич).

Звичай, самці не чують і не бачать один одного, але у деяких видів вони епізодично збираються разом на кордонах своїх ділянок на колективні токовища (глушець *Tetrao urogallus*, дрохва *Otis tarda*).

2. Справжні токовища відомі у 6 видів куроподібних із родини *Tetraonidae*. У куликів родини *Scolopacidae* (турухтан, дупель), у колібрі, серед горобиних – у 3-х родин *Cotingidae*, *Pipridae*, *Tyrannidae* з Південної Америки токовища являють собою компактні угруповання демонструючих самців. У трипалок *Turnicidae* (Журавлеподібні) колективні токовища формуються самками.

3. Цей варіант проміскуїтету має місце у американських іволг *Icteridae* (воронячі дрозди, касики). Касики – птахи розміром із шпака, забарвлені в контрастні поєднання чорного, жовтого, оранжевого кольорів. Самки менші за самців і мають непомітне забарвлення. Гніздяться у лісах Центральної та Південної Америки. Звисаючі закриті гнізда, які будують тільки самки, розташовані поряд одне з одним. Самці тримаються на периферії гніздового дерева або на сусідніх деревах, не охороняючи індивідуальних територій. Закінчивши побудову гнізда, самка на деякий час залишає колонію та парується за її межами. У період будівництва гнізд співвідношення самок і самців становить 1,5:1, під час інкубації більшість самців емігрує і самки помітно переважають (20:1).

4. Облігатний чи факультативний проміскуїтети – звичайне явище у видів, які утворюють комунальні комірки. Останні об'єднують, звичайно, по декілька птахів обох статей, причому всі самки відкладають яйця в одне гніздо. У дятла *Melanerpes formicivorus* самка, звичайно, парується поспіль із двома самцями.

5. Проміскуїтете у американських іволг з роду *Molothrus* поєднується з гніздовим паразитизмом. Безладне парування відбувається у зграях, які існують протягом усього року. Самки не будують гнізд і відкладають яйця до гнізд інших горобиних з родин *Icteridae*, *Parulidae* тощо. Очевидно, помірний проміскуїтет властивий і паразитичним зозулям (*Cuculus canorus*).

6. Факультативний проміскуїтет описаний у багатьох видів, для яких норма – моногамні чи полігінічні стосунки. Це стосується видів, які практикують територіальність у процесі розмноження, і видів, які є колоніальними (альбатроси, баклани, чаплі, ібіси, мартини, ластівки, граки та інші).

У ссавців проміскуїтет є пануючим типом статевих стосунків і набуває найрізноманітніших форм. Основні передумови – високий сексуальний потенціал самців і

багаторазовість копуляцій самки в період еструса. Самець альпаки *Lama guanicoe* може за 3 місяці, копулюючи 1 раз на 3 дні, покрити більш ніж по 1 разу 75 самок, з яких близько 86% стають вагітними. Парування самки за період тічки з декількома самцями встановлено у видів з найрізноманітнішими типами соціальної організації (в тому числі – і з системою токовищ), що відносяться до рядів Хижих, Ластоногих, Парнокопитних, Гризунів, Рукокрилих, Приматів.

У сірого пацюка *Rattus norvegicus* багаторазовість копуляцій – необхідна умова запліднення. У нориць *Clethrionomys glareolus* в умовах експерименту вагітність наступала набагато швидше при паруванні самки по чергово з декількома самцями, ніж при копуляції тільки з одним самцем.

ПОЛІГІНІЯ

Виділяють 2 варіанти полігінії: гаремну та територіальну (Wittenberger, 1979). В обох випадках полігінія може бути одночасною (самець контактує більш ніж з одною самкою одночасно) чи послідовною (самки, що контактують з самцем, змінюють одна одну протягом репродуктивного сезону).

Далеко не завжди можна провести межі між полігінією, (особливо послідовною гаремною) та проміскуїтетом. Більш чітка категорія – одночасна територіальна полігінія. Її необхідними умовами є:

- 1) жорстка територіальність самців, які охороняють межі постійної, чітко окресленої ділянки;

- 2) помірна територіальність самок, які займають постійні ділянки дещо менших розмірів, ніж територія самця.

Територіальна полігінія – явище досить поширене у придонних риб (цихліди). У морських коників *Hippocampus* та морських голок *Singnathus* декілька самок відкладають ікру у виводкову сумку певного самця (Bellomy, 1968).

Полігінні стосунки зафіксовані у безхвостих амфібій. Всі умови для підтримання територіальної полігінії існують у деревних ящірок, особливо якщо територія самця охоплює все дерево. У кавказької агами *Agama caucasica*, морських ігуан *Amblyrhynchus cristatus* утворюються полігінні комірочки, до складу яких входять самець, що володіє територією, яка добре проглядається, та три самки (Manzur, Fuentes, 1979).

Полігінія у птахів буває облігатною, регулярною факультативною та випадковою.

До облігатно-полігінних ми відносимо такі види птахів, у яких абсолютна більшість (80% і вище) територіальних самців паруються більше ніж з однією самкою. Четвертинне співвідношення статей різко зсунуте в сторону самок (1:1,6 – 1:3,7; 1:4).

У видів з регулярно факультативною полігінією не більше 50% територіальних самців розмножуються з 2-3 самками; частина територіальних самців залишаються самотніми. Третинне співвідношення статей – 1:1,2 – 1:1,5 з переважанням самців, чи 1:1,3 з превалюванням самок.

Серед європейський видів птахів облігатно полігонних немає, регулярна факультативна полігінія притаманна 6 (6,1%) видів.

Усі види птахів, для яких відома територіальна полігінія, відносяться до ряду Горобиних (до 7 з 72 родин). Полігінія у нагнізних птахів може бути ефективною лише тоді, коли самка здатна вигодувати виводок самостійно без допомоги самця.

Навіть у популяціях, де полігінія превалює, частина самців залишається моногамними, а деякі – самотніми. Це означає, що самки віддають перевагу різним самцям. Питання в тому, у чому криється причина подібної вибірковості самок. Найбільш популярна думка, що самка обирає певного самця, орієнтуючись у першу чергу на такі характеристики його території, як багатство корму, забезпеченість схованками, які придатні для побудови гнізда. Ця гіпотеза підтверджується експериментами (Verner, 1964, 1965; Zimmerman, 1966; Панов, Корзухин,

1974; Searcy, 1979). В інших випадках (Willson, 1966, Holm, 1973, Carey, Nolan, 1979) її підтвердити не вдалося.

Загроза, яку несе в собі полігінія для репродуктивного успіху самок, продемонстрована в експерименті по штучному збільшенню щільності гніздувочої популяції мухоловки *Ficedula hypoleuca*. При збільшенні кількості дуплянок в переущільненій популяції зросла кількість випадків загибелі пташенят у тих гніздах, у яких самки вигодовували потомство без участі самця (Torp, 1967). У цього виду самка здатна вигодувати без підтримки самця не більше чотирьох пташенят (Naartman, 1969), тоді як середній розмір кладки складає 5-7 яєць.

У ссавців існує такий тип полігінії, за якого самець лише в період розмноження утримує тимчасовий гарем, не обмежений у своєму переміщенні чітко окресленою ділянкою місцевості. Цей варіант гаремної полігінії широко розповсюджений серед копитних (*Ungulata*). Групу самок можуть супроводжувати декілька самців, з яких один або кілька найсильніших та найактивніших мають максимальний доступ до самок. При цьому молоді самці тримаються далі, на периферії групи (Pfeffer, 1967). Господар гарему зберігає зв'язок з групою самок лише протягом обмеженого часу, поки не реалізований повністю його репродуктивний потенціал. Після цього він може бути заміщений іншим самцем. Як правило, наприкінці періоду гону знижується статевая активність старших вікових груп і підвищується ступінь участі в репродукції молодших самців. Крім того, групи самок нерідко з власної ініціативи переходять від одного самця до іншого.

Крім копитних, подібну систему тимчасових рухомих гаремів виявлено у деяких хижих.

У слонів *Loxodonta africana* групу самок з молоддю часто супроводжує дорослий самець, але його зв'язок з групою нестійкий, тому самки в різний час контактують також з іншими самцями (Shelton, 1965, Laws, 1969).

Замкнені полігінічні комірки, які зберігають свою цілісність з року в рік, а не тільки в сезон розмноження, найбільш характерні для ряду видів приматів із родини *Indridae* і *Cercopithecidae*. Такий тип стосунків, як виняток, зустрічається і в інших групах ссавців. Так, зебри *Equus burchelli* та *Equus zebra* живуть косяками чисельністю до 14-16 особин (в середньому 6-7), кожний з яких складається з одного статевозрілого самця та декількох (3-6) дорослих кобил з лошатами. У бургелієвої зебри *Equus burchelli boehmi* 95% кобил не менше 2-х років залишаються в тих самих табунах, де вони з'явилися на світ. Молоді жеребці до 4,9 років залишаються в табуні в якості особин нижчого рангу та залишають групу з народженням кожного наступного лоша, об'єднуючись у групи однаків чисельністю по 5-10 особин. Молоді кобили виселяються з табуна в період тічки. Їх покривають члени стада однаків без запліднення (воно вперше можливе лише при досягненні кобилою віку 2,5 років). Потім кобили знов повертаються до табуна. При настанні статевої зрілості вони залишають табун назавжди.

Справжня полігінія із збереженням стійких зв'язків між самцем та декількома самками в проміжках між сезонами розмноження, ймовірно, зустрічається у ссавців рідше, ніж різні форми гаремної полігінії. Вона описана у гризунів (у родах *Marmota* (бабаки) та *Synomys* (лугові собачки)), у деяких хижих та нижчих приматів.

ПОЛІАНДРІЯ

Поліандрія – малопоширене явище в тваринному світі. У більшості випадків вона є складовою частиною проміскуїтетної або полігінно-поліандричної репродуктивної системи.

Поліандрія у безхребетних може існувати в такому вигляді.

У деяких голкошкірих *Echinodermata* (морська зірка *Asterina gibbosa*) декілька самців концентруються біля однієї самки та притискуються до її променів так, що сперма потрапляє безпосередньо на яйцеклітини, які викидаються у воду (Беляев, 1968). У дафній *Daphnia* (гіллястовусі, *Cladocera*) у період розмноження до самки нерідко прикріплюються одночасно 2 карликових самця.

Серед комах поліандрія характерна для тих соціальних видів, у яких спостерігається факультативна (рідше облігатна) моногамія. В цих випадках у сім'ї розмножується лише одна самка, що парується з багатьма самцями (бджоли *Apis*).

Аналогічні полігінно-поліандричні системи описані серед птахів рядів Нандуподібних, Тінамуподібних, Журавлеподібних. У реа та тінаму має місце повна реверсія статевих ролей: насиджують кладку та доглядають пташенят тільки самці. У згаданому випадку для самців характерна одночасна полігінія, для самок – послідовна поліандрія. Для куликів відомі декілька варіантів послідовної поліандрії. Поодинокі випадки послідовної поліандрії зафіксовані у 6 видів горобиних та одночасної – у одного. Таким чином, зміна самками самців протягом одного репродуктивного сезону – явище досить звичне. У домового кропивника *Troglodytes aëdon* близько 15% самок почергово гніздували з двома і навіть трьома самцями (Kendeigh, 1941).

Співвідношення статей у цілому ряду поліандричних видів всупереч очікуваному 1:1 чи зсунуте на користь самок (Дементьев, 1951).

МОНОГАМІЯ

Відповідно до загальних уявлень, моногамія тісно пов'язана з функцією турботи про потомство. З іншого боку, моногамія може зустрічатися у видів, в яких самець не бере безпосередньої участі в процесі турботи про потомство. У великій мірі це стосується ссавців, у тому числі з рядів Парно- та Непарнокопитних та Гризунів.

Серед ракоподібних моногамія відома у деяких видів пустельних мокриць (*Hemilepistus cristatus*, *Isopoda*). Самець та самка утворюють постійну пару. Разом вони риють глибоку нору, в якій зберігається стійка температура та вологість; приносять сюди рослинний корм для 80100 нащадків, які розселяються через 2.5 місяці після народження (цей вид живородний) (Бірштейн, 1968).

Моногамія у комах відома як у поодиноких, так і в соціальних видів: жуки-гнойовики, терміти. Самець та самка гнойовика беруть однакову участь у ритті нори, заготовлі запасу їжі для майбутньої личинки, яка вилуплюється з яйця вже за відсутності батьків (Фабр, 1911).

Моногамія у риб – явище досить рідкісне. Серед найбільш чисельної групи кісткових риб *Teleostei* (близько 20000 видів) моногамія в поєднанні із спільною турботою про потомство, відома лише у 8 родин з 245, при чому – тільки у видів із зовнішнім заплідненням (Breder, Rosen, 1966). Цей тип стосунків зустрічається як у прісноводних, так і в літоральних морських видів. У прісноводних цихлідових спільна турбота самця та самки про яйця, які відкладені на субстрат, чи виношування яєць та молоді в ротовій порожнині батьків зустрічається як у африканських, так і в південноамериканських представників цієї родини.

У амфібій відомі лише поодинокі випадки короткочасної кооперації самця та самки в період, що настає після відкладання яєць. Надалі турботу про потомство здійснює або самець, або самка. Такий тип стосунків описаний у безхвостих з родини *Dendrobatidae*. У дереволаза (*Dendrobates pumilio*) самка годує пуголовків, періодично відкладаючи незапліднену ікру (Weygoldt, 1980).

У рептилій випадки справжньої моногамії не описані.

У птахів моногамія є абсолютно домінуючою репродуктивною стратегією та може набувати різних форм.

Найбільш поширений тип моногамії – об'єднання самця та самки на один репродуктивний сезон, протягом якого пара вирощує, як правило, 1-3 виводки (“сезонна моногамія”). При зміні партнерів після кожного гніздування ми маємо справу з “послідовною моногамією” (хатній горобець). Якщо пара не використовує весь репродуктивний сезон і розпадається після єдиного циклу гніздування, ігноруючи ще наявні можливості репродукції, говорять про “короткочасну моногамію” (Carey, Nolan, 1980).

Пара, яка зберігає свою відданість у певному репродуктивному сезоні, може розпастися після його закінчення, і це нерідко призводить до зміни партнерів у наступному році. Це так звана “серіальна моногамія” (Wittenberg, 1979). У випадку “постійної моногамії” пара

поновлюється на наступний рік (за рахунок прихильності обох партнерів до своєї спільної території), або ж партнери не втрачають зв'язок один з одним в позагніздовий сезон і переходять до нового циклу розмноження в попередньому складі.

Постійна моногамія найбільш природно підтримується в осілих видів, у яких самець і самка після закінчення розмноження і до наступного репродуктивного сезону залишаються на своїй гніздовій території (Kunkel, 1974). Перманентне збереження єдності сім'ї можливе і у видів, які щорічно здійснюють тривалі сезонні міграції (гусеподібні з підродин Anseranatinae і Anserinae – гуси, лебеді) (Sherwood, 1967, Prevett, MacInnes, 1980, Scott, 1980).

Багаторічне гніздування з тим самим партнером можливе і у тих видів, у яких самки та самці роз'єднуються під час міграції та зимівлі. У буревісника *Diomedea bulleri* багато пар гніздують в одному і тому ж складі до 8 років поспіль, а відомий максимальний термін існування пари становить 19-23 роки (Richdale, Worham, 1973). Із 57 пар сріблястого мартина *Larus argentatus* 49 зберігались у попередньому складі не менше 3-х років, 3 пари – по 7 років, і одна – 8 років (Drost, 1961).

Небезпідставно припускають, що у видів із схильністю до щорічного відновлення чи перманентного підтримання складу пар, сім'ї зберігаються до смерті одного з партнерів. Однак, навіть у таких видів деякі пари з певної причини розпадаються за життя обох особин. У лебедя-шипуну *Cygnus olor* приблизно 3% особин, що вже розмножувались, змінюють свого партнера (Minton, 1968).

У деяких моногамних видів утворення пар відбувається задовго до початку першого гніздування. У багатьох осілих видів помірної зони пари формуються протягом осені та зими (Панов, 1973). Подібне ж спостерігається у деяких мігруючих видів (качки) (Weller, 1965). У видів з великою тривалістю життя (пінгвіні, трубконосі, гусеподібні, журавлі, мартини) формування пар нерідко відбувається за рік або більше до початку розмноження.

Так, у лебедів *Cygnus olor* тільки 2 пари з 60 розмножувались у рік свого утворення, а решта – не раніше наступного року. Пари, що не розмножувались, розпадаються частіше, ніж ті, що вже гніздували раніше (9% та 3% відповідно) (Minton, 1968). Низький успіх розмноження може стимулювати залишення одним або обома партнерами гніздової ділянки і, як наслідок, розпадання пари. Оскільки у птахів філопатрія (прихильність особини до місця народження або першого гніздування) взагалі менш характерна для самок, вони частіше за самців кидають свого партнера (Verner, 1965, Darley, 1977).

Висока постійність пар не є загальним правилом для моногамних птахів. У багатьох проміжних видів, для яких не характерна філопатрія, щорічне розпадання старих пар з наступним утворенням нових скоріше правило, ніж виняток. Систематична заміна партнерів протягом одного сезону, що не залежить від успіху попереднього гніздування, можлива і в осілих видів (Harris, 1979). Серед них у сороки *Pica pica* розпадається 33% пар. Стимулом розірвання стосунків є поява вакансії (самотня територіальна особина протилежної статі) в кращому місцепроживанні. Зміна партнера не призводить до зниження репродуктивного успіху особини-мігранта (Baeyens, 1981).

Всі типи активності самця й самки, які забезпечують єдність пари та узгоджену діяльність партнерів, визначають як "батьківський внесок" (Trivers, 1972). Батьківський внесок іноді поділяють на 2 категорії (подільний та неподільний). Внесок вважають подільним, якщо турбота з боку батьків може бути направлена переважно на одних членів виводку, одночасно на шкоду іншим (наприклад, при годівлі пташенят, кожний із яких одержує в решті решт рівну або нерівну кількість їжі).

Такі форми активності, як охорона гніздової території, соціальна взаємодія самця й самки, насиджування кладки тощо, які мають однаковий кінцевий ефект для всіх членів виводку, являють собою різновиди неподільного батьківського внеску.

Розподіл обов'язків у парі, що розмножується, неоднаковий у різних видів.

В охороні території беруть участь обидва партнери, але роль самця значніша.

Участь самця у побудові гнізда нарівні із самкою – явище, звичайне у птахів. У багатьох моногамних видів (сорокопутьів Lanidae і кропив'янок Silviidae) самець здійснює більшу роботу в процесі побудови гнізда (Демент'єв, 1940, Gladstone, 1979).

Почергова інкубація яєць самцем і самкою характерна для більшості напіввиводкових та для багатьох виводкових (у нагніздих найчастіше насиджує лише самка). Зміна партнерів на гнізді відбувається з інтервалом від декількох годин (у деяких хижаків), до 1-4-х тижнів (у пінгвінів та трубконосих) (Tickell, Pinder, 1975, Imber, 1976).

Годівля пташенят-поршків здійснюється обома батьками (участь батьків одного і того ж виду може бути неоднаковою). Тривалість періоду годівлі молодняку варіює від 3-4 тижнів у горобиних помірної зони до 13-15 місяців у великих пінгвінів і тропічних веслоногих (Skutch, 1974).

Закінчення годівлі відбувається з ініціативи дорослих птахів. У тих видів горобиних, які виховують більше 1 виводку за сезон, самець піклується та годує пташенят попереднього виводку, поки самка будує друге гніздо та починає насиджувати другу кладку (Young, 1956, Panov, 1974).

Серед ссавців моногамія характерна приблизно лише 1% видів (45 видів), які відносяться до 5 рядів із 17 родин .

Поширення моногамії у класі ссавців

Ряд	Загальна кількість особин	Кількість родин, в яких знайдені моногамні види
Insectivora	7	2
Lagomorpha	2	1
Rodentia	35	3
Carnivora	7	2
Artiodactyla	9	1
Primates	7	5
ВСЬОГО	65	13

Самці беруть безпосередню участь у турботі про потомство (гніздобудування, перенесення малят, принесення корму) мабуть тільки у приматів і хижаків.

Факультативна моногамія можлива й у типово проміскуїтетних видів ссавців. Із 1137 копуляцій, які відмічені за 16 місяців у локальному угрупованні шимпанзе *Pan troglodites* в Танзанії, тільки 2% мали місце між особинами, об'єднаними у тимчасові пари (Tutin, 1979).

Нагадаємо, що більшість фактів свідчать про активний вплив гормонів на репродуктивну активність хребетних. Наприклад, поява репродуктивної активності хребетних корелює із збільшенням розмірів ендокринних залоз та посиленням їх секреторної активності. У тварин, що розмножуються в певний період року, саме в період репродуктивної активності відбувається збільшення статевих залоз та певні клітини починають виділяти секрет. Як показують дослідження, частота та інтенсивність статевої поведінки після гонадектомії зменшується. Однак швидкість цього зменшення значно відрізняється у різних видів. Ін'єкції чи імплантації певних гормональних препаратів підвищують частоту репродуктивних реакцій. Нобль та Цитрін (1965) показали, що у курчат-самців після ін'єкції пропіонату тестостерону спостерігаються прояви форми поведінки, які притаманні дорослим півням (кукурикання, парування тощо), а курчата-самки після ін'єкції естрогену починають приймати позу «підставлення». Схожі результати були одержані і для ссавців. Кастровані нестатевозрілі самці пацюків не виявляють статевої поведінки, однак після введення андрогенів ця поведінка відновлюється. Так само у кастрованих самок пацюків після введення естрогену та

прогестерону відновлюється готовність до парування (Біч (1948), Ейснер (1960), Лерман (1961), Янг (1961)).

Гормони впливають на поведінку різними шляхами. Один з механізмів дії гормонів, запропонований Лешлі, полягає в їхньому впливі на розвиток нервових зв'язків. У деяких випадках гормони впливають на поведінку, викликаючи зміни в периферійних органах, від яких сенсорна інформація потрапляє до центральної нервової системи. Наприклад, один з можливих шляхів, яким андрогени впливають на статеву поведінку пацюків, - зміни чутливості пенісу (Біч, Левінсон). Інший приклад подібного впливу гормонів на поведінку, обумовлений периферійним ефектом, - гніздобудівна поведінка канарки під час її утримання у клітці. У цього виду стимуляція, що одержується безпосередньо від самого гнізда, яке вона будує, має значний вплив на різні сторони наступної репродуктивної поведінки, наприклад, на ступінь прояву гніздобудівної поведінки, вибір матеріалу для гнізда, час відкладання яєць тощо. Ефективність подразників від гнізда посилюється розвитком насідної плями – у самки на черевці випадає пір'я, це місце починає посилено забезпечуватися кров'ю та одночасно ставати більш чутливим до тактильних подразнень. Ці зміни у насідній плямі знаходяться під гормональним контролем. Таким чином, гормони впливають на поведінку частково через вплив на насідну пляму.

Ще один приклад – вплив естрогенів на домінування в групі шимпанзе. Як стало відомо, естрогени знижують ієрархічний статус кастрованого самця, але підвищують ранг кастрованої самки. Вважається, що останнє відбувається внаслідок того, що ін'єкція естрогену викликає набубнявіння «статевої шкіри». Берч та Кларк (1950), використовуючи той факт, що розбухання статевих органів самки можна тимчасово пригнітити прогестероном, показали, що ранг самки змінюється в залежності від ступеня набрякання, зумовленого постійним, достатньо високим рівнем естрогенів. Найважливішим типом дії гормонів на поведінку є вплив на специфічні механізми в центральній нервовій системі. Один з випадків такого впливу стосується індукції характерної для еструсу поведінки у хом'ячків. Кент та Ліберман (1949) з'ясували наступне: якщо самкам спочатку ввести естроген, то у них можна викликати характерну для еструсу поведінку шляхом введення у шлуночки мозку таких доз прогестерону, які є недостатніми при підшкірному введенні. Пряму дію гормонів на центральну нервову систему було показано експериментами Харріса (1958) з дослідження впливу естрогену на готовність до парування у котів. На той час уже було відомо, що стимуляція генітальної області не є необхідною для статевої поведінки самок, оскільки повна деафферентація еротогенних зон тазу не пригнічує характерну для еструсу поведінку. Харріс та його співробітники змогли більш точно локалізувати місце дії гормону шляхом імплантації в мозок кристалів ди-*n*-бутирату стільбестрола. При імплантації препарату в задній гіпоталамус кастрованої кицьки в неї спостерігався повний спектр статевої поведінки, хоча статеві шляхи знаходилися у стані анеструсу. Імплантація в інші області центральної нервової системи чи підшкірно не викликала статевої поведінки. З цього робимо висновок, що гормони впливають на поведінку, діючи на гіпоталамічні структури. Імплантація тестостерона в гіпоталамус викликає у кроликів поведінку, характерну для еструсу, подібно до імплантації естрогену.

«Позитивний» вплив гормону на поведінку (тобто появу поведінкової реакції) не обов'язково означає стимуляцію нервової активності: гормон може знімати гальмівний вплив нервової системи. Наприклад, реакцію «підставлення» (поза під час парування у дорослих самок) можна викликати у новонароджених морських свинок, але через декілька годин після народження ця реакція зникає, і її вже не можна викликати аж до настання періоду статевого дозрівання. На думку Біча (1966) ця реакція у новонароджених є частиною екскреторного акту, який у нормальних умовах викликається подразненнями, що йдуть від матері. Після того, як сечовиділення та дефекація починають контролюватися внутрішніми стимулами, ці спинномозкові механізми переходять під гальмівний контроль з боку мозку. У дорослих тварин це гальмування знімається впливом гормонів яєчників.

Гормони можуть діяти не тільки підвищуючи ймовірність появи певних форм поведінки, але й викликаючи специфічні гальмівні ефекти. Наприклад, агресивність самок золотистих хом'ячків пригнічується естрогенами, статеве збудження самок коників після парування знижується в результаті зміни рівня гормонів, яке викликається наповненням сім'яприймників. У горлиць під контролем андрогенів знаходяться як «воркування з поклоном», так і «гніздові заклики». Якщо кастрованої горлиці ввести разом з андрогеном прогестерон, то вплив андрогену на воркування буде знято, а на гніздові заклики він залишиться на попередньому рівні. Таким чином, прогестерон вибірково гальмує реакції деяких нервових механізмів на андроген, можливо перешкоджаючи його дії на відповідні відділи мозку (1967).

Гормон також може мати множинну дію на центральну нервову систему. Наприклад, Майкл (1961) висунув гіпотезу, що механізм, який обумовлює повну готовність до парування у котів, відмінний від механізму статевих рефлексів та функціонує при більшому рівні гормонів.

Лекція №9

Особливості розумової діяльності тварин

План

1. Коротка історія вивчення розумової діяльності тварин.
2. Характерні ознаки елементарної розумової діяльності тварин.
3. Досліди Л.В. Крушинського по вивченню екстраполяції у тварин.

КОРОТКА ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ РОЗУМОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ТВАРИН

У 19 сторіччі І.М. Сеченов, Ч. Дарвін ввели у обіг поняття “розумова діяльність тварин” та чітко встановили, що вона лежить в основі складних форм поведінки тварин. І. Сеченов охарактеризував суттєві параметри розумової діяльності та накреслив об'єктивні шляхи вивчення поведінки в найбільш складних формах її прояву. У 1888 році вийшла праця Д. Роменса “Розум тварин” – об'ємна довідка вивчення розумової діяльності як безхребетних, так і хребетних тварин. На думку автора, характерною особливістю розумових актів поведінки є те, що за допомогою неї тварини пристосовуються до нових умов існування. Але Роменс не розрізняв розумову діяльність та асоціації, чим значно звузив розділення основних форм поведінки, яке провів Ч. Дарвін.

Російський лікар М.М. Паргамін зробив велике узагальнення власних спостережень за поведінкою тварин та сповіщень інших дослідників про розумову поведінку тварин (1899). Автор прийшов до висновку, що тварини володіють здатністю до усвідомлених дій.

На початку 20 століття сформувалось два чітко виражених напрямки об'єктивного вивчення поведінки тварин. По-перше, І.П. Павлов створив школу об'єктивного вивчення фізіологічних механізмів умовно-рефлекторної діяльності. По-друге, Е.Торндайк (Thorndike, 1911), Р. Йеркс (Yerkes, 1913) та ряд інших вчених почали дослідження научування тварин (цей напрямок дослідження поведінки дав початок науковій течії – біхевіоризму).

У той же час почалось порівняльне вивчення вроджених рухових актів поведінки (інстинктів), яке спиралось на факти зоології та еволюційного вчення (тобто, етологічний напрямок дослідження поведінки (Spaeding, 1873, Morgan, 1899, Whitman, 1898). Всебічне дослідження різних форм научування тварин (класичні та оперантні умовні рефлекси,

навчання в лабіринті) та етологічні дослідження спадкових актів поведінки не визначили чітких відмінностей в поведінці тварин різних таксонів. Торндайк вважав показником інтелекту здатність до навчання.

За сучасними уявленнями, найбільш характерною особливістю елементарної розумової діяльності тварин є їхня здатність вловлювати найпростіші емпіричні закони, що пов'язують предмети та явища оточуючого середовища та можливість оперувати цими законами при побудові програм поведінки в нових ситуаціях.

Розумова діяльність відрізняється від усіх форм навчання. Така форма адаптивної поведінки може здійснюватись при першій зустрічі організму з надзвичайною ситуацією, що склалась в середовищі його існування.

У тому, що тварина одразу, без спеціального навчання, може прийняти рішення до адекватного виконання поведінкового акту, і полягає унікальна особливість розумової діяльності, як пристосовного механізму у постійно змінних умовах середовища.

Цей унікальний спосіб пристосування організму до середовища можливий у тварин з добре розвиненою нервовою системою.

Основою, на якій базується виконання будь-якого поведінкового акту є інстинкти та емоції. Вони надихають тварину на виконання біологічно доцільного акту при дії певних, часто дуже специфічних подразників. Крім інстинктів та емоцій, різні форми навчання є також пристосовною реакцією до різноманітних умов середовища.

Одним із корифеїв експериментального вивчення елементарної розумової діяльності тварин в колишньому СРСР був член-кореспондент Академії Наук Леонід Вікторович Крушинський (1911-1984). Одним з доволі елементарних проявів розумової діяльності тварин, на думку вченого, є їх здатність до екстраполяції напрямку руху подразника.

Під екстраполяцією Л.В Крушинський розуміє “здатність тварин виносити відому функцію на відрізкові за його межі”.

Поведінковий акт, що виконується на основі екстраполяції, може бути об'єктивно зареєстрований та оцінений кількісно.

Розкриємо загальний принцип, що лежить в основі дослідів по вивченню здатності до екстраполяції у тварин.

Тварина знаходить тіло А – стимул, що рухається прямолінійно з постійною швидкістю. Перший відрізок руху тіло А проходить у полі зору тварини. Потім тіло А ховається за перешкодою (ширмою). Очевидно, що в такій формі експерименту тварина може екстраполювати напрямок подразника, що рухається, якщо вона здатна: по-перше, визначити із співвідношення з нерухомими точками простору зміну положення тіла А (напрямок його руху у полі зору тварини), і, по-друге, визначити невідому величину (напрямок руху тіла А після зникненням подразника за укриттям (ширмою).

Щоб визначити положення (розташування) тіла, що рухається, після його зникнення з поля зору тварини, їй необхідно мати “систему відліку” у визначенні моменту часу. Цей термін введений А. Ейнштейном та Л. Інфельдом (1956) при розгляді питання про здатність людини оперувати законом інерції.

Без сумніву, термін “система відліку” можна застосовувати й до тварин, здатних до екстраполяції. Сприйняття змін розташування стимулу, що рухається, і самої тварини по відношенню до “системи відліку” – необхідна умова для здійснення екстраполяції. Крім цього, необхідно, щоб тварина оперувала декількома найпростішими емпіричними законами. Перший з них – “закон незникнення предметів”. Його можна сформулювати таким чином: “будь-який предмет, що сприйнятий рецепторами тварин, продовжує існувати й після того, коли якась причина заважає його подальшому сприйняттю”.

Але далеко не всі тварини в однаковій мірі сприймають навіть цей простий закон. Ті тварини, які не розшукують приманку, що зникла, не будуть екстраполювати і напрям її руху після того, як якась перешкода буде заважати сприйняттю її положення під час руху.

Другий найпростіший емпіричний “закон” може бути визначений як “закон непроникності непрозорих предметів”. Його можна сформулювати наступним чином: “будь-

яке непрозоре тіло непроникне або, точніше, крізь будь-яке непрозоре тіло тварина не може проникнути”.

Деякі види тварин не йдуть вздовж ширми, за якою рухається привада (приманка), а намагаються проникнути крізь непрозору ширму (так чинять, як правило, тварини із слаборозвиненим розумом, інтелектом).

Третім законом, яким можуть оперувати тварини, є “закон ємності об’ємних привад у об’ємні порожнисті фігури”. Тварини з досить добре розвиненим інтелектом здатні зрозуміти, що об’ємна привада може бути поміщена в об’ємну фігуру. І хоча привада після її поміщення в об’ємну порожнисту фігуру не може сприйматися рецепторним апаратом тварин, вони роблять спроби дістати її звідти.

Четвертий “закон”, який здатні вловлювати тварини, безпосередньо пов’язаний з третім. Він може бути сформульований так: “привада, поміщена в порожнисту об’ємну фігуру, при пересуванні останньої переміщується разом з нею”.

П’ятий закон є наслідком (розширенням) закону ємності. Формулюється він таким чином : “об’ємна привада може бути поміщена в об’ємну фігуру, але не в плоску.” Тобто, тварини можуть оперувати в своєму повсякденному житті тією властивістю фігур, яка визначається математиками як розмірність.

Виконання складного поведінкового акту, який базується на основі екстраполяції (без вживання цього терміну), був описаний відомим письменником-натуралістом Е. Сетон-Томпсоном (Seton-Thompson, 1902). Хоча й зараз достеменно невідомо, чи спостерігав автор особисто за поведінкою ворони, чи узагальнив результати спостережень інших дослідників, важливо, що був описаний доцільний поведінковий акт, який здійснювався на основі екстраполяції, як приклад кмітливості (quickness of wit) тварини. Мова йде про те, що ворона, що пролітала над потоком води, випустила із дзьобу шматок хліба, який впав у воду. Хліб, захоплений течією, зник у тунелі. Зазираючи на мить всередину, ворона облетіла тунель і, дочекавшись поки шматок хліба випливе, виловила його з потоку.

Термін “екстраполяція” був застосований для пояснення поведінки тварин Г. Метьюсом (Mattheus, 1955). Вважаючи сонце основним орієнтиром, який використовується голубами при знаходженні напрямку до голуб’ятні, дослідник запропонував гіпотезу, яка включає необхідність виконання птахами декількох “автоматично” здійснюваних вимірювань і порівнянь. Основне з них – спостереження за коротким відрізком траєкторії руху сонця і, шляхом екстраполяції, визначення найвищої точки, через яку пройде сонце, видиме із пункту, з якого випускають голуба. Гіпотеза Метьюса, незважаючи на багаторазові спроби її перевірки, залишається недоведеною (Shmidt-Koenig, 1960, Breamer, 1960, Trope, 1943, Wallraff, 1979). Можливість орієнтації поштових голубів і вночі (Saint-Paul, 1962) ставить висунуту гіпотезу під сумнів.

М. Ліндауер (Lindauer, 1964) дослідив екстраполяцію розташування сонця, коли бджоли його не бачать. Його роботи показали, що бджоли-розвідниці, які знайшли місце підживлення, прилетівши до вулика на протязі багатьох годин за допомогою спеціального “танцю” вказують розташування знайденого корму. При цьому напрямком танцю зміщується з кутовою швидкістю проти годинникової стрілки, що дорівнює швидкості руху сонця (приблизно 15° за годину). Танці продовжуються і вночі, причому бджоли вірно вказують азимут сонця, хоча й не бачать його руху в цей час.

Чітке поняття екстраполяції, як винесення відомої функції на відрізкові за його межі, нерідко змішують з невизначеним поняттям “передбачення”, “випередження” тощо. Питання про випереджувальні реакції, як адаптивні форми поведінки, давно розроблені фізіологами. Насамперед, треба згадати про роботи Ч. Шеррингтона (1906-1947). Його дослідження показали, що реакція, яка почалась з одного рецептора, активує й інші проєктуючі рецептори. Наприклад, фототропічна реакція селяхій активує їх нюховий рецептор. Таким чином, подразнення одного рецептора автоматично готує інші рецептори до сприйняття подразнень різних модальностей. Згадану систему Шеррингтон розглядає як апарат широкого адаптивного значення.

Дослідження В. Кеннона (Cannon, 1927), Дж.Баркрофта (1937) показали, що при емоційному збудженні (наприклад, при реакції агресії), відбувається фізіологічна підготовка тих систем організму, які необхідні для найбільш успішного виконання агресивних дій і запобігання можливих пошкоджень у момент боротьби.

У результаті виділення адреналіну відбувається спазм периферичних капілярів. Це призводить до зменшення втрати крові при пораненні. В той же час, в результаті скорочення селезінки, яка є резервним депо крові, збільшується хвилиний об'єм циркулюючої крові, що забезпечує максимальне постачання крові до всіх працюючих органів.

Реакція готовності організму до адекватних дій, до його зустрічі з біологічно важливим подразником була названа І. П. Павловим сигнальною діяльністю нервової системи. Сигнальна діяльність – одне з важливих положень вчення про умовні рефлекси, як адаптивну функцію організму.

Явище випередження у відповідь на багаторазово застосоване подразнення через рівні інтервали часу виявлене на окремих нейронах. О.С. Виноградова (1965) при вивченні активності нейронів гіпокампу кролика у відповідь на подразники різних модальностей виявила клітини, які дають реакції випередження при ритмічному повторенні сигналів. Ці дослідження дозволяють розглядати гіпокамп як одну із структур, яка пристосована до обліку параметру часу.

В. М. Козлов (1974) побудував модель поведінки тварин у дослідах по вивченню їх здатності до екстраполяції. В основу моделі покладене припущення, що поведінка в новій ситуації пояснюється здатністю тварин використовувати певні відомості з “пам'яті”. Під пам'яттю розуміємо сукупність еталонів поведінки, спадкових та індивідуально набутих.

У дослідженнях Л. В. Крушинського здатність до екстраполяції оцінювалась на основі визначення твариною шляху руху біологічно важливого подразника, який рухався прямолінійно з постійною швидкістю. Рух подразника на початковому відрізку шляху відбувався на очах у тварини, потім подразник ховався за укриттям. З'ясовувалося, чи можуть тварини, не зважаючи на те, що вони перестають сприймати рецептивним апаратом зниклий подразник, екстраполувати напрямок та траєкторію його руху.

Тобто, задача полягала в наступному:

- 1) тварина повинна визначити зміну розташування (руху) точки (подразника) із співвідношення з нерухомими точками простору;
- 2) по зміні цього співвідношення тварина повинна визначити напрямок шляху та швидкість руху подразника після зникнення його за укриттям.

В ускладнених варіантах екстраполяційної задачі для знаходження корму тваринам необхідно, крім екстраполяції, оперувати 1-2 векторами переміщення свого тіла в просторі.

МЕТОДИКА ДОСЛІДІВ З КОРИДОРОМ

Піддослідна тварина повинна була знайти годівницю з кормом, яка пересувалась по рейкам із швидкістю 8-10 см/сек. На початковому відрізку шляху годівниця з кормом просувалась відкрито. Тварина мала можливість переміщуватись слідом за годівницею і брати з неї корм. Потім годівниця заїжджала в непрозорий, закритий з усіх боків коридор, після чого вхідний отвір коридору закривався клапаном, і тварина переставала бачити подальший шлях пересування годівниці.

Коридор складається з двох частин по 1.5 м кожна. У деяких варіантах досліду між обома половинами коридору залишалась щілина (3-5 см). Через неї тварини мали можливість одержувати додаткову інформацію про напрямок та швидкість пересування корму в коридорі.

Для встановлення факту, чи є шум пересування годівниці в закритому коридорі додатковим орієнтиром для піддослідної тварини, проводились контрольні дослідження. Вони полягали в тому, що годівницю після її зникнення за укриттям одразу зупиняли.

Поведінка тварин після зникнення корму в коридорі оцінювалась за двома показниками:

- 1) за часом затримки тварини біля тієї частини коридору, де зник корм;
- 2) за поведінкою тварини, пов'язаної з пошуком зниклого корму.

Були проведені досліді з птахами різних систематичних груп та кроликами.

Досліді з голубами показали, що ці птахи після того, як корм починає рухатися всередині коридору, не намагаються рухатись за кормом по шляху його пересування вздовж коридору. Вони, як правило, йдуть назад – у напрямку, зворотному пересуванню годівниці вздовж рейок.

Кури поводили себе інакше. Після зникнення годівниці в коридорі, вони у більшості випадків (у 18 із 24) затримувались на початку коридору. Час затримки не перевищував 70 секунд.

У деяких випадках ці затримки мали видимий характер пошуку схованого у коридорі корму. В окремих випадках кури шукали корм не тільки в місці його зникнення на початку коридору, а й пересувались вздовж коридору на 25-30 см. Наведені факти можуть свідчити про наявність у деяких особин невеликої здатності до екстраполяції. Найбільш характерна особливість поведінки курей у досліді з коридором – пошук корму на місці його зникнення, а не в напрямку його руху по коридору. Подібно до цього поводили себе й качки.

Досліді з вороновими птахами показали, що їх поведінка значно відрізняється від поведінки курей і качок. Усі досліджувані воронові після зникнення корму в коридорі дуже активно протягом десятків секунд шукали корм не тільки у місці його зникнення, але й вздовж коридору.

Якщо ж між двома колінами коридору залишалась невелика щілина, через яку птахи могли побачити корм, що рухається, у двох випадках сороки, побачивши корм біля щілини, кинулися бігти вздовж другого коліна коридору до того кінця, звідки повинна була вийти годівниця з кормом. Зупинившись біля виходу в напружено-очікуваній позі, птахи чекали, поки з'явиться годівниця.

Досліді з кроликами показали, що по своїй поведінці вони подібні до курей. Після того, як годівниця сховалася в коридорі, кролики невпинно шукають корм в місці його зникнення протягом десятків секунд (5-40 сек.).

Концепція Леоніда Вікторовича Крушинського (1911-1984) про фізіолого-генетичні основи розумової діяльності тварин одержала світове визнання. Саме він дослідив роль вродженого та набутого у формуванні цілісного поведінкового акту (концепція «унітарних реакцій») Л.В. Крушинський був високо ерудованим біологом з широким колом наукових інтересів (біологія розвитку, патофізіологія, генетика поведінки, етологія та ін.). Наприкінці 50-х років 20 століття він разом зі співробітниками своєї лабораторії розпочав багатопланове фізіолого-генетичне дослідження зачатків мислення у широкого діапазона видів тварин з різних рядів та класів хребетних.

Сумуючи основний внесок **Л. В. Крушинського** у розвиток вчення про елементарне мислення, можна виділити наступні положення:

- Він дав робоче визначення розумової діяльності;
- Запропонував оригінальні методики її лабораторного вивчення, які можна застосувати для тестування представників найрізноманітніших таксонів;
- Дав порівняльну характеристику розвитку розумових діяльності у ряда хребетних, показавши, що її найбільш прості форми притаманні представникам рептилій, птахів та ссавців;
- Проаналізував деякі аспекти її морфофізіологічних механізмів та роль у забезпеченні адаптивної поведінки;
- Досліджував генетичну детермінацію та онтогенез цієї форми поведінки.

Основні результати дослідження фізіолого-генетичних основ розумової діяльності тварин були викладені автором у книзі «Біологічні основи розумової діяльності» (1977, 1986), яка посмертно була відзначена Ленінською премією (1988) та в 1991 році переведена на англійську мову. У 1991 та 1993 роках були видані два томи «Вибраних праць»

Л. В. Крушинського, до яких увійшли найбільш важливі статті з його наукового спадку.

Сучасні методики дослідження розумової діяльності передбачають автоматичне подання стимулів та реєстрацію реакцій тварин з допомогою комп'ютерних програм. Для одержання достовірних даних під час проведення когнітивних тестів потрібно дотримуватися певних умов:

- Можливість оцінити виконання тесту при першому пред'явленні;
- Забезпечення «новизни» стимулів під час повторних пред'явленнях задачі;
- Відповідність умов експерименту сенсорним маніпуляційним та локомоторним можливостям тварин конкретного виду;
- Оцінка екологічних та етологічних особливостей конкретного виду;
- Створення у тварини мотивації, яка побуджує її розв'язувати задачу;
- Ліквідація таких ознак, які тварина могла б використати для вирішення (нюхових, просторових тощо);
- Попередження ненавмисних підказок.

Короткий словник понять і термінів

Агоністична поведінка у тварин – складний комплекс дій, що спостерігається під час конфліктів між особинами одного виду. А.п включає взаємні погрози, напад на суперника, втечу від нього, переслідування й демонстрацію підкорення

Агрегація – утворення більш-менш стійких груп організмів у межах ареалів їхніх популяцій

Агресивна поведінка – дія однієї особини, спрямована проти іншої (залякування, бійка, нанесення травм та ін.). Стимулюється статевими та ін. гормонами

Акселерація – прискорене проходження процесу індивідуального розвитку. При А. окремі ознаки проявляються у нащадків на більш ранній стадії, ніж у батьків

Алопринінг у птахів – комфортна поведінка, пов'язана з доглядом за оперенням, адресована іншій особині. Характерна для видів, які живуть дрібними групами, однак спостерігається і між статевими партнерами територіально-гніздових птахів (стерв'ятники, папуги)

Альтруїзм – форма поведінки тварин, при якій задовольняються потреби інших особин в цілому без користі для себе

Атрактанти – природні та синтетичні речовини, що приваблюють тварин найчастіше специфічним запахом. А. використовують для приваблювання і наступного знищення шкідливих комах, при полюванні на хутрових звірів

Біокомунікація – спілкування тварин шляхом передачі і сприйняття різних сигналів (звукових, оптичних, хімічних, механічних і т.д.). Б. забезпечує пошуки їжі, захист від ворогів, зв'язок особин у сім'ї, зграї, колонії

Біонавігація – здатність тварин вибирати вірний напрям руху під час міграцій і при знаходженні свого місця оселення (забезпечується здатністю тварин орієнтуватися у просторі за допомогою органів чуття та інстинктів). Властива птахам, деяким риbam, ссавцям, плазунам, кохам. Способи Б. різноманітні (сонячна, зіркова, компасна, за наземними орієнтирами, за магнітним полем Землі).

Взаємодопомога у тварин – форма взаємовідносин між особинами одного чи різних видів тварин, коли кожна з них одночасно має для себе певну користь, використовуючи ті або інші біологічні особливості партнера або партнерів. Основними формами **В.** є колективний захист від хижаків, спільне будівництво гнізд і догляд за нащадками.

Виводок – група пташенят з однієї кладки або малят ссавців одного приплоду, які живуть разом з батьками, поки не зможуть існувати самостійно. Величина **В.** залежить від потенційної плодючості виду та умов життя.

Видотипова (видоспецифічна) поведінка тварин – форми поведінки, що здійснюються більш-менш однаково всіма особинами виду, залежать від спадкових факторів. Вони охоплюють усі сфери життєдіяльності тварин (рухи, пов'язані з розмноженням – «шлюбні танці», пози «залицяння», з виділенням (пози екскреції сечі та калу) тощо)

Внутрішньовидові групи – структурні одиниці виду (підвиди, екотипи, популяції, вікові та статеві угруповання та ін.)

Вища нервова діяльність – діяльність вищих відділів центральної нервової системи (кори великих півкуль головного мозку і підкірки), що забезпечує найрізноманітніші взаємовідносини між організмом і навколишнім середовищем

Віварій – приміщення для утримання піддослідних тварин

Гальмування – активний нервовий процес, що призводить до пригнічення збудження або запобігання йому

Гарем – невелика стійка група полігамних тварин у період розмноження (характерний для морських ссавців та копитних)

Гніздова ділянка – територія, яку займає пара певного виду птахів в період розмноження (гніздування)

Гніздовий паразитизм у птахів – специфічний спосіб турботи про потомство, при якому самка підкладає запліднені яйця в чужі гнізда, не насиджує кладку і не годує пташенят. Таких птахів понад 100 видів, найбільше серед них зозуле-подібних (80 видів)

Гніздові колонії – скупчення одного або кількох видів птахів на обмежених ділянках (на островах, скелях, плавнях) у період розмноження. **Г. к.** притаманні гракам, мартинам, рожевим шпакам, береговим ластівкам, пінгвінам, чаплям, кайрам, чистуновим та ін.

Грумінг, алогрумінг – комфортна поведінка ссавців, що пов'язана з доглядом за хутром іншої особини. **Г.** характерний для бабаків, лучних собачок, багатьох приматів

Групова поведінка – сумісні дії тварин в угрупованнях (сім'ях, зграях, стадах, колоніях). **Г. п.** має важливе значення при пошуках їжі, захисті від ворогів, догляді за потомством

Гуморальна регуляція – координація процесів життєдіяльності в організмі тварин (людини) через кров, лімфу та тканинну рідину за допомогою біологічно активних речовин (здебільшого гормонів). У високоорганізованих тварин **Г. р.** підпорядкована нервовій регуляції, разом з якою складає єдину систему нейрогуморальної регуляції

Дем, локальна популяція – невелика (до декількох десятків особин), відносно ізольована внутрішньопопуляційна група. На відміну від популяції **Д.** – відносно короткочасна (існує кілька поколінь) група особин. Окремі **Д.** популяції можуть відрізнятися один від одного за деякими морфологічними та поведінковими ознаками

Демонстрація у тварин – стереотипні акти поведінки тварин, що супроводжуються характерними рухами, позами, звуками і служать сигналами внутрішньовидового спілкування (пози погрози, упокорення, вітання, запрошення до копуляції)

Доместикація – процес приручення, одомашнення диких тварин

Домінування в етології – ієрархічні відносини між особинами невеликих угруповань, що виражаються в різних проявах агресивності

Екстраполяція у тварин – здатність тварин передбачати хід будь-яких подій на основі ознайомлення з попередніми етапами даної події

Естральні цикли – статеві цикли самок ссавців (крім приматів)

Еструс – одна із стадій статевого циклу самки ссавців, що характеризується гормональними та морфологічними змінами в статевому апараті і збудженням. Під час **Е.** пробуджується інстинкт парування, і в більшості випадків відбувається овуляція.

Етологія – наука, що вивчає особливості поведінки тварин у природних умовах їхнього існування. Як самостійна наука **Е.** сформувалась у 30-х роках 20 ст. завдяки працям К. Лоренца та Н. Тінбергена. Термін “**Е.**” запровадив Л. Долло (1904)

Звукова сигналізація – форма спілкування у групі тварин, що інформує про фізіологічний стан організму, небезпеку і т.д. Складна **З.с.** характерна для рукокрилих, дельфінів, мавп

Зграя – будь-яке рухоме, переважно тимчасове угруповання тварин (комах, риб, птахів, ссавців)

Зоопсихологія – наука, що вивчає психіку тварин, її походження і розвиток. Основи **З.** були закладені в 18-19 ст. працями Ж. Л. Бюффона, Ж. Б. Ламарка і Ч. Дарвіна

Ієрархія у тварин – розподіл тварин в окремому угрупованні за ступенем домінування або підпорядкування

Імпринтинг – відбиття в пам’яті (закарбування), формування у ранньому періоді розвитку особини стійкої індивідуальної вибірковості до зовнішніх стимулів

Інстинктивна поведінка – характерна для кожного виду тварин, спадково закріплена поведінка, в основі якої лежать інстинкти, спрямована на забезпечення найважливіших для існування виду їхніх життєвих функцій. **І. п.** – це цілісна реакція всього організму. Складається з окремих інстинктивних дій або актів, які, в свою чергу, складаються з окремих інстинктивних рухів і поз та з інстинктивних реакцій (звукових, електричних, виділення секретів тощо). **І. п.** тісно пов’язана з процесами навчання, закарбування (відбиття в пам’яті)

Кайромони – речовини, які виділяє організм у зовнішнє середовище, що приваблюють тварин інших видів

Каста – група особин у гуртосімейних комах, які виконують певну роль. Наприклад, **К.** статевих особин (самці та самки), які виконують функцію розмноження та розселення

Косяк – великі скупчення риб, а також табун копитних, зграя птахів і т. д.

Куліги – великі скупчення личинок (німф) саранових (пішої сарани), які в пошуках трав’янистої їжі пересуваються на значні відстані

Лежанка – місце відпочинку тварин, які не мають постійного житла (дикі свині, олені, зайці)

Лігвище, лежбище – місце скупчення ластоногих (тюленів, моржів), де відбувається парування і народження малят

Лігво – місце довготривалого відпочинку, сплячки або народження малят у деяких ссавців (вовків, шакалів, диких свиней), зроблене на поверхні (не в норі) переважно в затишному місці. **Л.** ведмедів називається барлогом

Моногамія – такий тип відносин між статями, коли самець протягом одного або кількох репродуктивних періодів а то і всього життя парується з однією самкою і звичайно бере участь у вигодовуванні нащадків

Мотивація – активний стан мозкових центрів, що спонукає вищих хребетних тварин до певних форм поведінки (дій), спрямованих на задоволення власних потреб

Нагнізні птахи – група птахів, у яких пташенята вилуплюються безпорадними, сліпими, голими, з несталою температурою тіла та залишаються у гнізді поки не почнуть літати

Нори – тимчасові або постійні сховища тварин, зроблені ними в ґрунті, рідше – у твердих гірських породах, корі, деревині, снігу і донних відкладах. **Н.** використовуються для захисту від хижаків, як укриття від негоди, для зберігання запасів їжі, як місце для розмноження і вирощування малят

Поведінка тварин – сукупність виявів зовнішньої, переважно рухової активності, спрямовані на встановлення життєво необхідних зв’язків організмів тварин з навколишнім середовищем. Складається з природжених (безумовні рефлекс, інстинкти) та індивідуально

набутих (умовні рефлекси, навчання) форм пристосування. Розрізняють харчову, захисну, статеву, батьківську, агресивну, дослідницьку, ігрову **П. т.** Характер **П. т.**, які ведуть груповий спосіб життя, залежить від їхнього ієрархічного положення в угрупованні. **П. т.** вивчається етологією та зоопсихологією

Поліандрія – багатомужжя. Форма статевих стосунків, при якій одна самка протягом сезону розмноження копулює з декількома самцями (морські зірки, ракоподібні, риби, птахи, ссавці)

Полігамія – багатошлюбність. Форма статевих стосунків, при якій одна особина за сезон розмноження копулює більше ніж з одним представником протилежної статі. Розрізняють **полігінію** та **поліандрію**

Полігінія - форма статевих стосунків, при якій за один сезон розмноження самець копулює з кількома самками. Властива більшості ссавців, які в період гону утворюють косяки (кулани, олені, антилопи) або гареми (котики, сивучі), деяким птахам (куроподібні, качачі), плазунам (ящірки, змії), багатьом комахам

Прайд – стійка споріднена група особин у популяції лева з 6-12, зрідка 20 і більше особин. **П.** переважно складається з кількох самок із своїм потомством та одного дорослого самця. Досить часто у **П.** буває 2-3 самці

Репеленти – природні й синтетичні речовини, що відлякують тварин (комах, кліщів, птахів, ссавців та ін.) **Р.**, які виділяють безпосередньо самі тварини, ввідлякують їхніх ворогів. Штучні **Р.** використовують для захисту людей і тварин від кровососів, комах, що псують одяг, меблі, переносять інфекції тощо. Акустичні **Р.** успішно використовують для відлякування в небажаних місцях птахів

Ритуал у тварин – природжена форма поведінкового акту під час спілкування тварин, як правило, з іншими особинами виду в певних стандартних ситуаціях (шлюбні ігри, конфлікти на межі гніздових ділянок, прояв переваги у домінуючої особини над підлеглою)

Роїння – відокремлення від бджолоїної сім'ї частини робочих бджіл разом із старою самкою (маткою) та пошуки ними місця для заснування нової колонії

Сон – стан спокою організму (птахів, ссавців і, можливо, вищих плазунів), що настає періодично через певні проміжки часу. **С.** охороняє нервові клітини від функціонального виснаження та руйнування

Соціобіологія – напрям у біології, що вивчає біологічні основи соціальної поведінки тварин

Спів птахів – одна із форм демонстраційної поведінки самців, рідше самок, у період розмноження

Стадо, гурт – більш-менш постійне скупчення тварин одного чи декількох видів, яке має вожака та складну ієрархію. **С.** може нараховувати десятки особин (мавпи, кити), сотні тисяч (північні олені, гну, сайгаки)

Стрес – неспецифічна реакція організму, яка, як правило, виникає у відповідь на незвичайні для організму подразнення. Розрізняють дистрес (поганий, шкідливий стрес) і еустрес (корисний стрес). Термін “**С.**” уперше запровадив Г. Сельє (1936)

Телергони – біологічно активні речовини, що виділяють тварини в зовнішнє середовище. Вони діють на особин того ж (феромони) або іншого виду (гетеротелергони, аломони, кайромони)

Токовище – місце (ділянка), на якому збираються для токування полігамні види тварин (птахи, копитні). **Т.**, як правило, постійні, інколи існують протягом десятиліть

Турбота про потомство, піклування про нащадків – дії тварин, спрямовані на збереження потомства; ланцюг послідовних безумовних рефлексів

Угруповання – сукупність особин одного виду, об'єднаних між собою певними взаємовідносинами, певною територією проживання і впливом комплексу зовнішніх умов існування

Угрупування – сукупність організмів різних видів, пов'язаних між собою складними взаєминами, певною територією проживання та впливом комплексу зовнішніх умов існування

Умовні рефлекси – рефлекси, що утворюються у тварин на базі безумовних протягом їхнього індивідуального життя та забезпечують тваринам пристосування до різноманітних умов зовнішнього середовища. Термін “У.р.” ввів І. П. Павлов (1903)

Феромони – біологічно активні речовини, що виділяють тварини в навколишнє середовище і специфічно впливають на поведінку або фізіологічний стан інших особин того самого виду. **Ф.** продукуються статевими, анальними та ін. залозами, а сприймаються за допомогою хеморецепторів

Хомінг – здатність тварини повертатися на свою ділянку проживання, туди, де вона народилася. **Х.** виявляється у прохідних риб, перелітних птахів, деяких земноводних і плазунів

Шлюбний період – проміжок часу, протягом якого відбувається парування (копуляція) тварин; період їхньої статевої активності. Супроводжується посиленням розвитком статевих залоз, морфофізіологічними змінами (у самців відростають роги (олені), у птахів з'являється яскраве шлюбне оперення; поведінка стає демонстраційно-агресивною).

Практична робота №1

ТЕМА. Сучасна етологія. Її становлення, розвиток. Методи етологічних досліджень.

МЕТА. Усвідомити, що поведінка тварин це - одна з рис тваринного організму та один з критеріїв виду. Розглянути питання про три періоди становлення етології та досягнення Галлера, Галля, Гідціга, Шеррингтона, Сеченова, Введенського, Павлова, Вебера, Вагнера, Ламарка, Дарвіна, Уйтмена, Лоренца, Тінбергена в етологічних дослідженнях, про сучасні методи етології. Обговорити проблему практичного застосування етологічних досліджень.

ПЛАН

1. Визначення етології як науки. Три періоди її становлення.
2. Роль досліджень Галлера, Галля (18ст.), Гідціга, Шеррингтона, Сеченова, Введенського (19ст.), Павлова, Скіннера (поч.20ст.) у розкритті центральних механізмів мозку, що організують поведінку.
3. Біопсихологічні дослідження Вебера, Уотсона, Вагнера та їх роль у становленні класичної етології.
4. Наукова теорія засновника етології К. Лоренца. Поняття поведінкового континууму, комплекси фіксованих дій (КФД).
5. Фізіологічна модель поведінки. Роль зовнішньої стимуляції в організації поведінки. Поняття про ключові стимули - релізери.
6. Концепція ієрархії та ритуалізації в соціальній поведінці тварин. Роботи Н.Тінбергена.
7. Сучасний стан розвитку етології. Три рівні вивчення поведінки: організмовий, популяційний, біогеоценологічний.
8. Сучасні методи етології. Поняття про етограми та моделі регулювання поведінки на основі її безперервної реєстрації.
9. Напрямки застосування етологічних досліджень.

Основні поняття та терміни: етологія, біопсихологія (зоопсихологія), інстинкт, релізери, комплекси фіксованих дій (КФД), гормональна регуляція поведінки, стрес, умовний рефлекс, безумовний рефлекс.

Завдання додому.

1. Описати етологічні критерії наступних видів: вівчарика ковалика і вівчарика жовтобрового, горобця хатнього і горобця польового, миші польової і миші курганчикової.

2. Прослухати записи голосів ставкової жаби, кумки червоночеревої, шеврика лісового, зяблика. Спробувати буквами записати їхній видовий спів. У робочому зошиті зазначити роль вокалізації в житті птахів.

3. Розпочати вироблення умовного рефлексу в одного із видів домашніх тварин (акваріумні рибки, хом'ячки, лабораторні миші, лабораторні пацюки, кішки, собаки, кури таке інше).

ЛІТЕРАТУРА [1],[2],[4],[7],[11],[12],[14]

Практична робота №2

ТЕМА. Форми індивідуальної поведінки тварин.

МЕТА. Визначити, які фактори зовнішнього та внутрішнього середовища обумовлюють поведінку тварин. Навчитися розрізняти форми індивідуальної поведінки тварин та описувати її.

ПЛАН

1. Які фактори зовнішнього та внутрішнього середовища стимулюють поведінку тварин?
2. Як умовно класифікують поведінку тварин?
3. Типи локомоції тварин та поведінка, пов'язана з переміщенням у просторі. Приклади локомоції тварин різноманітних екологічних груп.
4. Різноманітні форми харчової поведінки тварин (фітофагів, орґаноїдів; активне полювання хижаків, гуртове полювання, запасання їжі та маніпуляції з нею).
5. Особливості поведінки тварин, пов'язаної із споживанням води та диханням.
6. Поведінка, пов'язана із терморегуляцією (сезонні міграції, сплячки, пошуки сховищ).
Приклади.
7. Комфортна поведінка тварин. Алопринінг у птахів та грумінг у ссавців. Їх функції.
8. Поведінка, пов'язана з виділенням. Її роль у територіальній хімічній сигналізації тварин.
Приклади.
9. Форми оборонної поведінки (пасивне переховування, активний опір, втеча).
10. Значення дослідницької поведінки в житті тварин. Методика її дослідження.
11. Гра тварин та її значення. Основні ознаки ігрової поведінки.
12. Сон тварин. Його фази. Значення сну.
13. Хомінг та його гадані механізми.
14. Сезонна репродуктивна поведінка у тварин різних таксономічних груп. Форми лицяння та шлюбні ритуали. Їх біологічне значення. Парування у тварин.
15. Турбота про потомство у тварин. Складна батьківська поведінка ссавців.

Основні поняття та терміни : локомоція, амебоїдний рух, джгутиковий рух, хвилеподібний рух, рух за допомогою кінцівок; міграції, сплячка, батьківська поведінка, алопринінг, грумінг, санітарний інстинкт, оборонна поведінка, територіальні мітки (позначки), дослідницька поведінка, гра, видова сигналізація, предметна діяльність,

знароддева діяльність, біологічні ритми, хронобіологія; циркадні ритми, сон, фази сну; хомінг, репродуктивна поведінка; шлюбний сезон; лицяння, шлюбний ритуал, парування, пасивна турбота про потомство, активна турбота про потомство.

ЗАВДАННЯ

1. Описати способи локомоції у домашньої курки, качки-крижня, ропухи звичайної, домашнього собаки, свійської кішки.
2. Описати способи живлення у корови, хом'яка, активне полювання у свійської кішки, зграї вовків.
3. Назвати 5 видів тварин, які запасують їжу та маніпулюють з нею. Описати цей процес.
4. Як відбувається грумінг у приматів? Яке його значення? Записати в зошит.
5. Описати ігри малят 2-3 видів тварин. Яке значення ігрової діяльності?
6. Описати шлюбний ритуал 1 виду птахів та 1 виду ссавців. Його значення.
7. Описати випадки турботи про потомство у 5 видів риб, 2-х видів амфібій, 2-х видів рептилій.
8. Записати в зошиті, в чому виявляється складна батьківська поведінка у ссавців. Яка подальша доля малят ссавців, яких розлучили з матір'ю в дуже ранньому віці? Приклади.

ЛІТЕРАТУРА: [4],[7],[11],[12],[14].

Практична робота №3

ТЕМА. Соціоетологія. Етологічна структура популяцій.

МЕТА. Одержати уявлення про соціоетологію як науку, що вивчає соціальну поведінку та взаємодію особин у популяції. Вивчити різноманітність соціальних систем та їх функції. Визначити характерні особливості токовищ, колоній, арен та їхні функції (терморегуляція, захист від хижаків, підвищення ефективності живлення, регуляція чисельності, сексуальна стимуляція). Навчитися розрізняти поняття територіальності та мікротериторіальності, індивідуальної дистанції та рухомої (змінної) території. Одержати уявлення про ієрархічну структуру популяції, ефект групи та ефект маси.

ПЛАН

1. Дати визначення соціоетології та її завдань.
2. Що таке популяція з точки зору соціоетології? Приклади.
3. Класифікація соціальних систем та їх основні характеристики. Описати: пасивні агрегації, активні вимушені агрегації, активні добровільні агрегації.
4. Токи, або ари. Їх структура та функції. Навести приклади токів, або арен у представників Царства Тварини.
5. Дати визначення колонії. Описати в зошиті можливі функції колоніальності. Навести приклади тварин, для яких властиве утворення колоній.
6. Визначити характерні ознаки стійких угруповань закритого типу. Навести приклади.
7. Розкрити поняття ієрархічної структури популяції. Домінуючі та підпорядковані (підлеглі) особини. Відмінності в їх поведінці. Замалювати схеми: системи закритої кругової ієрархії у курей; закритої лінійної ієрархії, закритої багатокутної ієрархії.
8. Описати «ритуал зустрічі» у різних ссавців (назо-анальний тип, назо-генітальний, назо-назальний тип). Зазначити точки на тілі коня, слона африканського, лами, які при зустрічі послідовно обнюхують інші особини.
9. Навести приклади різних типів репродуктивних стратегій у тварин (моногамія, полігамія, полігінія).
10. Що таке групова поведінка? У чому полягає суть ефекту групи та ефекту маси? Навести приклади симетричних контактів між особинами (антагоністичних, неантагоністичних, нейтральних) та асиметричних контактів.
Основні поняття та терміни: соціоетологія; популяція; агрегація: пасивна, активна, вимушена, добровільна; арена, токовище; колонія; ієрархія; домінуюча особина; підлегла особина;
«ритуал зустрічі»; репродуктивна стратегія; шлюбний період; моногамія, полігамія, поліандрія, полігінія; групова поведінка, контакти: симетричні та асиметричні, антагоністичні, неантагоністичні, нейтральні; ефект маси, ефект групи.

ЗАВДАННЯ

1. Скласти етограму харчодобувної поведінки на прикладі грака, синиці великої, голуба.
2. На прикладі сім'ї макак-резусів, павіанів, яких утримують у Черкаському зоопарку, визначити ієрархічний ранг кожної тварини. (Подібне завдання можна виконати і на групі курей, яких ви утримуєте вдома).
3. Скласти соціограму стосунків у групі приматів або курей.
4. Визначити та приблизно оцінити індивідуальну дистанцію у зграї граків або горобців.

ЛІТЕРАТУРА: [1],[4],[6],[7],[11],[12],[14].

Практична робота №4

ТЕМА. Біологічні основи розумової діяльності тварин.

МЕТА. Ознайомитися з концепцією Л. В. Крушинського про елементарну розумову діяльність тварин. Вивчити питання про методики кількісного обліку здатності тварин до вирішення елементарних логічних задач. Ознайомитися з фізіологічними та генетичними механізмами розумової діяльності тварин, із прикладами прояву елементарної розумової діяльності та інших складних форм поведінки тварин у природних умовах.

ПЛАН

1. Особливості сприйняття тваринами найпростіших законів оточуючого середовища.
2. Роль здатності до екстраполяції у виконанні поведінкового акту.
3. Як вивчають здатність до екстраполяції у тварин різних таксономічних груп?
4. Можливі фізіолого-генетичні механізми елементарної розумової діяльності.
5. Приклади прояву елементарної розумової діяльності та інших складних форм поведінки тварин у природному середовищі.

Основні поняття та терміни: елементарна розумова діяльність; генетика поведінки; екстраполяція; поведінковий акт; рецептори; аналізатори; вища нервова діяльність; умовний рефлекс; інсайт.

ЗАВДАННЯ

1. Записати в зошит відомості про історію вивчення розумової діяльності.
2. Записати методику дослідів із коридором, горизонтальною площиною та ширмою.
3. Записати в зошит приклади прояву елементарної розумової діяльності у тварин у природних умовах (птахи, ссавці).

ЛІТЕРАТУРА: [1], [2], [3], [5], [6], [7], [9], [13], [14].

Практична робота №5

ТЕМА. Особливості поведінки тварин у шлюбний період (Польові дослідження)

МЕТА. Навчитися розпізнавати прояви репродуктивної поведінки у шлюбний період на прикладі деяких видів безхребетних та хребетних тварин (особливості лицяння, шлюбні ритуали, шлюбна вокалізація, гніздобудування, парування)

ПЛАН

1. Особливості шлюбних ритуалів тварин (на прикладі видів безхребетних та хребетних тварин).
2. Особливості шлюбної вокалізації у хребетних тварин (амфібії, птахи, ссавці).
3. Типи копулятивної поведінки (безхребетні, хребетні тварини).
4. Прояви батьківської поведінки у тварин.

ЗАВДАННЯ

1. Поспостерігати за шлюбними ритуалами 5-ти видів безхребетних тварин та 5-ти видів хребетних тварин. Зафіксувати спостереження в зошит, замалювати схематично шлюбні ритуали.
2. Розпізнати шлюбні «пісні» 5-ти видів амфібій, 15 видів птахів, 3-х видів ссавців.
3. Поспостерігати за паруванням 5-х видів безхребетних та 3-х видів хребетних тварин. Визначити тип. Описати в зошит.

4. Визначити прояви турботи про потомство серед безхребетних та хребетних тварин. (5 видів).
5. Описати екскурсію.

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА №1

ТЕМА. Вивчення орієнтації у мокриць із застосуванням простої камери.

Матеріали та обладнання: одна пара колготок з акрила, дедерона; дві пластикові чашки Петрі, скотч, гаряча металева паличка, вата, безводний хлористий кальцій, лейкопластир, пластилін, 10 мокриць.

МЕТОДИКА

1. Виріжте із старих колготок коло діаметром 10 см, натягніть його на чашку Петрі діаметром 8,5см і закріпіть за допомогою скотча.
2. На дні цієї чашки за допомогою нагрітої металевої палички проплавте отвір діаметром 1см.
3. Дно іншої чашки розділіть навпіл за допомогою смужки пластиліну довжиною 8,5см, шириною 0,5см і висотою 1,4см.
4. В одну половину цієї чашки помістіть зволожену вату, а в іншу - гранули безводного хлористого кальцію.
5. Закріпіть першу чашку над другою за допомогою скотча.
6. Через отвір у верхній чашці Петрі помістіть у прилад десять мокриць і з інтервалом в 1 хвилину записуйте загальну кількість тварин і кількість активних (тих, що пересуваються) тварин в кожній половині камери в таблицю.

Час, у хв.	Волога половина		Суха половина		Доля активних тварин на сухій половині %
	Загаль на Кількість тварин	Кількість активних тварин	Загаль на кількість тварин	Кіль кість активних	

1. Через 20 хв. побудуйте графік кількості мокриць у кожній камері в залежності від часу.
2. Розрахуйте відсоток активних мокриць у сухій половині і побудуйте графік його залежності від часу.
3. Поясніть одержані результати з точки зору понять «кінез» і «таксис». Зробіть висновок до роботи.

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА №2

ТЕМА. Вивчення стимулів агресивної поведінки самця колючки триголкової, який зайняв територію.

Матеріали та обладнання: акваріум із самцем триголкової колючки; точна пластикова модель самця, який не має червоного черевця; 4 пластикові моделі самців, які не мають точної подібності з колючкою за формою, але забарвлені знизу в червоний колір; пробірка.

МЕТОДИКА

1. Почергово запропонувати самцю триголкової колючки виготовлені вами пластикові моделі іншого самця.
2. Відмітити, яка з моделей викликала найсильніший прояв агресивної поведінки самця колючки.
3. Помістити в пробірку у вертикальному положенні іншого самця колючки в шлюбному вбранні. Відмітити реакцію господаря території на такий подразник.
4. Замалювати загрозові пози самця триголкової колючки.
5. Зробити висновок про те, що є вирішальним знаковим стимулом для захисту території у самця триголкової колючки в шлюбний період.

ЗАПИТАННЯ ДО МОДУЛЬНОЇ КОНТРОЛЬНОЇ РОБОТИ З ЕТОЛОГІЇ

1. Практичне використання етологічних досліджень.
2. Що таке, на вашу думку, «народна етологія»? Її джерела. Значення. Навести приклади.
3. Розкрити суть компонентів поведінки: інстинкту, научування, розумової діяльності.
4. Гормональна регуляція поведінки тварин.
5. Описати структури мозку, які забезпечують поведінкову реакцію.
6. Імпринтинг. Уявлення про його механізм. Біологічне значення імпринтингу.
7. Критичний період соціалізації у представників різних таксонів. Приклади.
8. Методичні прийоми вивчення впливу середовища на поведінку тварин: хедлінг, джентлінг.
9. Особливі види навчання: інсайт, відкладені (відстрочені) реакції, наслідування.
10. Суть поняття «альтруїзм». Приклади.
11. Суть поняття «доместикація». Вплив доместикації на поведінку. Приклади.
12. Розкрити суть поняття «зміщена активність». Навести приклади.
13. Що таке «переадресована активність». Приклади.
14. Пояснити явище статевої інверсії. Навести приклади.
15. Назвати видатних етологів світу та нашої країни. У чому полягає суть їх досліджень?
16. Яка проблема в етології Вас цікавить найбільше? Які існують шляхи для її вирішення (ваша думка)?

Теми рефератів

1. Механізми та приклади доместифікації тварин.
2. Сучасний стан уявлень з проблеми комунікації тварин.
3. Запахи у світі тварин.
4. Вияв елементарної розумової діяльності тварин в природних умовах.
5. Особливості поведінки суспільних комах.
6. Особливості статевої поведінки самців та самок великої рогатої худоби.
7. Поведінки хвостатих амфібій.
8. Взаємозв'язок ефекту групи та ефекту маси.
9. Групова поведінка приматів.
10. Вплив умов довкілля на поведінку тварин.
11. Причини та наслідки стресу у тварин.
12. Поведінка тварин у конфліктних ситуаціях.
13. Функції шлюбної поведінки тварин.
14. Поведінка тварин під час міжвидових взаємин.
15. Поведінка медоносної бджоли.
16. Морфо-функціональна характеристика домінуючих та підлеглих тварин.
17. Поведінка головоногих молюсків.

18. Спектр поведінки павуків.
19. Поведінка ракоподібних.
20. Особливості поведінки мисливських собак.
21. Особливості поведінки сторожових собак.
22. Порівняльна характеристика поведінки різних порід свійської кішки

Зміст курсових робіт

1. Вивчення добових міграцій змішаних зграй воронових взимку в умовах міста (на прикладі вашого населеного пункту).
2. Пристосовна поведінка кільчастої горлиці в зимовий період.
3. Зразки ігрової поведінки кошенят свійської кішки.
4. Гніздобудівна поведінка та звукова сигналізація кропив'янок і вівчариків.
5. Кормодобувна поведінка граків протягом року в умовах міста.
6. Акустична поведінка річкового крячка.
7. Шлюбна поведінка богомола *Mantis religiosa* в Середньому Придніпров'ї.
8. Поведінка павучат *Egeuzus pigeg* до розселення.
9. Особливості поведінки гусениць шкідників лісу.
10. Значення деяких загрозливих поз та передкопуляційних ритуалів у сизого голуба в міських популяціях.
11. Особливості харчової поведінки семикрапкового сонечка.
12. Поведінка польового горобця в умовах Середнього Придніпров'я.
13. Особливості поведінки білана капустиного та білана жилкуватого при пошуках їжі та відкладанні яєць.
14. Поведінкова адаптація качки-крижня до зимівлі в умовах Середнього Придніпров'я.
15. Особливості процесу роїння у медоносної бджоли *Apis mellifera*.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Акимущкин И. И. Проблемы этологии.- М.: Молодая гвардия, 1985. -191с.
2. Вагнер В. А. Биологические основания сравнительной психологии.Т. 1-2.- СПб-М., 1910-1913.
3. Венедиктова Т. Н., Колобова Н. Г., Пушкарский В. Г. Что мы знаем о поведении животных,- М.: Колос, 1978.- 175с.
4. Дьюсбери Д. Поведение животных: сравнительные аспекты.- М.: Мир, 1981.-480с.
5. Зорина З. А., Полетаева И. И. Зоопсихология. Элементарное мышление животных: Учебное пособие/З.А. Зорина, И. И. Полетаева. – М.: Аспект Пресс, 2003. – 320 с.
6. Зорина З. А., Смирнова А. А. О чем рассказали говорящие обезьяны: Способны ли высшие животные оперировать символами? / Научн. ред. Д. биол. н. И. И. Полетаева; Предисл. А. Д. Кошелева. – М.: Языки славянских культур, 2006. – 424 с.
7. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. - М.: Изд. Московского университета, 1977.- 272с.
8. Мантейфель Б. П. Экология поведения животных. -М.: Наука, 1980. - 220с.
9. Меннинг О. Поведение животных:вводный курс.- М.: Мир, 1982.- 360с.
10. Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Брайон О. В. Біологія. Охорона природи: Словник-довідник. – К.: Т-во «Знання», КОО, 2002. – 550 с.
11. Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. - М.: Наука, 1978. - 304с.
12. Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. - М.: Наука, 1983.-423с.
13. Ю.Рощевский Ю .К. Особенности группового поведения животных.- Куйбышев, 1978.-98с.
14. Талпош В. С. Зоологія. Словник-довідник. Поняття, терміни. – Тернопіль: Навчальна книга – Богдан, 2000. – 240 с.

15. Тинберген Н. Поведение животных. - М.: Мир, 1969. - 192с.
16. Шовен Ф. Поведение животных. - М.: Мир, 1972. - 487с.
17. Физиология поведения: Нейробиологические закономерности /Ред. А. С. Батуев. - М.: Наука, 1987. - 736с.
18. Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. - М.: Мир, 1975.- 855с.
19. Ельков Е. К. Поведение медоносных пчел.-М.: Колос, 1981. - 184 с.
20. Ильичев В. Д., Никольский И. Д. Голоса животных: Пособие для учителей.-М.: Просвещение, 1977. - 94 с.
21. Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей.-Л.: Изд. Ленинградского университета, 1985.- 303 с.
22. Ван Лавик-Гудолл Д. й Г. Невинные убийцы.-М.: Мир, 1977.- 173 с.
23. Ван Лавин-Гудолл Д. В тени человека. - М.: Мир, 178 с.
24. Лоренц К. Человек находит друга. - М.: Мир, 1971.- 164 с.
25. Мальчевский А. С., Голованова О. Н., Пукинский Ю. Б. Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом. - Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1972.
26. Марголис С. З.,Мантейфель И. Б. Сенсорные системы и поведение хвостатих амфибий. - М.: Наука, 1978.- 163 с.
27. Тинберген Н. Мир серебристой чайки. - М.: Мир, 1974.- 272 с.
28. Уждавини З. Ф. Групповые отношения животных. - Л.: Наука, 1980.- 144 с.
29. Фосси Д. Гориллы в тумане.-М.: Прогресс, 1990.- 288 с.
30. Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация естественного поведения птенцов. - М.: Изд-во «Наука», 1981.- 136с.
31. Шаллер Д. Год под знаком гориллы.-М.: Мир, 1976. – 297 с.
32. Шовен Р. От пчелы до гориллы.-М.: Мир, 1965.- 296 с.
33. Экология и поведение птиц /Ред. В. Д. Ильичев.- М.: Наука, 1988.- 249 с.
34. Биологический и математический анализ сложных форм поведения животных: Учеб. пособие /А. П. Крапивный, Н. П. Дидиченко. – Харьков: ХГУ, 1989. – 80 с.
35. Биоэкологические и мировоззренческие аспекты зоопсихологии: Учеб. пособие / А. П. Крапивный, М. Д. Култаева. – Харьков: ХГУ, 1986, - 68 с.
36. Межвидовые отношения животных. Мировоззренческий и этолого-психологический аспекты: Учеб. пособие /А. П. Крапивный, М. Д. Култаева – Харьков: ХГУ, 1989. - 40 с.
37. Вервес Ю. Г. Збірник програм спецкурсів кафедри зоології (Спеціальність: зоологія хребетних та зоологія безхребетних) для студентів біологічного факультету. – Київ: Фітосоціоцентр.ю 2001. – 66 с.
38. Ковтун М. Ф., Микитюк О. М., Марченко Л. П. Порівняльна анатомія хребетних: Навчальний посібник. – Харків: «ОВС», 2002. – 176 с.

Тестові завдання для перевірки знань з етології

- 1. Стійкими генетичними запрограмованими моделями поведінки можна пояснити всі наведені нижче реакції, окрім:**
 - а) "спів" коників; б) мічення території; в) шлюбна поведінка тварин;
 - г) овуляції у мавп; д) попискування пташенят у гнізді.
- 2. Взаємовідносини між хижаком і жертвою можуть бути пояснені тим, що хижак:**
 - а) знає із досвіду, де легше добути їжу;
 - б) народжується з уявленням про один або кілька видів жертв;

- в) набуває навичок пошуку і захоплення жертви в процесі навчання;
- г) під час полювання використовує лише інстинктивні форми поведінки;
- д) запам'ятовує характеристику жертви в результаті імпринтингу.

3. Турботу про нащадків можна розглядати як альтруїзм, тому що:

- а) стосунки між батьками і нащадками взаємовигідні;
- б) батьки і родичі знижують власну пристосованість, але збільшують її у нащадків;
- в) вона є результатом статевого добору і забезпечує збереження генетичної

інформації в майбутньому;

- г) це не залежить від стратегії поведінки батьків;
- д) сукупна пристосованість особини залежить від виживання її нащадків та близьких родичів.

4. Яку з наведених нижче форм поведінки можна розглядати як вроджену?

- а) безумовний рефлекс; б) умовний рефлекс;
- в) емоції; г) інстинкт; д) імпринтинг.

5. Які з наведених нижче фізіологічних систем беруть участь у здійсненні рефлексів?

- а) нервова система будь-якого типу і рівня організації;
- б) лише нервова система з вираженою цефалізацією;
- в) різні сенсорні утворення;
- г) лише екстерорецептори;
- д) ендокринна і м'язова системи.

6. У людини, як і у багатьох хребетних (і у головоногих молюсків), інформація впродовж кількох хвилин після її накопичення може бути знищена електрошоком або переохолодженням (ретроградна амнезія). Подібний вплив не діє на цю інформацію, якщо його застосовано пізніше. Це пов'язане з тим, що на початкових етапах навчання:

- а) інформація зберігається у вигляді електричної активності у кільцевих сітках популяцій нейронів;
- б) інформація зберігається у вигляді певних хімічних речовин у нейронах;
- в) електрична активність у кільцевих сітках популяцій нейронів пригнічується цим впливом;
- г) хімічні речовини в нейронах руйнуються цим впливом;
- д) під цим впливом руйнуються синапси.

7. "Хитальний" танець бджіл :

- а) це спосіб передачі інформації щодо напрямку руху відносно сонця;
- б) це спосіб передачі інформації щодо напрямку руху відносно магнітного поля ; в) інстинкт; г) умовний рефлекс.

8. Високорозвинені соціальні системи у тварин (угруповання) зумовлені формою поведінки, яка називається:

- а) турботою про нащадків; б) альтруїзмом; в) поведінковою мімікрією;
- г) соціальною поведінкою; д) імпринтингом.

9. Біологічні ритми:

- а) мають ендогенну природу; б) мають екзогенну природу;
- в) мають зовнішній синхронізатор; г) підвищують адаптивну здатність організмів; д) знижують адаптивну здатність організмів.

10. Інстинктивна поведінка:

- а) генетичне детермінована; б) генетичне недетермінована;
- в) не пов'язана з навчанням; г) є результатом навчання;
- д) не потребує зовнішнього пускового стимулу.

11. Чому батьківські інстинкти краще виражені у самок ссавців, ніж у самців?

- а) батьківські інстинкти пов'язані з вмістом пролактину в крові;
- б) батьківські інстинкти не пов'язані з вмістом пролактину в крові;

- в) у самок в крові більше тироксину;
- г) у самців немає пролактину в крові;
- д) самки і самці не відрізняються за вмістом пролактину в крові, а відрізняються за вмістом тироксину.

12. Відомий випадок, коли хвора була позбавлена всіх видів екстерорецепцій, крім тактильної. Якщо її клали у теплу ванну, то вона засинала. Це пов'язане з тим, що для забезпечення активної роботи мозку необхідно:

- а) постійне надходження сенсорної інформації;
- б) постійне надходження інформації тільки від екстерорецепторів;
- в) постійне надходження інформації тільки від інтерорецепторів;
- г) активність ретикулярної формації мозку;
- д) активність лімбічної системи мозку.

13. Поведінкові реакції у тварин спрямовані на підтримку гомеостазу за рахунок вибору найоптимальніших умов зовнішнього середовища. Відмінною рисою поведінки людини є те, що вона:

- а) забезпечує підтримку гомеостазу тільки внутрішнього середовища;
- б) забезпечує підтримку гомеостазу внутрішнього середовища;
- в) забезпечує гомеостазування не тільки внутрішнього, але і зовнішнього середовища;
- г) забезпечує підтримку гомеостазу тільки зовнішнього середовища;
- д) забезпечує підтримку гомеостазу за рахунок цілеспрямованої зміни навколишнього середовища.

14. Найважливішим фактором регулювання сезонної міграції є:

- а) зміна середньої температури повітря; б) зміна довжини дня;
- в) зменшення кількості їжі; г) збільшення кількості опадів.

15. У багатьох птахів самці мають багатокольорове та пишне оперення. Як пояснити еволюційне закріплення такої ознаки?

- а) яскраве оперення непомітне серед рослинності тропіків;
- б) ця ознака не корисна і не шкідлива, тому вона не закріплюється і не відкидається доборою;
- в) самки переважно паруються з яскраво забарвленими самцями, в наслідок цього гени цієї ознаки розповсюджуються в популяції;
- г) яскраве оперення полегшує впізнання особин свого виду і лякає представників інших видів.

16. Поясніть, чому багато зерноїдних птахів вигодовують пташенят комахами:

- а) зерно не досягає до часу вигодовування пташенят;
- б) пташенята погано перетравлюють зерно;
- в) тварина їжа повноцінніша для пташенят.

17. Якщо пташенят качки вигодовувати з рук від часу їх народження, то вони сприймають того хто піклувався про них, як батьків. Як зветься ця форма поведінки?

- а) навчання; б) імпринтинг; в) адаптивна поведінка; г) впізнання.

18. Коли у левів відбувається зміна самця-лідера, новий самець-лідер знищує або виганяє з лігва нащадків попереднього лідера. Це явище можна пояснити тим, що:

- а) новий самець не здатний забезпечити нащадків їжею;
- б) новий самець прагне вигодовувати власних нащадків;
- в) у нового самця пригнічена батьківська поведінка.

19. Вожака в групі тварин визначає його:

- а) агресивність; б) дружність;
- в) фізична сила; г) те, що його легко впізнати.

20. Вивченням розумової поведінки тварин вивчав:

а) І.М. Сеченов; б) Д. Дьюсбері; в) Н. Тінберген; г) Л.В. Крушинський.

Екзаменаційні питання з етології

1. Визначення етології, періоди становлення науки. Фізіологічні, зоопсихологічні, екологічні аспекти вивчення поведінки тварин.
2. Роль зовнішньої стимуляції в організації поведінки. Релізери (приклади).
3. КФД як таксономічна ознака (елементарний руховий акт).
4. Сучасний етап розвитку етології.
5. Локомоції тварин. Основні типи локомоції.
6. Особливості руху тварин за допомогою кінцівок: механізм та швидкість пересування у повітрі, у воді, на деревах.
7. Міграції як масові локомоції.
8. Форми поведінки, які забезпечують процеси дихання та живлення.
9. Харчова поведінка твариноідних (органоїдних): полювання, гуртове полювання, запасання їжі та маніпуляції з нею.
10. Поведінкові реакції пов'язані із споживанням води.
11. Поведінка гомойотерних та пойкилотерних організмів пов'язана з терморегуляцією (сезонні міграції, сплячки, використання схованок). Батьківська поведінка пов'язана з терморегуляцією у молоді.
12. Поведінка пов'язана з виділенням, її біологічне значення.
13. Пошуки та будівництва сховищ у тварин різних таксонів.
14. Оборонна поведінка: пасивне переховування, втеча, активний опір.
15. Попередження про небезпеку у тварин. Територіальні позначки та застережливі ознаки.
16. Дослідницька поведінка, її роль у освоєнні нової території. Вивчення її в онтогенезі у лабораторному експерименті.
17. Ігрова діяльність та її значення у тренінгові молоді та засвоєнні видової сигналізації.
18. Предметна та знаряддева діяльність: використання природних тіл та виготовлення знарядь.
19. Поведінка обумовлена біологічними ритмами (циркадні, цирканні, годинні, сезонні, річні, багаторічні режими).
20. Сон тварин, як відображення циркадного режиму. Циклічність та швидкість окремих фаз сну.
21. Сезонна репродуктивна поведінка та її зовнішні форми (лицяння і шлюбні ритуали).
22. Вибір шлюбних партнерів. Парування, гормональні механізми, які забезпечують парування.
23. Наслідки парування. Пасивна та активна турбота про відкладенні яйця та потомство у риб, земноводних, плазунів та птахів.
24. Складна батьківська поведінка у ссавців: вигодовування молоді/ санітарна поведінка, навчання нащадків.
25. Пасивні агрегації.
26. Активні вимушені агрегації.
27. Активні добровільні агрегації.
28. Токовища та їх структура.
29. Колонії. Можливі функції колоніальності.
30. Поведінкові механізми, які регулюють чисельність та розподіл особин у колонії.
31. Функції агрегацій: терморегуляції, захист від хижаків (підвищення ефективності живлення, регуляція чисельності, обмін інформацією та сексуальна стимуляція).
32. Особливості звукової сигналізації у тварин різних таксонів (приклади, значення).
33. Класифікація сексуальних стосунків. Різноманітність репродуктивних стратегій.
34. Групова поведінка тварин. Ефект групи та ефект маси.
35. Просторові стосунки особин у популяції. Індивідуальна дистанція, рухома (змінна)

- територія.
36. Мікротериторіальність. Роль торфічних факторів у становленні територіальності.
 37. Стійкі угруповання закритого типу.
 38. Ієрархічна структура популяції.
 39. Інстинкти у тварин.
 40. Научування у тварин.
 41. Метод й вивчення розумової поведінки тварин
 42. Гормональна регуляція поведінки тварин
 43. Імпринтинг як рання форма пам'яті. Його механізми та біологічне значення.
 44. Вплив материнського вигодовування та стосунків матері і дитини на розвиток молоді у тварин.
 45. Фактори впливу на організм новонародженого у „гнізді". Акустична та хімічна видова сигналізація, шкірно-тактильний контакт з матір'ю (вилизування), вплив хімічного складу молозива.
 46. Вплив умов середовища на розвиток поведінки тварин на ранніх етапах онтогенезу. Вплив збідненого та збагаченого середовища на майбутню дорослу поведінку.
 47. Активні та пасивні методи управління поведінкою тварин. Використання знань про етологічні особливості видів у практиці тваринництва, звіроводства, природоохоронній та заповідній справі. Напрямки досліджень сучасної етології.
 48. Шлюбні сезони. Фактори, що викликають репродуктивну активність. Соціоетологія, поняття про популяцію.
 49. Структури мозку які забезпечують поведінкові реакції.
 50. Рівні поведінки: кінезний, інстинктивний, розумовий.
 51. Здатність до екстраполяції у тварин різних таксонів.
 52. Методи вивчення здатності до екстраполяції у тварин.
 53. Поняття про етограму. Правила її складання для характеристики поведінки тварин.
 54. Внутрішньородинні стосунки у тварин різних таксонів. Приклади.
 55. Внутрішньовидова звукова комунікація у тварин різних таксонів. Її біологічне значення.

ЗМІСТ

1. Програма дисципліни.....	3
2. Етологія як наука. Короткий нарис історії розвитку.....	8
3. Форми індивідуальної поведінки тварин.....	18
4. Репродуктивна поведінка.....	32
5. Організація угруповань та суспільна поведінка тварин.....	39
6. Просторові стосунки особин.....	47
7. Агрегації як найпростіший тип об'єднання особин.....	52
8. Угруповання, що базуються на просторовому контакті.....	58
9. Сексуальні стосунки особин як фактор внутріпопуляційної інтеграції...	64
10. Особливості розумової діяльності тварин.....	73
11. Короткий словник понять і термінів.....	78
12. Плани лабораторно-практичних занять.....	82
13. Запитання до модульної контрольної роботи.....	88
14. Теми рефератів та зміст курсових робіт з етології.....	88
15. Список використаної літератури.....	89
16. Тестові завдання з етології.....	90
17. Екзаменаційні питання з етології.....	91

Ігнатенко Ірина Анатоліївна

ЕТОЛОГІЯ

Для студентів 3 курсу денної та заочної форми навчання напряму підготовки
6. 040102 – біологія.

Друкується в авторській редакції

Наклад 50 прим.

Видавець: Чабаненко Ю.А.
Свідоцтво про внесення до Державного реєстру видавців
Серія ДК №1898 від 11.08. 2004 р.
Україна, м. Черкаси, вул. О. Дашковича,39
Тел.8/0472/45-99-84
E-mail: office@2upost.com

Друк ПП Чабаненко Ю.А.
Україна, м. Черкаси, вул. О. Дашковича,39
Тел.8/0472/45-99-84
E-mail: office@2upost.com