

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОПЕТРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені ОЛЕСЯ ГОНЧАРА

**О. В. Севериновська, О. Є. Пахомов,
В. К. Рибальченко**

ЕТОЛОГІЯ

(основи поведінки тварин)

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
як підручник для студентів вищих навчальних закладів*

Дніпропетровськ
Видавництво ДНУ
2010

Рецензенти:

чл.-кор НАН України, д-р. с-г. наук, проф. **М. Ю. Євтушенко**
(Національний університет біоресурсів і природокористування)
д-р біол. наук, проф. **М. Ю. Макарчук**
(Київський національний університет ім. Тараса Шевченка)
д-р біол. наук, проф. **В. І. Соболев**
(Донецький національний університет)
д-р. мед. наук, проф. **П. О. Неруш**
(Дніпропетровська державна медична академія)

Севериновська О. В.

С 28 Етологія (основи поведінки тварин) : підручник для вищих навчальних закладів / О. В. Севериновська, О. Є. Пахомов, В. К. Рибальченко. – Д. : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 292 с. 44-іл., 4-табл., 194-бібліогр. назв.

У підручнику викладено як основні концепції і моделі класичної етології, так і сучасні погляди на них. Наведено теоретичні положення з етології відносно індивідуальних та суспільних форм поведінки, репродуктивної поведінки, організації співтовариств. Розглянуто найважливіші механізми, що лежать в основі навчання та поведінки тварин у цілому. Особливу увагу приділено їх поведінці в умовах антропогенного тиску.

Для студентів біологічних, психологічних спеціальностей вищих навчальних закладів.

УДК 591.51
ББК 28.681

ISBN 978-966-551-313-1

Severynov's'ka O. V.

Ethology (the behaviour of animals bases) : textbook for higher educational establishments / O. V. Severynov's'ka, O. Ye. Pachomov, V. K. Rybalchenko. – Dnipropetrovsk.: Dnipropetr. Nat. Univ. Press, 2010. Ill. 44, Tab. 7. Bibliogr. 194.

The textbook contains both the basic conceptions and the models of classic ethology and a modern looks at them. Theoretical ethology positions are shown in relation to the individual and public forms of behavior, reproductive behavior, the organization of commonwealth. The major mechanisms, that lie in the bases of animals study and behavior are considered. The special attention is paid to their behavior in the conditions of anthropogenic pressure.

For the students of biological, psychological specialities of higher educational establishments.

ISBN 978-966-551-313-1

© О. В. Севериновська, О. Є. Пахомов,
В. К. Рибальченко, 2010

© Видавництво ДНУ, оформлення, 2010

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	6
1. ІСТОРИЧНИЙ НАРИС	7
1.1. Проблема визначення етології. Періоди розвитку	7
2. ОСНОВНА МЕТА ТА МЕТОДИ ЕТОЛОГІЇ. ЗВ'ЯЗОК ЕТОЛОГІЇ З ІНШИМИ ДИСЦИПЛІНАМИ	19
2.1. Основна мета та методи етології	19
2.2. Зв'язок етології з іншими дисциплінами. Місце етології в системі наук	22
3. ОСНОВНІ КОНЦЕПЦІЇ І МОДЕЛІ КЛАСИЧНОЇ ЕТОЛОГІЇ ТА СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА НИХ	25
3.1. Комплекси фіксованих дій (КФД)	25
3.2. Орієнтовні, знакові стимули та природжений реалізуючий механізм	26
3.3. Інші концепції та поняття	35
3.4. Ієрархічна модель Н. Тінбергена	36
4. ІНДИВІДУАЛЬНІ ФОРМИ ПОВЕДІНКИ	38
4.1. Рухова активність	40
4.2. Живлення та дихання	41
4.3. Терморегуляція	46
4.4. Пошуки притулків	48
4.5. Уникнення хижаків	52
4.6. Лікування та дотримання чистоти тіла	53
4.7. Дослідницька поведінка	55
4.8. Гра	57
4.9. Біологічні ритми	61
5. РЕПРОДУКТИВНА ПОВЕДІНКА	67
5.1. Турбота про потомство	76
6. ОРГАНІЗАЦІЯ СПІВТОВАРИСТВ. СУСПІЛЬНА ПОВЕДІНКА	82
6.1. Основа організації співтовариств	84
6.2. Лабільність ієрархічної структури у співтовариствах	90
6.3. Переваги життя у групі	91
6.4. Приклади організованих співтовариств	94
6.5. Взаємодія між особинами у співтоваристві	103

ЗМІСТ

6.6. Агресія. Природа агресії	121
6.7. Конкуренція.....	134
6.8. Наслідкування	135
6.9. Кооперація.....	136
6.10. Соціальне полегшення.....	136
6.11. Прагнення тварин перебувати разом (афіліація)	137
7. РОЗВИТОК ПОВЕДІНКИ ОСОБИНИ	140
7.1. Онтогенез поведінки в ембріональний період	141
7.2. Поведінка пташенят, які щойно вилупилися, та новонароджених тварин	142
7.3. Постнатальний онтогенез поведінки	143
7.4. Вплив зовнішніх факторів на онтогенез поведінки.....	148
7.5. Вплив раннього досвіду на подальшу поведінку тварин.....	156
8. ПРОЦЕСИ НАВЧАННЯ	159
8.1. Еволюційні та вікові аспекти навчання	160
8.2. Класифікація форм навчання	162
8.3. Експериментальне вивчення умовно-рефлекторної діяльності	167
8.4. Навчання тварин у природних умовах.....	173
9. СЕНСОРНІ СИСТЕМИ, ВЗАЄМОПОВ'ЯЗАНІ З ПОВЕДІНКОЮ	178
9.1. Зорова сенсорна система	178
9.2. Слухова сенсорна система	184
9.3. Нюхова сенсорна система	189
9.4. Інші сенсорні системи	196
10. НЕРВОВІ МЕХАНІЗМИ ПОВЕДІНКИ	204
10.1. Що спільного між нервовою системою хребетних і безхребетних?	204
10.2. Нейроетологія.....	205
10.3. Актуальні проблеми вивчення нервових механізмів поведінки ссавців	206
11. ПСИХІЧНІ ПРОЯВИ ПОВЕДІНКИ	225
11.1. Навмисність поведінки.....	226
11.2. Інтелектуальна діяльність тварин у порівняльному аспекті.....	229
11.3. Використання тваринами різних знарядь.....	234
11.4. Самосвідомість у тварин. Theory of mind.....	237
11.5. Свідомість і страждання.....	240

ЗМІСТ

12. ПОВЕДІНКА ТВАРИН В УМОВАХ АНТРОПОГЕННОГО ТИСКУ	243
12.1. Порівняльна характеристика деяких форм поведінки залежно від умов існування (адаптивна поведінка).....	247
ПІСЛЯМОВА.....	266
ВАЖЛИВІ ДАТИ В ІСТОРІЇ ЕТОЛОГІЇ (за О. Гороховською)	271
ТЛУМАЧНИЙ СЛОВНИК ДЕЯКИХ ТЕРМІНІВ.....	275
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	279
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	281

ПЕРЕДМОВА

Виникнення та стрімкий розвиток етології в ХХ ст. являє собою наукову революцію, що вплинула як на біологію та психологію, так і на інші, у тому числі й гуманітарні, науки. Використання етологічних концепцій для вивчення поведінки людини викликало могутній резонанс та породило бурхливі дискусії серед фахівців різних галузей знань. Видатна роль етології була офіційно визнана в науковому співтоваристві, коли в 1973 році її засновникам Конраду Лоренцу, Ніколасу Тінбергену та Карлу фон Фрішу було присуджено Нобелівську премію. На сьогоднішній день визначення етології дещо розширилося, порівняно з класичним, яке розглядало етологію як польову дисципліну зоології, що вивчає поведінку тварин у природних умовах. Сучасна етологія є міждисциплінарною наукою і має в собі фізіологічну й еволюційну складові та спадщину біхевіоризму. Проблеми етології не тільки є загальними для психологів, фізіологів, анатомів, генетиків, екологів та спеціалістів у інших галузях, а й потребують суспільних досліджень.

Кожному з напрямів розвитку науки про поведінку присвячена значна кількість праць у різних галузях знань, автори яких використовують різноманітні підходи. Єдність тут визначається загальним прагненням до досконалого розуміння поведінки тварин, а також терпимістю при розгляді підходів і методів за умови, що дослідження проводяться кваліфіковано. Кінцевою метою вивчення поведінки тварин, що визначає практичну роль етології, вважається управління поведінкою.

Автори підручника прагнули обґрунтувати дані, отримані різними дослідниками, та пов'язати їх із фізіологічними аспектами поведінки, а також викласти принципово важливі риси елементарних форм поведінки тварин, наводячи приклади та ілюстрації. Викладаючи тільки основи науки про поведінку тварин, ми прагнули звернути увагу на найактуальніші і, на наш погляд, найцікавіші питання й висвітлити їх на сучасному рівні. Докладний список літератури можна з успіхом використовувати для більш глибокого ознайомлення з усіма питаннями.

Задовільна у всіх відношеннях класифікація матеріалу виявилась досить складним завданням, що пов'язано зі складністю самого предмета дослідження. Оскільки книга все ж таки повинна бути поділена на розділи, щоб уникнути повторів, ми мусили вдаватися до посилення на попередні сторінки. Ми вдячні спеціалістам, які розглядали рукопис на різних стадіях його підготовки. Всю відповідальність за деякі помилки покладаємо тільки на себе, однак їх стало суттєво менше завдяки цій важливій допомозі.

1. ІСТОРИЧНИЙ НАРИС

1.1. ПРОБЛЕМА ВИЗНАЧЕННЯ ЕТОЛОГІЇ. ПЕРІОДИ РОЗВИТКУ

Термін «етологія» походить від грецького слова «етос», що означає «характер», «вдача», «звичка», «звичай». У XVII ст. етологом називали актора, що зображає, часто за допомогою пантоміми, людські характери. У XVIII ст. етологія означала науку про етику, а у 1843 р. англійський філософ і економіст Дж. Мілль назвав етологією запропонований ним розділ психології, що вивчає людський характер. Як термін, що означає біологічну дисципліну, етологію вперше ввів у науковий обіг біолог І. Ж. Сент-Ілер у 1859 р. як науку про життя та взаємовідносини організмів у природному середовищі.

За визначенням класиків, *етологія* – біологічна наука, що вивчає поведінку тварин у природних умовах, приділяє увагу аналізу генетично зумовлених (спадкових, інстинктивних) компонентів поведінки, а також проблемам еволюційної поведінки. Сучасна етологія має міждисциплінарний характер і розглядає питання процесів навчання, творчості, мислення тварин, а також вивчає їх поведінку в умовах антропогенного тиску. Однак чіткого визначення цієї науки на сьогоднішній день не існує.

Історики найчастіше виділяють три періоди в розвитку етології: ранній, класичний і так званий сучасний. Фактично, перший, долоренцівський, етап – це передісторія етології. Зазвичай її називають ранньою етологією або протоетологією. Численні відомості про поведінку тварин були накопичені біологами у XVIII–XIX ст. Основи етології були закладені дослідженнями Альфреда фон Пернау (початок XVIII ст.), який розглядав етологію з точки зору пригнічення природної агресії.

Однак саме Ч. Дарвін вважається засновником наукового підходу до вивчення поведінки тварин. Дарвін вплинув на розвиток етології в декількох головних напрямках. По-перше, його теорія еволюції стала для цієї науки загальною парадигмою аналізу всіх поведінкових реакцій з еволюційної точки зору, у тому числі і поведінки людини як одного з видів вищих ссавців. У його працях «Походження видів» (1859) і «Походження людини» (1871) була переконливо показана спорідненість між видами (включаючи людину), що служить вирішальною пе-

редумовою для створення справжньої порівняльної психології. Ч. Дарвін провів систематичне порівняльне вивчення поведінки тварин. Його найвідоміша робота в цій галузі – «Вираз емоцій у людини і тварин» (1873), де автор навів численні спостереження, які підтверджують загальне уявлення про те, що вираз емоцій у людини і тварин має спільні риси та механізми. Він навіть розглядав деякі форми прояву емоцій у людини як успадковану поведінку, яка була корисна нашим пращурам, але зараз уже втратила своє функціональне значення. По-друге, погляди Ч. Дарвіна на інстинкт можуть вважатися безпосередньо початковими, що були розвинуті класичними етологами.

У 1882 р. Дж. Романес, друг і учень Ч. Дарвіна, написав свою класичну працю з психології – «Розумові здібності тварин». Він намагався продовжити викладання принципів Дарвіна, і ця праця стала першим узагальненням із порівняльної психології.

Ще одним великим дослідником поведінки тварин був Л. Морган; його видатним внеском у цю науку була праця «Введення в порівняльну психологію», опублікована в 1900 р. Більшість учених того часу намагалися пояснювати поведінку тварин у термінах людських вчинків та переживань. Л. Морган показав, що в основі дій тварин часто лежать більш прості психічні процеси, ніж у людини, і просте пояснення може бути найбільш правильним і логічним.

Ж. Леб був одним із крайніх прихильників «закона економії», він намагався пояснити майже всяку поведінку на основі тропізмів (реакцій орієнтації або руху відносно подразників), які він визначав як «вимушені рухи». Згідно з Ж. Лебом, поведінку тварин можна інтерпретувати як результат прямої фізичної і хімічної дії різних стимулів на протоплазму. Таким чином, стимули, на думку цього дослідника, впливають на тварин в основному таким же досить простим способом, як і на рослини.

Г. Дженнінгс – один із перших учених, які підкреслювали необхідність описового вивчення всього поведінкового репертуару досліджуваних видів. У своїй книзі «Поведінка нижчих організмів» (1904) він розглядав, головним чином, прості організми. Г. Дженнінгс розходився в думках з Ж. Лебом і вважав, що різноманітність і мінливість поведінки навіть найпростіших організмів несумісні з поясненням, заснованим на тропізмах.

Д. Сполдінг – один із перших дослідників поведінки тварин, що здобув популярність в основному своїми працями з розвитку поведінки в курчат. Намагаючись зрозуміти, які чинники регулюють розвиток поведінки в онтогенезі, він проводив дериваційні експерименти, в яких тварин вирощували за відсутності тих або інших елементів їх звично-

го середовища. Д. Сполдінгу належать також перші дослідження з вивчення імпринтингу (визначення поняття і його суть дивись у розділі 7).

Хоча І. Павлов відносно мало спілкувався з багатьма із сучасних йому фахівців у поведінці тварин, його лабораторні методи й експеримент, що контролюється, надали можливість експериментаторам поділити і ретельно вивчити генетичний набір форм діяльності та особливості їх протікання. Метод умовних рефлексів створив особливу область хронічного експерименту, що вплинув на розвиток науки про поведінку тварин у ХХ сторіччі.

Книга У. Джеймса «Принципи психології» (1890) стала на довгі роки основним підручником із психології; вона містила багато відомостей про поведінку тварин, зокрема розділ про інстинкт і імпринтинг. У. Джеймс багато в чому полегшив розвиток порівняльної психології.

Роботи психолога У. Мак-Дуголла значно вплинули на розвиток сучасних теорій поведінки. Вчений створив теорію «психічної цілеспрямованості», в основу якої покладено уявлення про те, що організм постійно прагне до якоїсь мети. Найбільшу популярність йому принесла книга «Соціальна психологія» (1908), у якій автор намагався показати, що всю поведінку людини можна пояснити дією інстинктів (доцільної поведінки без усвідомлення мети; поведінки, при якій здійснення одного рефлексу викликає здійснення іншого) і їх видозміною в результаті досвіду. До його переліку інстинктів входили інстинкти втечі, забіякуватості, самоприниження, розмноження, користоловства і т. д. Незабаром стало ясно, що подібні «пояснення» насправді нічого не пояснюють, а лише дають назви певним явищам. Проте У. Мак-Дуголл зробив цінний внесок у психологію.

Роботи Б. Альтума (Німеччина), Ч. Уйтмена, У. Крега (США), Дж. Хакслі (Англія), О. Хайнрота (Німеччина) значно вплинули на подальший розвиток етології як самостійної наукової дисципліни. Орнітолог О. Хайнрот у своїй відомій праці «До біології, а саме до етології і психології Anatidae» визначає етологію як вивчення природжених «звичок і манер» тварин, їх «мови та ритуалів», які він поєднує в понятті «комунікаційні системи». Він визначає, що вживання терміна «етологія» не цілком звичне, тому що слово «етос» зазвичай використовується стосовно людських «звичок і манер», які являють собою результат навчання. У антропоморфічному підході до тварин учений проводить аналогії між людським характером, людськими звичаями та ритуалами, з одного боку, і поведінкою й внутрішнім світом тварин, з іншого.

Період із середини 1930-х по 1950-ті роки був виділений як класичний. Етолог Г. Бергхардт назвав цей період «класичним синтезом

етології» за аналогією з «новим еволюційним синтезом», тобто формуванням у ті ж роки синтетичної теорії еволюції.

Найважливіший внесок у вивчення поведінки тварин внесли Конрад Лоренц (1903–1988), Ніко Тінберген (1907–1988) та Карл фон Фріш (1886–1982), яких вважають засновниками сучасної етології.

Конрад Лоренц (рис. 1.1.1, 1.1.2) народився в Австрії, вивчав медицину у Відні й паралельно займався порівняльною анатомією, філософією та психологією. У теоретичних працях К. Лоренца (1931–1937) були узагальнені основні погляди попередників – американських учених Ч. Уїтмена та У. Крега, німецьких – Я. Іксюля та О. Хайнрота і ряду вчених інших напрямів (французького вченого Ж. Леба, американських Г. Дженнінгса, У. Мак-Дугалла та ін.).

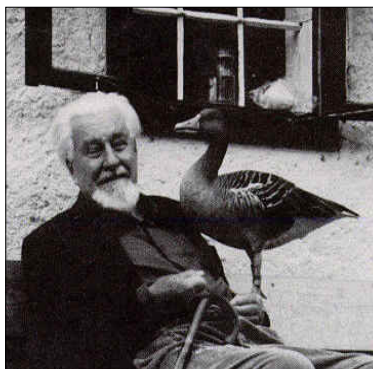


Рис. 1.1.1. Конрад Лоренц



Рис. 1.1.2. Молоді білі гуси скубуть шевелюру К. Лоренца, котрий привчив їх ставитись до себе як до матері

К. Лоренц вивчав поведінку тварин і людини, досліджував проблеми еволюції, структури факторів і механізмів поведінки тварин, що відображено в працях «Кільце царя Соломона» (1970), «Людина знаходить друга» (1971). З 1940 р. він був професором філософії у Кенігсберзькому університеті, з 1948 р. працював в університеті Мюнстера, потім – в Інституті фізіології поведінки ім. М. Планка в Зеевізені. На його погляди вплинули дослідження Ч. Уїтмена та його вчителя О. Хайнрота, а в галузі філософії й культурології – ідей І. Канта, І. Шиллера, З. Фрейда. Характерною рисою його творчості є спроба з'єднати еволюційне (або функціональне) і теологічне розуміння поведінки. Згідно з К. Лоренцом, основу видоспецифічної поведінки становлять інстинктивні рухи або фіксовані комплекси дій, форма яких є вродженою, генетично за-

кріпленою. Порівняльне дослідження поведінки різних видів тварин лягло в основу етологічного вчення еволюції поведінки. К. Лоренц запропонував модель інстинктивної поведінки, засновану на гіпотезі про фізіологічні механізми нерелекторної природи. Основні поняття цієї моделі, а також гіпотеза К. Лоренца про споконвічну координацію поведінки на рівні центральної нервової системи визначили напрямок досліджень етологів, які прагнули підтвердити, скорегувати або спростувати цю модель. Лоренц також сформулював концепцію імпринтингу. На погляди К. Лоренца вплинули події Другої світової війни. У книгах «Уроджена заборона братовбивства» та «Агресія» К. Лоренц описав усі можливі види агресії, їх взаємодію, нагромадження й перенаправлення агресії, і, звичайно ж, «табу» – гальмування агресії, яка необхідна для зберігання виду.

Ніколас Тінберген (рис. 1.1.3) народився в Гаазі (Нідерланди) і вивчав біологію в Лейденському університеті. У 1930 р. він подався з експедицією в Гренландію, а в 1938 р. відвідав в Альтенберзі Конрада Лоренца, професора зоології в Лейденському університеті. У 1949 р. Н. Тінбергера запросили читати курс зоології в Оксфордському університеті, де він організував групу з вивчення поведінки тварин. Як К. Лоренц, так і Н. Тінберген підкреслювали важливість безпосереднього вивчення поведінки тварин у природному середовищі. При цьому науковий підхід К. Лоренца відрізняється більшою філософською спрямованістю. Його численні теорії дуже вплинули на розвиток науки. Н. Тінберген був талановитим біологом-натуралістом, що провів безліч тонких експериментів у природних умовах. Головне, що відрізняє дослідження К. Лоренца й Н. Тінбергера – це спроба



Рис. 1.1.3. Ніколас Тінберген

з'єднати еволюційне, або функціональне, розуміння суті поведінки й причинне, що розкриває механізми. На базі концепції К. Лоренца Тінберген створив модель ієрархічної організації інстинктивної поведінки (див. розділ 3).

У 1963 р. у статті «Про цілі і завдання етології» Н. Тінберген у чіткій і розгорнутій формі подав схему і вказав на біологічний сенс дослідження поведінки, що розкривається як вивчення чотирьох головних питань: 1) фізіологічних механізмів поведінки; 2) онтогенезу поведінки; 3) еволюції поведінки; 4) функцій поведінки, що забезпечують ви-

живання тварин в їх природному середовищі. Це визначення етології стало стандартним і прийнятним у всіх працях з етології. Найцікавіші роботи Н. Тінбергена – «Поведінка тварин» (рис. 1.1.4) та «Соціальна поведінка тварин».



Рис. 1.1.4. Знаменита книжка Н. Тінбергена

Австрійський зоолог Карл фон Фріш (рис. 1.1.5) народився у Відні. У будиночку за містом на о. Вольфганг у Брюнвінклі маленький Карл проводив багато часу, спостерігаючи за тваринами. Він вів докладні записи про свої спостереження і писав статті для журналів, що видавали любителі природи. Отримав освіту в Зоологічному інституті Мюнхенського університету, визнаному центрі експериментальної біології. Саме цьому університету він присвятив значну частину свого життя. З 1912 року і до кінця свого життя він проводив дослідження з вивчення поведінки

бджіл, яка виявилась набагато складнішою, ніж уявлялося напочатку. Безцінними для етології є його праці стосовно поведінки медоносних бджіл (рис. 1.1.6).



Рис. 1.1.5. Карл фон Фріш

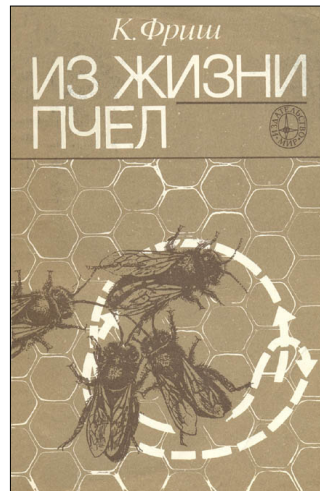


Рис. 1.1.6. Праця К. Фріша

Засновники етології з самого початку розглядали свої дослідження як основу для майбутньої фундаментальної наукової дисципліни, зайнятої всебічним вивченням поведінки тварин, і докладали всіх можливих зусиль, щоб затвердити свій дослідницький напрям саме в цій якості. З середини 1950-х років більшість етологів уже вважала етологію самостійною дисципліною, нехай і дуже молодою. Саме з цього моменту етологія починає володіти загальноприйнятими ознаками інституціалізації (засновуються журнали, дослідницькі центри, проводяться регулярні міжнародні конференції, навчальні курси), необхідними для наукової дисципліни.

У 1973 р. Конрад Лоренц, Ніко Тінберген та Карл фон Фріш були нагороджені Нобелівською премією з медицини «за відкриття, пов'язані зі створенням та встановленням індивідуальної та групової моделі поведінки». Бьорг Кронхольм з Каролінського інституту відзначив, що ці відкриття «стали передумовою для проведення всебічних досліджень, об'єктом яких стали також і ссавці, а крім того – для оцінки впливу аномальних психосоціальних ситуацій на індивідуумів».

Класичним періодом звичайно називають той час, коли теорія К. Лоренца та Н. Тінбергена панувала в етології, а посткласичний період, на думку більшості етологів, почався відтоді, коли теорія К. Лоренца в результаті критики з боку етологів і американських порівняльних психологів перестала займати в етології домінуюче положення, і в цій науці більше не стало єдиної теорії, яка має одностайне визнання, втрапився інтерес до пошуку загальної теорії та виник наголос на нагромадження фактичного матеріалу та експериментальні дослідження, що виходять із різноманітних гіпотез.

Активні дискусії стосовно теорії К. Лоренца велися протягом 1950-х років. При розгляді цього перехідного періоду складається досить парадоксальна ситуація. Більшість етологів указують на те, що в класичний період в етології існувала єдина теорія, навколо якої й об'єдналася етологічна школа Лоренца–Тінбергена, а в посткласичній етології така теорія відсутня. Вони вважають 1950-ті часом, коли відбувалися процеси, результатом яких було зникнення єдиної теорії. Але саме в цей період етологічне співтовариство, а також обсяг і розмаїтість етологічних досліджень почали рости, а етологія перетворилася з порівняно невеликої школи на процвітаючу наукову дисципліну. Таким чином, після втрати єдиної теорії етологія не тільки не зникла як єдиний науковий напрямок і співтовариство, а навпаки, явно вступила в період швидкого прогресу. Незважаючи на нескінченні теоретичні суперечки та все різноманіття досліджень і гіпотез, етологічне співтовариство й далі продовжувало рости і процвітати (зокрема, збільшувалося число наукових центрів,

навчальних курсів, спеціалізованих журналів, швидко росла кількість учасників міжнародних наукових конференцій тощо). Більшість нових дослідників у 1950-ті роки приходили в етологію завдяки інтересу до класичної теорії К. Лоренца, спочатку повністю приймаючи її. Крім того, сама первісна класична теорія в цей час активно вдосконалювалася як самим К. Лоренцом, так і його послідовниками, і відіграла важливу роль у консолідації (об'єднанні) етологічного співтовариства. Впливова традиція лоренцівського теоретичного підходу продовжує існувати в етології й у теперішній час.

У класичний період розвитку етології поширеним стало розуміння «природженого» того, що визначається з самого народження й фіксовано на генетичному рівні. Типологічні ознаки поведінки набули в етології генетичної інтерпретації, і стереотипні видоспецифічні властивості поведінки стали визначатися як генетично фіксовані (I. Eibl-Eibesfeldt, S. Kramer, R. Burghardt, R. Hinde).

Головною тенденцією в посткласичній етології стало прагнення перейти від евристичних моделей до виявлення конкретних фізіологічних механізмів, що лежать в основі поведінки. У цьому плані цінні роботи У. Торпа, що стосуються етологічного підходу до вивчення процесів навчання у тварин.

Поняття «фіксованих форм дій», «природженого пускового механізму» і «ключових стимулів» (див. розділ 3) перейшли в основні положення посткласичної етології, але їх конкретний зміст і роль видозмінилися. Вони перестали розглядатися як чисто природжена поведінка, а стали уявлятися як такі компоненти поведінки, діапазон мінливості яких у край малий. Поняття знакових стимулів та уявлення про гіпотетичні природжені пускові механізми також піддалися ширшому поясненню й ускладненню. Було знайдено, що ключові стимули можуть видозмінюватися під впливом досвіду (I. Eibl-Eibesfeldt, R. Burghardt, E. Hess). В. Шлейдт увів у етологію поняття «природженого пускового механізму, модифікованого досвідом».

Ядром етологічної концепції ключових стимулів і природженого пускового механізму було уявлення про існування так званої «центральної фільтрації», тобто про те, що саме центральна нервова система забезпечує вибірковість у реакціях тварин на зовнішні стимули, відбираючи з множини стимулів, що надійшли через органи чуття, лише деякі.

До середини 1960-х років стала загально визнаною точка зору, що в роботі природженого пускового механізму беруть участь як центральні, так і периферичні нервові процеси і що цей механізм не локалізований тільки в центральній нервовій системі.

Що стосується популярних у класичний період понять «апетитної поведінки» (неспецифічної пошукової поведінки) і «консуматорного акту» (виконання інстинктивної дії під впливом відповідної стимуляції), то вони втратили своє колишнє значення через ускладнення уявлень про структуру поведінки, проте в деяких випадках продовжували використовуватися.

Із вищесказаного можна зробити висновок, що не тільки в класичній, а й у перехідний період від класичної до посткласичної етології, незважаючи на втрату єдиної теорії, в етології продовжувала існувати школа (парадигма за Т. Куном), що поєднувала вчених у єдине співтовариство.

Сучасний етап характеризується не тільки відсутністю єдиної теорії в етології, а й наявністю міждисциплінарних зв'язків, насамперед із порівняльною психологією й нейрофізіологією. Фаза сучасної етології триває досить довгий період, і в ньому іноді виділяють різні етапи. Ряд відомих етологів переконаний, що із середини 80-х років минулого сторіччя етологія вступила в новий етап свого розвитку – етап так званої «широкої етології». Для нього характерна, на їх думку, не консолідація дисципліни стосовно тієї або іншої приватної теорії поведінки, а взаємодія на основі існування єдиного етологічного підходу, що дозволяє етології, зберігаючи свою внутрішню цілісність, бути відкритою для взаємодії з іншими дисциплінами й підходами та відігравати інтегративну роль у всіх дослідженнях, присвячених біології поведінки.

Антропологи, хоча і обмежуються вивченням приматів, зробили вагомий внесок у розвиток сучасної науки про поведінку тварин взагалі.

Ентомологам, іхтіологам, герпетологам, орнітологам та мамологам належать класичні роботи з поведінки тварин, їх праці можна поєднати під загальною рубрикою «поведінкова етологія».

Сучасні фізіологічні методи дозволили вченим розпочати вивчення фізіологічних корелятивів поведінки тварин. Нейрофізіологи усвідомили важливість аналізу необхідних у природі форм поведінки при дослідженні будови та функції центральної нервової системи. Виникла нова галузь – нейроендокринологія, що вивчає взаємодію гормонів, нервової системи та поведінки, зокрема репродуктивної поведінки, агресії та стресу.

Вагомий внесок у розвиток науки зробили психіатри, спеціалісти з соціальної психології, ветеринарні лікарі та працівники зоопарків і заказників.

З 1980-х років набирають обертів прикладні аспекти етології. Кінцевою метою вивчення поведінки тварин, що визначає практичну роль

етології, вважають управління поведінкою (Л. Баскін). Створені теоретичні основи управління поведінкою: теорії ієрархічної організації поведінки соціальних тварин, розкрито механізми ритуалізації (демонстративної поведінки, що протидіє агресії), комунікативних систем, механізмів упорядкування соціальної поведінки. Проте прямо використовувати знайдені закономірності для модернізації тваринництва і промислового господарства не вдається. Доводиться вирішувати безліч конкретних питань, пов'язаних із специфікою виду, його реакцією на доместикацію (приручення тварин) та умови утримання. Тут виявлено значну кількість досить схожих проблем, пов'язаних із закономірностями доместикації й синантропізації (приспособлення організмів до існування поблизу людини), їх впливом на екологію та поведінку тварин.

Розвиток тваринництва йде шляхом створення нових варіантів взаємодії організмів із новими фізичними і біологічними умовами. Виключаючи дію лімітуючих чинників, людина вводить тварин у нові екологічні ніші. Проте ми спостерігаємо при цьому лише слабкі зміни норми реакції видів. У більшості випадків йдеться тільки про використання існуючого діапазону норми реакцій. Змінюючи поведінку, людина використовує природні механізми, що забезпечують лабільність поведінки: перекомбінацію простіших елементів у рамках складніших, вироблення реакцій на нові стимули. Переводячи тварин у нове середовище, ми кожного разу повинні переглядати всі аспекти їх цілісної поведінки, формуючи за необхідності адекватні реакції і усуваючи непридатні до нових умов.

Комплекс особливостей поведінки пов'язаний з еволюцією коадаптацій (приспособвань) тварин і середовища, в якому вони мешкають. Людина змінює біоценоз у своїх цілях: скорочує харчові ланцюги, інтродукує види (інтродукція – процес освоєння організмом невластивої для нього території), або створює породи домашніх тварин, використовуючи нові, доти не зайняті в даному біогеоценозі екологічні ніші, набагато збільшує чисельність видів, природний гомеостаз популяцій яких направлений на розсіювання і малу густину населення. Невдачі в досягненні поставлених цілей і руйнування природи неминучі, якщо не розробити програму перетворення поведінки, використання або нейтралізації дії її законів.

У цілому ми можемо говорити про спеціальний напрямок досліджень – прикладну етологію, перед якою стоять такі проблеми:

1. Створення моделей цілісної поведінки тварин в умовах штучних середовищ. Розробка етологічних аспектів неоеволюції (доместикації та синантропізації).

2. Визначення меж мінливості цілісної поведінки та її елементів у важливих для господарства видів і розробка методів цілеспрямованого формування поведінки.

3. Вивчення і використання закономірностей поведінки в штучних умовах тваринницьких комплексів, пасовищного тваринництва й інтенсивного промислового господарства.

Прикладні етологічні дослідження, що ведуться в нашій країні та за кордоном, зосереджені на таких першорядних завданнях.

У промисловому тваринництві: а) формування цілісної адекватної поведінки в різних режимах промислової технології; б) рухова активність (проблема гіподинамії).

У промисловому свинарстві: а) формування цілісної адекватної поведінки в різних режимах промислової технології; б) рухова активність (проблема гіподинамії); в) формування адекватної харчової поведінки (акселерація онтогенезу поведінки); г) стимуляція статевої активності (боротьба з яловістю й імпотентністю).

У пасовищному тваринництві: а) етологічна і просторова структура популяцій домашніх копитних; б) дистанційне управління.

Неодоместикація і гібридизація: а) зміна оборонної і агресивної поведінки як основна проблема доместикації диких видів; б) спрямоване формування харчової поведінки; в) зміна статевої поведінки у зв'язку з подоланням видотипових ізолювальних механізмів.

У промисловому господарстві: а) розробка методів збирання продукції в популяціях промислових тварин; б) виключення механізмів обмеження чисельності популяцій; в) інтродукція і реінтродукція промислових тварин у нові або втрачені екологічні ніші; г) відновлення традицій популяцій при відновленні чисельності видів.

Виявлення специфіки і проблематики прикладних етологічних досліджень робить їх цілеспрямованими. Визначаючи, які закономірності поведінки лежать в основі практичних досягнень етологів, можна використовувати їх для створення загальних теорій, переносити на інші види та інші середовища.

В галузі прикладної етології накопичено певний обсяг знань, використання яких при мінімальних витратах коштів і зменшенні витрат праці може забезпечити різке збільшення продуктивності тваринництва. Уже сьогодні етологи могли б узяти на себе певні організаційні і господарські обов'язки.

Самостійною наукою стає «етологія людини», що намагається розкрити причини немотиваційної агресії та альтруїзму, цілого ряду маній, фобій, а також особливості та дива кохання й інше.

Підводячи підсумок, слід зазначити, що в результаті спільних зусиль фахівців із різних дисциплін виникла сучасна наука про поведінку тварин. Про це можна судити з періодичних видань, наукових товариств і досліджень, що проводяться в різних галузях. Ряд наукових товариств – Animal Behavior Society у США, Association for the Study of Animal Behavior в Англії та The International Society for Human Ethology (ISHE) – проводять регулярні міжнародні етологічні конференції.

Найбільш популярними етологічними журналами на сьогоднішній день є «Ethology», «Animal Behavior», «Canadian Journal of Animal Science», «Behavior», «Behavioral Ecology and Sociobiology», «Hormones and Behavior», «Applied Animal Behavior Science», «Ethology, Ecology and Evolution» та багато інших.

2. ОСНОВНА МЕТА ТА МЕТОДИ ЕТОЛОГІЇ. ЗВ'ЯЗОК ЕТОЛОГІЇ З ІНШИМИ ДИСЦИПЛІНАМИ

2.1. ОСНОВНА МЕТА ТА МЕТОДИ ЕТОЛОГІЇ

Основне завдання етології – дати філогенетичне та фізіологічне пояснення функціональних взаємозв'язків між факторами, що формують поведінку живих істот та впливають на неї.

Розгляд методів почнемо з умов проведення етологічних досліджень. Загальним у класичний період розвитку науки було вивчення поведінки тварин в умовах, наближених до природного середовища. При цьому використовувалися два основні варіанти досліджень: у природних умовах та в штучних, що відтворюють природні. Дослідження в природних умовах мали тривалу традицію в зоології, але довгий час не розглядалися професійними вченими як особливий науковий метод, і ними займалися майже тільки любителі. Поступово у класичній етології була розроблена теорія, предметом якої стала складна видоспецифічна поведінка тварин.

У класичній етології застосовувалося одночасно два способи описання видоспецифічної поведінки: за допомогою зображень (малюнків, фотографій) і словесне описання, які доповнювали одне одного. Словесне описання вимагало введення стандартної номенклатури для позначення різних компонентів і послідовностей поведінки. Повне описання видоспецифічної поведінки тварин (з використанням об'єктивних методів реєстрації – кінозйомки, магнітофонних записів, хронометражу) називається *етографією* (каталогом) характерних для виду поведінкових актів.

Етограми різних видів тварин піддаються порівняльному аналізу, що дозволяє вивчити еволюційні аспекти. Для цієї мети етологи використовують безліч видів від безхребетних до приматів. Деякі науковці почали використовувати ці методи для вивчення поведінки людини.

Уявлення про експериментальний метод у класичній етології значно відрізнялося від ідеалу експерименту, на який орієнтувалися експериментальні психологи та деякі біологи. У класичних дослідженнях існувало загальне правило: науковець повинен прагнути до мінімального втручання в експеримент, щоб не впливати на цілісну систему нормаль-

ної поведінки тварин. Особливістю експериментального методу в класичній етології була велика різноманітність експериментальних методик, які звичайно спеціально використовувалися залежно від виду тварини та від того, яка конкретна поведінка досліджувалася.

Після того як усі поведінкові акти належним чином описані, дослідник може перейти до чотирьох категорій питань – про безпосередні причини, що викликають ту або іншу поведінку, про її розвиток, еволюційну історію та функції. Будь-який дійсно повний аналіз поведінки повинен дати відповіді на всі ці запитання.

Етологічні методи припускають цілісний, аутоекологічний, а для таксонів хребетних тварин і деяких безхребетних, – синекологічний підхід. *Аутекологія* вивчає зв'язок окремої особини з довкіллям. *Синекологічний* підхід припускає, що особина живе не «сама по собі», а у популяції й, більше того, у коадаптивному комплексі близьких видів. *Коадаптація* – спільна адаптація (приспосовування).

Особлива увага в етології, як і в зоології, приділяється методам абсолютного обліку тварин та птахів. Метод мічення складається з великої кількості методик та прийомів, що мають свої особливості та цілі. Мічення з «поверненням» (будь яка повторна реєстрація поміченої особи) поставляє необхідні матеріали при вивченні питань міграції, дослідженні територіальних зв'язків, визначенні чисельності популяції й середньої та максимальної тривалості життя тварин у природі, ступеня контактів та взаємовідносин між співтовариствами, стадами, зграями, сім'ями та окремими особинами. Методам мічення та результатам їх використання в різних групах тварин присвячені огляди О. Карасьової, Н. Нікітіної, А. Вінокурова, W. Magion, J. Shamis, R. Honger, N. Aslanova. Розрізняють індивідуальне та групове мічення. Ступінь розробки методів мічення для різних груп тварин вельми різний: для птахів методи мічення випробувані більшою мірою, ніж для інших тварин.

Найпоширенішим та найдавнішим методом мічення є кільцювання або маркування стандартними металевими або пластмасовими кільцями та мітками, на яких нанесено умовну адресу організації та порядковий номер. У такій спосіб відбувається мічення птахів, кажанів, ссавців, плазунів, амфібій. Для ссавців випускається значна кількість стандартних вушних міток: бирки, сережки, кнопки, диски та ін.

Для риб на сьогоднішній день розроблено найбільшу кількість (близько сорока) способів мічення: металеві, пластмасові диски, пластини, ампули (гідростатичні мітки), гнучкі стрічки, трубки («спагеті»), плоскі стрілки тощо, які кріпляться на плавники, зяброві кришки, в основі хвоста, під шкірою і навіть вводяться у внутрішні органи.

Мітки у вигляді смужок алюмінієвої фольги або кольорової вінілової плівки, що наклеюються на крила, використовують для вивчення пересування денних метеликів та бабок.

Подібні мітки – це своєрідний паспорт тварини, тому вони ніколи не повторюються.

Найсучаснішим методом мічення є використання радіопередавачів та іншої аналогової апаратури. Дистанційна радіотелеметрія дозволяє не тільки отримати дані про переміщення тварини та її активність, а й зареєструвати деякі фізіологічні параметри.

Цікавим є метод аналізу бюджету часу та енергії. Бюджет часу – це перелік денних справ, що, по суті, є повним звітом про поведінку тварин, про розподіл всіх форм поведінки в часі. Бюджет енергії – перелік того, на що і скільки енергії використано – по суті, також характеризує поведінку, але з іншої точки зору. У нормі існує повний взаємозв'язок між обома бюджетами. Бюджет часу тварин устанавлюється хронометруванням їх поведінки, статистичними дослідженнями динаміки зграй, радіостеженням. Бюджет часу дикої тварини є інформативним сам по собі, але можливості його розуміння обмежені, оскільки бракує бюджету енергії. Інформативність бюджету часу зростає, коли на його основі розрахувати бюджет енергії тварин. Для цього час, витрачений на кожну з активностей, необхідно помножити на її енергетичну ціну, яка встановлюється в лабораторних експериментах.

Накопичення повноцінних описів бюджетів часу можна зібрати в колекції, до яких можна звертатися через деякий час, аналізувати та порівнювати з різних позицій та різними методами. Наприклад, порівняння бюджетів одного й того ж виду в благополучних та неблагополучних місцях існування дозволило зрозуміти, чому неприйнятні для виду такі неблагополучні місця. Російський вчений В. Дольник наводить деякі приклади, в яких використання даного методу дало неочікувані результати. Усі птахи мають мало нащадків та багато піклуються про них. Установлено, що витрати енергії (з урахуванням маси тіла) на виводок схожі в різних видів птахів. Але при цьому горобці витрачають на виробництво яєць близько 5 % продуктивної енергії, а 95 % енергії витрачають на репродуктивну поведінку. Деякі виводкові птахи витрачають на кладку близько 50 % продуктивної енергії пари і 50 % залишають на репродуктивну поведінку. Досить дорогими виявляються пташенята в морських птахів через значні витрати на них батьківської енергії; пташенята хижаків виявляються в декілька разів дорожчими, ніж курчата.

Отже, як відзначає автор, величина витрат продуктивної енергії на репродукцію є суворо обмеженою. Тому витрата її не може бути довільною та випадковою і повинна підкорятися певним стратегіям, характерним для кожного виду. Звідси репродуктивна поведінка, бюджет енергії та демографічні параметри виявляються суворо корельованими.

Ще один аспект несподіваних відкриттів – це результат вивчення стратегій харчування різних видів. Виявлено, що у дикій природі най-

2. ОСНОВНА МЕТА ТА МЕТОДИ ЕТОЛОГІЇ. ЗВ'ЯЗОК ЕТОЛОГІЇ З ІНШИМИ ДИСЦИПЛІНАМИ

більш ефективними виявляються неспеціалізовані види птахів, які мають широкий спектр харчування, що є проявом їх адаптованості. Вузька харчова спеціалізація є енергетично менш ефективною. Тому її розуміють як змушений відступ із найбільш сприятливих ніш через неможливість утриматись у них в умовах конкуренції з іншими видами.

Останнім часом у різних галузях науки, у тому числі в біології та психології, часто використовують метод моделювання – це дослідження процесів або станів, форм поведінки за допомогою їх реальних (фізичних) або ідеальних, насамперед математичних, моделей. При цьому під словом «модель» розуміють систему об'єктів або знаків, що відтворює деякі суттєві властивості системи-оригіналу. Наявність часткової схожості дозволяє використовувати модель як замісника або представника даної системи. Створення спрощених моделей системи – дієвий засіб перевірки істинності та повноти теоретичних уявлень.

В етологічних дослідженнях використання цього методу не націлене на створення точної картини конкретних фізіологічних та психічних процесів в організмі, а тільки підкреслює основні принципи організації та роботи цих гіпотетичних механізмів. Головна функція моделей – спрямувати в певне русло поведінкові і нейрофізіологічні дослідження, що дає змогу фізіологам вирішувати етологічні питання. Найновішим та найбільш дискусійним методом в етології є лабораторний метод дослідження. Дослідження в лабораторних умовах найчастіше використовується з метою вивчення психіки тварин, їх розумових здібностей та ін. Справді, часто завдання, що ставлять дослідники перед тваринами, штучні і досить віддалені від життєвих ситуацій. Сама логіка їх постановки антропоморфна та навіяна особливостями функціонування психіки людини, а не психіки тварин. Для тварин інколи більш адаптивною є відмова від виконання завдання, ніж спроба його виконання. Хоча, безумовно, дослідження в лабораторних умовах розкривають деякі механізми, особливо фізіологічні, у прояві тих або інших форм поведінки. А виховання тварин в ізоляції від факторів зовнішнього середовища є необхідним етапом у вивченні онтогенезу їх поведінки.

2.2. ЗВ'ЯЗОК ЕТОЛОГІЇ З ІНШИМИ ДИСЦИПЛІНАМИ. МІСЦЕ ЕТОЛОГІЇ В СИСТЕМІ НАУК

Спочатку етологія виникла як один із напрямків загальнозоологічних досліджень, що систематизував фактичний матеріал про поведінку тварин. Як наука етологія не могла сформуватися доти, доки серед

2.2. Зв'язок етології з іншими дисциплінами. Місце етології в системі наук

різних біологічних дисциплін не виникло необхідності виділити специфічний напрям – аналіз «доцільних» актів поведінки – в окрему дисципліну.

Для виділення особливої дисципліни, крім специфічного предмета дослідження, необхідні так само специфічні методи дослідження, що спочатку виступають як методи дослідження в різних науках.

У фізіології нервової діяльності таким предметом стало дослідження виникнення та розвитку рефлекторної поведінки.

У генетиці – спадковість стереотипних форм адаптивної поведінки.

У палеозоології – становлення різних форм поведінки у філогенезі.

У систематиці – використання стереотипних форм поведінки й діапазону поведінкових реакцій для уточнення систематичних категорій.

У зоопсихології – вивчення набутих форм поведінки в природних умовах.

В екології – виявлення адаптивного значення тих або інших форм поведінки.

У теперішній час етологія має статус академічної дисципліни, причому з розгалуженою структурою піддисциплін (серед них, наприклад, нейроетологія, етологія людини, екоетологія та ін.).

Зрідка можна зустріти характеристику етології як галузі зоології, але це, очевидно, пов'язано з її походженням, оскільки її коріння лежить, головним чином, у зоології.

Хоча етологи визначають свою дисципліну як біологію поведінки й вважають її однією з основних біологічних наук, але одночасно вони ж розглядають її ще і як напрям у психології. Саме так до неї ставилися із самого початку її засновники К. Лоренц та Н. Тінберген.

Спроби віднести етологію повністю або окремо до біології або до психології звичайно не вдаються. Найбільш адекватною і простою є ідентифікація етології як однієї з дисциплін, що вивчає поведінку.

З початку формування цієї науки зоологи й етологи цікавилися тільки поведінкою тварин, але не розглядали її як модель людської поведінки. Стосовно поведінки тварин використовували поняття, запозичені з гуманітарної сфери: суспільство, соціальна поведінка, соціальна ієрархія, спілкування, ритуалізація, агресивність, конкуренція тощо. Виявилось, що поведінку живих істот не виходить ані описувати, ані аналізувати без застосування понять і термінів, що використовуються в руслі гуманітарного знання. Схему зв'язку етології з іншими дисциплінами наведено на рисунку 2.2.1.

У міру розвитку етології, тим більше після появи в ній такого самостійного напрямку як етологія людини, у ній виникли значні галузі перетинання з гуманітарними дисциплінами, і не тільки з психологією

2. ОСНОВНА МЕТА ТА МЕТОДИ ЕТОЛОГІЇ. ЗВ'ЯЗОК ЕТОЛОГІЇ З ІНШИМИ ДИСЦИПЛІНАМИ

людини, а й із соціологією, антропологією, семіотикою, лінгвістикою тощо. У результаті етологи все більше наголошували на тому, що етологія не може вважатися суто біологічною дисципліною.



Рис. 2.2.1. Зв'язок етології з іншими дисциплінами

3. ОСНОВНІ КОНЦЕПЦІЇ І МОДЕЛІ КЛАСИЧНОЇ ЕТОЛОГІЇ ТА СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА НИХ

Основи класичної етології можна зрозуміти, розглянувши деякі з головних концепцій і теоретичних моделей, запропонованих для пояснення безпосередніх причин поведінкових реакцій. Слід пам'ятати, що питання про кінцеві причини теж мали велике значення для класичних етологів.

3.1. КОМПЛЕКСИ ФІКСОВАНИХ ДІЙ (КФД)

Комплекси фіксованих дій – це видопецифічні (однакові у всіх осіб даного виду) природжені шаблони (стереотипні за порядком та формою виконання) рухових актів. К. Лоренц назвав їх «спадковими координатами» або «ендогенними рухами».

Характеризуючи комплекси фіксованих дій, звернемося до підручника Д. Дьусбері «Поведінка тварин», в якому, на наш погляд, найбільш доступно викладені основні положення.

1) КФД – це *стереотипні* рухи, які створюють жорстку, передбачену і високоорганізовану послідовність;

2) КФД – це складні комплекси рухів, що відмінні від простих рефлексів;

3) вважається, що КФД *виявляються у всіх представників даного виду* або принаймні в усіх особин даної статі, що належать до певної вікової групи і перебувають у певному фізіологічному стані;

4) КФД викликаються *простими, але високоспецифічними стимулами*;

5) КФД є реакціями, що «самовиснажуються»: саме здійснення КФД веде до того, що його стає важче викликати знов. Повторне викликання КФД ускладнене;

6) у разі КФД зовнішні подразники необхідні лише як «*пускові*» стимули, тобто, якщо їх викликати хоча б одноразово, вони продовжуються незалежно від зовнішніх стимулів. КФД, що почалися, продовжуватимуться, навіть якщо в середовищі виникнуть зміни, у результаті яких ця поведінка перестане бути доречною;

7) КФД незалежні від попереднього досвіду. Вони здійснюються практично повністю з першого разу.

К. Лоренц і Н. Тінберген детально описали у сірого гусака стереотипну реакцію заковчення яйця до кубла.

Погляди класичних етологів стосовно КФД у подальшому піддалися найсерйознішій критиці (О. Гороховська). При цьому думки етологів поділилися. Деякі з них, і перш за все німецькі і голландські вчені, пов'язані з етологічними центрами в Зевізені, Гронінгені і Лейдені, а також цілий ряд американських етологів (наприклад, Е. Хесс, Р. Бергхардт, Дж. Барлоу та ін.) залишилися прихильниками лоренцівської моделі, але вже не в її простому класичному варіанті, а у складнішому, удосконаленому вигляді, що допускає подальші коректування й ускладнення.

Основні видозміни цієї моделі торкнулися ролі периферичних нервових процесів і зовнішньої стимуляції в регуляції та виконанні фіксованих форм дії. Якщо в класичній моделі робився акцент майже винятково на центральні процеси, то в новому варіанті передбачалося, що, хоча форма рухів у своїх основних рисах і задається, головним чином, центральною нервовою системою, але периферичні процеси можуть її модифікувати, визначаючи її остаточний вигляд. У класичній етології вважалося, що після вивільнення фіксованої форми дії подальше її виконання вже не залежить від зовнішніх стимулів. Етологи дійшли висновку, що зовнішні стимули і пропріорецептори можуть бути необхідні для підтримки цих дій, і що зовнішня стимуляція може припинити виконання даної дії та переключати тварину на іншу поведінку. Найважливішим удосконаленням, на думку самого К. Лоренца та інших етологів, було включення в модель механізмів зворотних зв'язків як між периферичною та центральною нервовою системою, так і всередині центральної нервової системи.

3.2. ОРІЄНТОВНІ, ЗНАКОВІ СТИМУЛИ ТА ПРИРОДЖЕНИЙ РЕАЛІЗУЮЧИЙ МЕХАНІЗМ

Стимули можуть активувати тварин, викликаючи в них відповідь, і орієнтувати їх. *Реакція орієнтації* – це реакція на фізичні властивості зовнішнього середовища.

Тварини сприймають світло, силу тяжіння, рух води, повітря і займають певне положення відносно цих факторів, наприклад, орієнтація у бджіл за сонцем, орієнтація птахів по зірках, рефлекс випрямлення у пацюків.

Механізм орієнтації на кожний стимул викликає в головному мозку відповіді двох типів: 1) за специфічним сенсорним шляхом, що пов'язаний із специфічними рецепторами; 2) менш специфічну відповідь, коли стимул діє на неспецифічні рецептори, інформація від яких надходить висхідними сенсорними шляхами, дає колатералі, іде до ретикулярної формації, а далі до зовнішніх центрів і, проходячи через неспецифічні шляхи, спонукає до дії.

Наприклад, залицання самця до горлиці протягом кількох днів. Це необхідно задля виникнення в самки гормональних зсувів, тобто підготовки самки до парування. Самки кішок і кроликів залишаються рецептивними, доки не спаруються із самцями. Стимули пов'язані з актом парування, що запускає виділення лютеїнізуючого гормону гіпофіза, який і викликає овуляцію в самки.

К. Лоренц пусковий механізм зобразив у вигляді схеми:

пошукова поведінка → спонукальний (знаковий) стимул →
ієрархія стимулів → завершальний акт

Першою стадією поведінкового акту є пошукова поведінка. Коли у тварини настає стан специфічної готовності до якогось виду діяльності (наприклад, готовності до розмноження), вона активно шукає стимули, за дії яких ця діяльність могла б здійснитися (КФД).

Наприклад, на початку сезону розмноження самці деяких видів птахів вибирають місце для гнізда й охороняють зайняту ділянку, чекаючи появи самки. Так, самці звичайного птаха мухоловки-форелі вирушають на пошуки дупла. Знайшовши його, самець починає біля нього співати, показуючи іншим самцям свого виду, що це місце зайняте. Спів самця біля дупла привертає до нього самку того ж виду, пошукова поведінка якої спрямована саме на пошук співаючого самця. К. Лоренц називає цю фазу поведінкового акту пошуковою (або апетитною – appetitive). Пошукова поведінка може широко варіювати, часто є складним комплексом реакцій і характеризується «спонтанністю», оскільки вона проявляється, головним чином, під впливом внутрішніх стимулів.

Наприклад, вибір території для спорудження гнізда іноді обмежується перельотом у визначене, раніше вже використане місце, а в деяких випадках вимагає і тривалих пошуків, боротьби з іншими самцями, а при поразці – вибору нової ділянки. За уявленням К. Лоренца, саме пошукова фаза поведінкового акту належить до категорії цілеспрямованої поведінки, оскільки дії, що здійснюються, підпорядковані певній меті, яка може бути досягнута різними шляхами.

Пошукова фаза будується на природженій основі, але в ході онтогенезу ця основа доповнюється набутими реакціями. Саме пошукова

поведінка є засобом індивідуального пристосування тварин до навколишнього середовища, причому це пристосування нескінченно різноманітне за своїми формами. Основу формування пошукової поведінки в онтогенезі складають такі процеси як звикання й навчання в усіх його різноманітних формах. Саме до пошукової фази поведінкового акту належать і прояви елементарної розсудливої діяльності тварин, коли для досягнення мети тварина в новій для неї ситуації оперує поняттями, що раніше в неї сформувалися, та уловленими нею емпіричними законами, що зв'язують предмети й явища зовнішнього світу (Л. Крушинський, 1986).

Закінчення цієї фази настає тоді, коли тварина досягне ситуації, в якій може здійснитися наступна ланка даного ланцюга реакцій.

Друга стадія. Багато природжених дій проявляються тільки у відповідь на певні подразники, що одержали назву *ключових*, або *знакових*. Важливо відзначити, що ключові подразники тварини пізнають уже при першому пред'явленні, без жодного індивідуального досвіду. Так, у нашому прикладі з мухоловкою-фореллю як подібний подразник для самця виступає дупло, а ключовим подразником для самки виявляється співаючий біля дупла самець. Ці стимули знімають блокуючі механізми у нервовій системі самця і самки та сприяють прояву відповідної інстинктивної реакції у вигляді процедури залицяння, парубання, будівництва гнізда і т. д. Цей механізм зняття блоку К. Лоренц назвав «природженою схемою реагування» (*angeborene auslosende schema*). У даний час частіше зустрічається запропонований англійськими етологами термін «природжений реалізуючий механізм» (*innate releasing mechanism*). Для пояснення принципу його дії часто користуються аналогією із ключем і замком. Знаковий стимул порівнюють з ключем, ідеально відповідним замку – природженому реалізуючому механізму, який знімає гальмування з центрів, що забезпечують здійснення відповідної реакції.

«Ключові» подразники вельми різноманітні за своєю природою та можуть бути адресовані будь-якому з аналізаторів. Специфічні речовини – статеві атрактанти, *феромони* (особливі речовини, привабливі для індивідуумів протилежної статі) – уловлюються готовими до розмноження статевими партнерами та виступають як ключові подразники в статевій поведінці багатьох комах, амфібій і ряду ссавців.

Як окремі назви деяких типів феромонів можна навести: епагони – статеві гормони-атрактанти; одміхіони – мітки шляху, що вказують дорогу до дому або до знайденої здобичі; торибони – феромони страху та тривоги; гонофіони – феромони, що індукують зміну статі; гамофіони – феромони статевого дозрівання; етофіони – феромони поведінки. Через досить складні поведінкові реакції феромони хребетних

тварин вивчені мало. Існує припущення, що рецептором феромонів у хребетних є вомероназальний (якобсонів) орган.

У багатьох тварин і птахів ключовими стимулами статевої поведінки виступають морфологічні ознаки – особливості забарвлення тіла, роги оленів, гребені та чуби у птахів. Цей вид зорово сприйнятих ключових стимулів прийнято називати «релізерами». Видоспецифічні звукові стимули – спів, крики загрози або залицяння – також будуть ключовими подразниками для фіксованих комплексів інстинктивних дій у тварин різних видів. Особливу категорію ключових стимулів складають видоспецифічні комплекси рухів. Прикладом можуть служити шлюбні демонстрації, пози погрози та підпорядкування, ритуали привітання і тощо.

Як ключові подразники можуть виступати і певні чинники середовища. Так, наприклад, широко відомо, що стимулом до розмноження хвилястих папужок, які добре розмножуються в неволі, є поява в клітці дупла. У даному випадку як ключовий подразник виступає все те ж дупло. Ключовими подразниками для розмноження деяких видів акваріумних риб служить розташування в акваріумі каменів певної форми, керамічних трубок, рослин певного вигляду, а також зміна рівня води або її температури.

Взаємодія за схемою: «релізер – реакція» являє собою складну форму знакової поведінки. У людини знакова символічна поведінка є вродженою та набутою. У тварин і сигнали, і реакції на них є вродженими.

Завершальний акт. На відміну від варіабельної за формою пошукової поведінки, безпосереднє здійснення, що ставить метою тварини задоволення збудника, який керує нею, відбувається у вигляді видоспецифічних фіксованих комплексів дій, про що йшлося вище. На думку класичних етологів, вони позбавлені набутих елементів і можуть удосконалюватися в онтогенезі тільки за рахунок дозрівання відповідальних за них структур мозку, але не за рахунок навчання. Типові приклади таких дій – різні форми погрозової та статевої поведінки. Підкреслюючи той факт, що реакції типу завершальних актів у всіх представників виду (або крупнішої систематичної категорії) однакові та виявляються в молодих тварин без спеціального навчання, К. Лоренц назвав їх ендогенними рухами. Саме реакції типу завершальних актів і є, за К. Лоренцом, інстинктом у чистому вигляді, як він був визначений вище. Як уже вказувалося, такі реакції можуть бути стійкішими у філогенезі, ніж морфологічні ознаки.

Проста схема «пошукова поведінка – ключові стимули – завершальний акт», яку зазвичай використовують для опису поведінки, у чи-

стому вигляді спостерігається тільки при виконанні простих поведінкових актів. Як подібний простий поведінковий акт можна навести приклад гігієнічної поведінки кішки. Пошукова стадія цього поведінкового акту починає розвиватися в той момент, коли в кішки виникає потреба в сечовипусканні або випорожненні, і полягає в тому, що тварина вирушає на пошук ділянки з достатньо пухким ґрунтом, щоб викопати ямку. Коли необхідне місце, що відіграє роль ключового подразника, знайдене, вступає в силу завершальний акт, у вигляді фіксованого комплексу дій. Кішка викопує ямку, мочиться або випорожнюється і потім закопує її. У природних умовах ця дія направлена на те, щоб не залишати після себе специфічного запаху. Проте в умовах квартири кішки часто проводять процедуру закопування в кюветі без субстрату, або взагалі на кахляній підлозі. Подібне «безглуздя» даного поведінкового акту якраз і показує жорстку інстинктивну зумовленість КФД, що є його завершальним актом.

Подібні прості акти поведінки із загального поведінкового репертуару тварини вдається вичленити достатньо рідко. Найчастіше ж кожен акт поведінки, що розвивається за класичною схемою, виявляється включеним у складнішу систему. Так, наприклад, у деяких випадках пошукова поведінка приводить не до завершального акту, а до такого поєднання подразників, яке стимулює наступну фазу пошукової поведінки. Так, у прикладі з мухоловкою-форелло, після створення пари у птахів, завершальному акту у вигляді парування передують період залицяння. Після парування починається наступна стадія пошукової поведінки – будівництво гнізда, потім відкладання яєць, насиджування, вигодовування пташенят і т. д. Для визначення таких форм багатостадійної пошукової поведінки учень Н. Тінбергена – Г. Берендс – увів поняття «ієрархії пошукової поведінки».

Отже, як уже говорилося, складний інстинктивний акт можна показати у вигляді цілого ланцюжка простіших поведінкових актів, що складаються з пошукової стадії та завершального акту. Цікаво, що якщо подібний ланцюжок уривається, подальший розвиток поведінки залежить від того, на якій стадії інстинктивного акту відбувся цей обрив. Щоб пояснити цю думку, звернемося до хрестоматійних дослідів французького ентомолога Ж. Фабра, проведених з одиночними осаами-сфексами. Самки цих рийних ос відкладають яйця в черевну порожнину цвіркунів, заздалегідь проколовши жалою три ганглії і тим самим паралізувавши їх. Паралізованого цвіркуна оса затуляє в заздалегідь викопану нірку, яку потім замурує ґрунтом. Протягом усього періоду зростання та розвитку личинка сфекса харчується таким паралізованим, але живим цвіркуном, що зберігає необхідні для розвитку личинки харчові якості, почи-

наючи поїдати його з найменше життєво важливих органів. Ж. Фабр зі здивуванням описує точність, з якою оса знаходить ганглії у цвіркунів, неначе вона знайома з анатомією комах. Дещо пізніше було показано, що орієнтиром для проколу слугують малюнок на спинці комах. Сама діяльність ос складається з пошуків здобичі, нападу на неї, уколу в ганглії, занурення яйцеклада в черевце та відкладання яєць, підтягання цвіркуна до місця нірки, її викопування, затулювання цвіркуна в нірку та закладення нірки. Ці операції виконуються послідовно одна за одною.

Ж. Фабр провів серію експериментів із самкою сфекса. Йому було відомо, що оса втягує цвіркуна у вириту нірку тільки за вусики. Поки самка сфекса копала нірку, Ж. Фабр обрізав такому паралізованому цвіркунові вусики. В результаті оса виявилася абсолютно безпорадною і навіть не робила ніяких спроб утягнути цвіркуна в нірку, захопивши його за яку-небудь іншу частину тіла. Оса знову вирушила на пошуки цвіркуна, для якого їй довелося копати нову нірку. Фактично їй довелося наново здійснювати всю послідовність дій, і, оскільки Ж. Фабр більше не втручався в її діяльність, здійснити цей інстинктивний акт їй вдалося.

В іншому експерименті Ж. Фабр на очах в осі витягнув паралізованого цвіркуна з нірки, але вона повернулася до нірки і, незважаючи на відсутність там цвіркуна, замурувала її. Личинка, що вилупилася, повинна неминуче загинути, але це було вже поза дією інстинкту сфекса, що механічно повторює одні й ті ж маніпуляції впродовж тисяч поколінь.

Таким чином, у першому випадку, розрив ланцюжків інстинктивних дій привів до того, що тварина почала всю процедуру спочатку. У другому ж, оскільки основна послідовність дій осом вже була виконана, вона довела до кінця завершальний акт поведінки.

Важливим компонентом концепції К. Лоренца є той факт, що, разом із строго рефлекторним проявом багатьох інстинктивних дій у відповідь на ключовий стимул, у ряді випадків дії виявляються спонтанними.

Класичним прикладом спонтанного прояву інстинктивної дії, що виникає у звичайних умовах у відповідь на специфічний стимул, є спостереження К. Лоренца за поведінкою ручного шпака, який був вихований в ізольованих умовах і не мав можливості виконувати стереотипну видоспецифічну реакцію, тобто завершальний акт поведінки добування їжі, що полягає в пійманні на льоту комах. Поступово птах став все більш і більш нерозбірливо реагувати на зовнішні подразники, намагаючись переслідувати їх, що свідчить про зниження порогу реакції. Якщо адекватні подразники – комахи – так і не з'являлися, то за їх відсутності спостерігалася повна послідовність рухів, необхідних для їх

піймання. Шпак несподівано злітав, клацав дзьобом у порожнечі, повертався на жердинку, виконував характерні рухи, якими зазвичай убиває комаху, і, нарешті, «ковтав муху». За висловом К. Лоренца, реакція відбувалася в цьому випадку «вхолосту». Такі приклади ілюструють можливість істотного зниження порогу інстинктивних дій, якщо вони довго не здійснювалися через якісь причини.

Разом із цим, для багатьох випадків характерне підвищення порогу реагування, коли відповідна реакція відтворюється насилу або взагалі не відтворюється. Наприклад, на початку сезону розмноження шлюбні пози та демонстрації самців викликають у відповідь реакцію тільки в самок, уже готових до розмноження, тоді як, наприклад, у молодих самок вони не викликають ніяких реакцій. Узимку ж шлюбні демонстрації перестануть бути ефективними навіть для дорослих самок.

Подальший аналіз показав, що всі складні поведінкові акти в тому або іншому ступені містять як спонтанні, так і рефлекторні елементи. Насправді в деяких випадках важко встановити, чи є окремі елементи поведінки спонтанними або ж викликаються зовнішніми стимулами. Далі постійні зовнішні умови самі по собі через деякий час можуть ставати зовнішніми стимулами для виникнення відповідних реакцій.

Наявність фактів спонтанності інстинктивної поведінки зіграла важливу роль у формуванні уявлень К. Лоренца про внутрішні механізми поведінкового акту.

У статевій поведінці велике значення має гормональна система: введення тестостерону викликає статеву активність у тварин до настання відповідного статевого циклу та статевої зрілості. Введення прогестерону викликає у щурів кублобудівну активність, при тому що самка не вагітна.

Етологи велику увагу приділяють вродженим безумовним механізмам, які є строго спеціалізованими, наприклад, захисна реакція в тільки-но вилуплених курчат або гусенят на силует хижих птахів, при цьому силует гуски цієї реакції не викликає.

В. Зеленський вважає, що в основі інстинктивної поведінки лежить співвідношення нервових і гуморальних факторів, це також стосується й апетитної поведінки.

В. Шлейдт визначив збудника як деяку функціональну єдність, тобто як поєднання вродженого та набутого. Елементи набутого розміщуються в порядку зростання складності: селекція певних збудників, їх інтеграція, виникнення зв'язків між збудником і реакцією, залежність від «настрою», навчання.

Частіше за все відбувається сумачія збудників, оскільки за кінцевим фізіологічним ефектом визначити один збудник доволі складно.

Наприклад, запах, тепла поверхня, шерсть матері є сигналами до виділення слини у кошенят та цуценят.

К. Лоренц уважав, що інтелект як здатність до раціональних дій з'являється у тварин і він пов'язаний з ослабленням уроджених стереотипів, які розширюють можливість пристосування та вільного винайдення нових форм поведінки (рис. 3.2.1).



Рис. 3.2.1. Приклади нових форм поведінки

На сьогоднішній день поняття ключових (знакових) стимулів і комплементарне йому поняття про гіпотетичні природжені пускові механізми також піддалися зміні й ускладненню. Було знайдено, що ключові стимули можуть видозмінюватися під впливом досвіду. Звідси був зроблений висновок про здатність природженого механізму видозмінюватися завдяки досвіду. В. Шлейдт у 1962 р. увів в етологію поняття «природженого пускового механізму, модифікованого досвідом», що утримується і сьогодні. Ядром етологічної концепції ключових стимулів і природженого пускового механізму було уявлення про існування так званої «центральної фільтрації», тобто про те, що саме центральна, а не периферична нервова система забезпечує вибірковість у реакціях тварин на зовнішні стимули, відбираючи з усіх ті, які сприймають органи чуття. Стала загально визнаною точка зору, що в роботі природженого пускового механізму беруть участь як центральні, так і периферичні нервові процеси і що цей механізм не локалізований тільки в ЦНС.

Що стосується популярного в класичний період поняття «апетитної поведінки», то воно втратило своє колишнє значення через усклад-

нення уявлень про структуру поведінки, проте в деяких випадках продовжувало використовуватися.

У подальшому були дані чіткі визначення таких понять як інстинкт та ритуальна поведінка

Інстинкт – це стереотипна форма поведінки, що виникає у відповідь на певні зміни навколишнього середовища. Інстинкти специфічні для кожного виду. У тварин, яким відпущений короткий термін життя, вони часто мають переважне значення, але й для видів із тривалим терміном життя вони не менш важливі. Нижче наведемо приклади деяких форм інстинктивної поведінки.

Захист займаної території від інших особин виду. Пошуками території зазвичай займається самець; нерідко він мітить межі своєї території, залишаючи пахучий слід. При русі сторонніх осіб його ділянкою самець використовує для відлякування погрозливий звук, пози та рухи тіла; іноді можуть відбуватися і бійки. Найслабші особини часто не мають своєї території, що сприяє виживанню сильних.

Ритуальна поведінка – поведінка, пов'язана із залицанням або спаровуванням. Значну роль при цьому відіграють зорові (зміна забарвлення, вторинні статеві ознаки, збільшення розмірів деяких частин тіла, демонстраційні пози та рухи тіла), звукові (спів птахів, цвіркання коників) і нюхові (виділення феромонів) стимули.

Колюшка нападає на предмети, що мають червоне забарвлення, нехай навіть не дуже схожі на рибку, але ігнорує муляж колюшки зі світлим черевцем (рис. 3.2.2).

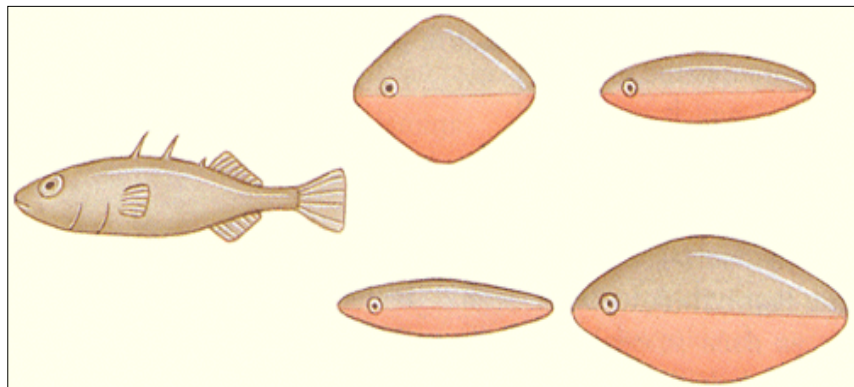


Рис. 3.2.2. Муляжі колюшок

3.3. ІНШІ КОНЦЕПЦІЇ ТА ПОНЯТТЯ

Механізм зміщення дії. Етологи вважають, що важливу роль в еволюції розвитку поведінки зіграв механізм зсуву дії. Він має особливе значення, коли поведінка мотивується одночасно декількома різними спонукками (наприклад, спонуккою напасти та спонуккою до втечі), а диктовані ними програми поведінки не можуть реалізуватися одночасно. Завдяки механізму зсуву дії утворюються нові форми поведінки, що дають типові способи вирішення конфлікту між мотивами. Зокрема, на думку К. Лоренца, у процесі еволюції зміщені дії стали матеріалом для формування різних шлюбних і погрозливих церемоній. У багатьох тварин, починаючи з риб і закінчуючи вищими ссавцями, зміщені дії – невід’ємний компонент поведінки у внутрішньовидових бійках і церемоніях, що передують спаровуванню. За дії вказаного механізму один поведінковий акт використовується для позначення іншого, останній, не будучи заміщеним, був би небезпечним. Наприклад, у самців колюшок у церемоніях страхання використовуються дії, характерні для спаровування гнізда, живлення і т. п., які заміщають відкритий фізичний напад.

Механізми зсуву дії лежать в основі процесу ритуалізації, у ході якого сигнальні рухи мають знакові функції. Ритуалізація врівноважує суперечливі спонукки у взаємодіях між особинами, забезпечуючи відтворення та соціальне життя виду, і тим самим виконує функцію збереження виду. Наприклад, ритуалізація нейтралізує інстинкт нападу у взаємодії між самцем і самкою в період залицання та спаровування. Найчастіше процес ритуалізації виявляється у тварин у таких формах поведінки як шлюбні церемонії, бойові ритуали, бойові танці, вітання. У тварин, у яких у ході еволюції з’явилися знаряддя нападу, ритуалізація виконує важливу роль у забороні внутрішньовидової агресії (ворони, чайки, чаплі, вовки): у них сформувалися жести (або пози) підпорядкування, що викликають автоматичне припинення фізичної агресії з боку партнера.

Близьким поняттям є *переадресована активність* – це ще один шлях до вирішення конфліктів. Коли у тварини одночасно виникає і тенденція напасти на іншу особину свого виду, і гальмування цієї тенденції, вона може направити свою агресію на третю тварину, яка для неї менш небезпечна, або на будь-який інший об’єкт. «Переадресована агресія» в етологічній термінології приблизно відповідає тому, що в теорії психоаналізу прийнято називати «зміщеною агресією».

Ми ще раз звернемося до цього питання, розглядаючи природу агресії (розділ 6).

Імітаційними рухами називають незавершені або підготовчі рухи, що відбуваються в початковій стадії тієї або іншої активності (наприклад, птах пригинається до землі і стає у певну позу, перш ніж злетіти).

Природжена поведінка успадковується організмом від предків; простими формами природженої поведінки є орієнтація, таксис і кінез. *Орієнтація* – це зміна положення окремих частин організму відносно опори або одна до одної. *Таксис* – це направлений рух усього організму в цілому, викликаний зовнішнім стимулом. *Кінез*, на відміну від таксису, – реакція неспрямована, залежна від інтенсивності стимулу, але не від його напрямку. Як приклад можна розглядати поведінку стоніжок у камері, розділеній на суху та вологу половини. Стоніжки скупчуються у вологій половині, проявляючи тим самим позитивний гідротаксис. З іншого боку, якщо порівняти швидкість безладного руху стоніжок у сухій та вологій камері, з'ясується, що на сухій половині, намагаючись знайти більш відповідні для себе умови, вони рухаються швидше – це приклад кінезу.

3.4. ІЄРАРХІЧНА МОДЕЛЬ Н. ТІНБЕРГЕНА

Н. Тінберген висунув гіпотезу про ієрархію центрів, що керують окремими поведінковими реакціями. Згідно з Тінбергеном, інстинкт являє собою завершену ієрархічну організацію поведінкових актів, що реагує на певний подразник КФД. Спочатку підвищується збудливість «центра» пошукової фази поведінки – і голодна тварина починає пошук їжі. Далі при отриманні їжі відбувається «розрядка» центра, що стоїть на більш низькому рівні ієрархії та контролює здійснення завершального акту (з'їдання їжі).

Модель Тінбергена передбачає можливість взаємодії між «центрами» різних видів поведінки. Випадки, коли тварина в кожний даний момент займається тільки одним видом діяльності, є винятком, а не правилом. Звичайно одні види активності змінюються іншими. Наприклад, якщо в самця чайки під час залицання за самками посилюється голод, то він може припинити шлюбні демонстрації та вирушити на пошуки корму. У даному випадку поведінка визначається не присутністю зовнішнього подразника, а відповідною внутрішньою спонукою.

Як особливий випадок прояву взаємодії «центрів» можна розглядати конфліктну поведінку, коли у тварини спостерігається одночасно декілька тенденцій до різних (часто протилежних) типів поведінки. Докладно подібна описана Н. Тінбергеном, що ґрунтується на багаторіч-

них спостереженнях за трьохголчатою колюшкою та за різними видами чайок.

Ця модель викликала багато суперечок. Сама ідея ієрархічної організації поведінки в одних дослідників не викликала сумнівів, але її необхідно вдосконалити, вводячи уявлення про взаємну регуляцію та зворотні зв'язки між різними ієрархічними рівнями. Інші вважали, що її слід використовувати тільки як чисто описову модель, а фізіологічна сторона моделі є незадовільною.

Зазначимо, що, незалежно від різниці в оцінках евристичних моделей К. Лоренца та Н. Тінбергена, вони стали взірцями для створення в посткласичній етології різноманітних формальних моделей поведінки, що отримали активний розвиток.

4. ІНДИВІДУАЛЬНІ ФОРМИ ПОВЕДІНКИ

Поведінка – це система взаємопов'язаних реакцій, що здійснюються живими організмами для пристосування до середовища і, зрештою, сприяють збереженню виду. Реакції можуть бути різними: від простих рухів на світло до шлюбних ігор і захисту території (рис. 4.1, 4.2). Більшість форм поведінки є видоспецифічними та більшою мірою визначаються спадковістю, вони вельми однотипні всередині виду; але часто мають значну міжвидову мінливість.



Рис. 4.1. Павич привертає увагу самки



Рис. 4.2. Ритуальні бої оленів

Поведінку можна умовно поділити на природжену і набуту. У рослин усі форми поведінки є природженими, тоді як у тварин (особливо у високоорганізованих) виявляються обидва типи поведінки.

Класифікація типів поведінки базується на певних критеріях, а їх кількість може бути необмеженою. Вони можуть бути пов'язані з загальними особливостями рухів, або із споживанням кисню, або з наслідками даної поведінки. Але найчастіше на практиці дослідник сам вибирає критерії, що більше підходять для розгляду певної проблеми.

Всі форми поведінки мають вирішальне значення для виживання. Д. Дьюсбері вважає, що вони пов'язані з рядом конкретних функцій, до яких належать: 1) локомоція; 2) харчування (полювання) і дихання; 3) терморегуляція; 4) пошуки притулку; 5) уникнення хижаків; 6) сон; 7) підтримка чистоти тіла; 8) виділення; 9) дослідницька активність; 10) гра; 11) використання знаряддя; 12) біологічні ритми.

Автор відзначає, що такий розподіл умовний. Більшість розмежувань дещо довільні, а деякі з них є неоднозначними. Наприклад, пошуки укриття можуть мати велике значення для того, щоб уникнути хижаків; дослідницька поведінка може складати частину гри; споживання їжі впливає на терморегуляцію. Практично всі ці типи поведінки (наприклад, пошуки вкриття, сон, полювання) іноді можуть мати яскраво виражений суспільний характер. Навіть акти виділення можуть мати велике соціальне значення, наприклад, використання сечі для того, щоб помітити зайняту територію. Таким чином, функціональний розподіл проводиться тут тільки для зручності викладу, і його не слід приймати як безумовний.

О. Хайдт пропонує класифікувати критерії типів поведінки таким чином: за безпосередніми причинами, за функціями та за походженням виникнення. Наприклад, за причинами всі види активності автор пропонує об'єднати в одну групу, виділяючи «статеву поведінку самця», «агоністичну поведінку» та інші. Види активності, на думку О. Хайдта, можна також класифікувати за їх адаптивним значенням (за функціями). До категорій цього типу належать: «погроза», «залицання», «полювання», «статеву поведінку», «батьківська поведінка», «територіальна поведінка», «міграційна поведінка». У класифікації за походженням учений відокремлює дві системи, виділяючи класифікацію за єдиними пращурними формами (об'єднують форми поведінки, що мають загальне походження) та класифікацію за способом придбання (у результаті навчання, ритуалізована поведінка).

Теоретично кількість подібних класифікацій необмежена й умовна, і треба пам'ятати, що «тварина – це пристосований організм, а не просто сукупність спеціалізованих адаптацій» (В. Bunnell). Як зазначає

Д. Дьюсбері, способи пристосування тварини до різних аспектів довкілля переплітаються та взаємодіють, утворюючи єдине функціональне ціле. Вирішальний критерій – виживання, а розмноження служить «нижньою межею». Дія відбору направлена на створення цілісних організмів, здатних функціонувати в середовищі, де вони мешкають, а не на повну досконалість у якій-небудь окремій області.

У даному розділі ми спробуємо лише дати деяке уявлення про різноманітність форм поведінки в межах класифікації Д. Дьюсбері.

4.1. РУХОВА АКТИВНІСТЬ

Під спонтанною руховою активністю розуміються такі форми діяльності, які не викликаються безпосередньо чинниками зовнішнього середовища, а великою мірою визначаються кількісно й якісно видовими особливостями організму, закономірно повторюються впродовж різних періодів життєвого циклу (індивідуального розвитку, добового періоду, сезонів року і т. д.) і займають значне місце в загальній енергетичній витраті організму.

Дослідження А. Д. Слоніма та його школи дозволили встановити, що обсяг рухової активності протягом доби є постійною величиною, яка має виражені видові й індивідуальні особливості. Він зумовлюється генетично, але може моделюватися чинниками середовища, у тому числі і соціальними. Постійність рухової активності підтримується завдяки спонтанній активності, що входить разом з облігатною в загальну рухову активність. В основі спонтанної активності лежать метаболічні процеси переважно в центральній нервовій і м'язовій системах, пов'язані з енергетикою організму і концентрацією певних біологічно активних сполук. Всі ці чинники об'єднуються в механізм саморегуляції рухової активності, що базується, вірогідно, на потребі в рухах.

■ У зв'язку з малою активністю свиней у них відбулося значне ослаблення кінцівок. Цікавим є порівняння рухової активності (сон, лежання на правому та на лівому боці, сидіння, стояння, харчування, комфортні рухи) у диких і домашніх свиней. Н. Кисляков вивчав поведінку самця (віком 2 роки) і самки (1 рік) кабана в зоопарку. Установлено, що кабан на сон витрачає утричі, а на бездіяльне лежання – удвічі менше часу, ніж хряк. При цьому кабан з'їдає свій раціон, практично не відриваючись від їжі, а хряк перериває їжу комфортним рухом, що підвищує індекс його харчової активності.

Дослідники дійшли висновку, що кабан і домашні свині на сон використовують приблизно однакову кількість часу дня, а бездіяльне лежання в домашніх свиноматок учетверо довше. В цілому дикі свині мають вищий індекс рухової активності, ніж домашні.

4.2. ЖИВЛЕННЯ ТА ДИХАННЯ

Споживання їжі та води, а також дихання мають вирішальне значення для виживання найрізноманітніших тварин.

Тварин можна поділити за їх головною *стратегією живлення* на п'ять основних груп: ті, що фільтрують воду, паразити, рослиноїдні, м'ясоїдні та всеїдні. Усі *організми-фільтратори* живуть у воді та здобувають собі їжу, відщипуючи її з води. *Паразити*, як правило, живуть цілком за рахунок організму-господаря. Паразитичні організми постійно чи тимчасово використовують організм хазяїна як середовище свого існування. Деякі з них (наприклад, стьожкові) живуть протягом довгого часу, не вбиваючи свого господаря, а інші досить швидко викликають його загибель. *Рослиноїдні організми* іноді можуть мати особливу будову травної системи. Наприклад, у жуйних є чотирикамерний шлунок, що забезпечує повніше перетравлення їжі. Деякі з рослиноїдних є високоспеціалізованими. Наприклад, коала, що живе в Австралії, харчується тільки листям евкалипта.

■ Цікаві дані отримані Л. Пшеніциною стосовно трофічної поведінки саранових. Установлено, що види саранових істотно розрізняються за типами живлення, які залежать від життєвих форм комах. Найбільшою мірою це стосується геофільних саранових, для яких характерний високий ступінь статевого диморфізму. Самки досить спеціалізовані в своєму живленні й вибирають лише одну кормову групу. Самці менш спеціалізовані, споживають рослини всіх груп, що трапляються у фітоценозі, або вибирають декілька кормових груп. Мабуть, це один із механізмів, що дозволяє саме самцям освоювати нові території з іншим флористичним складом.

Для вузькоспеціалізованих у трофічному відношенні саранових і тих саранових, які використовують широке коло кормових рослин, характерні різні шляхи становлення трофічної вибірковості. Перші вже на стадії личинок установлюють певний тип вибірковості, який потім не змінюється. Це особливо характерно для тих, які люблять злаки, оскільки ці кормові рослини завжди у великій кількості присутні в складі степових рослинних асоціацій. В імаго саранових із ширшими потенційними трофічними можливостями спектри харчової вибірковості порівняно з личинками можуть істотно модифікуватися. Загальний характер харчової спеціалізації та трофічний напрям вивчених видів при цьому не змінюються, також зберігається ступінь ширини спектрів харчової вибірковості. Для вузькоспеціалізованих видів коливання у виборі кормових рослин при зміні місця проживання невеликі, у видів із широкими спектрами харчової вибірковості вони можуть бути значними. Найбільш вузькоспеціалізовані саранові, які навіть у межах групи злаків віддають перевагу лише одному–двома видам. З усіх представлених у рослинних асоціаціях злаків вони вибирали головним чином *Agropyron cristatum*, незважаючи на те, що він мало поширений у рослинному оточенні саранових. Отже, ці саранові можуть стати серйозними сільськогосподарськими шкідниками.

Спеціалізацію саранових відносно кормових рослин можна розглядати як один із шляхів збереження й утримання системи «продуцент – консумент». При вивченні пресу саранових на фітоценоз з'ясовано, що в асоціації немає групи рослин, яка зовсім не піддається тиску з боку цих комах. Завдяки трофічній спеціалізації здійснюється більш-менш рівномірний розподіл цього пресу між групами рослин. Виділяється лише група чагарників, найтиповіших для даного степу.

М'ясоїдні харчуються головним чином іншими тваринами. Але більшість тварин як серед безхребетних, так і серед хребетних, – *всеїдні*. У таких тварин стратегії живлення якнайменше спеціалізовані. Наприклад, бродячі мурашки знищують майже все, що трапляється на їх шляху. Вельми різноманітні форми всеїдності можна зустріти у гризунів. Навіть шимпанзе, скоріш за все, всеїдні, причому для них характерний досить високий рівень організації полювання.

Серед форм поведінки, пов'язаних із живленням, ми розглянемо хижацьку поведінку, запасання їжі, різного роду маніпуляції з нею і регулювання її споживання.

Хижацька форма поведінки буває пасивною (павуки, богомоли і мурашині леви пасивно чекають здобич) та активною (полювання більшості видів тварин). Спійману здобич хижак хапає, душить, стискає, отруює, знерухомлює, приголомшує або поїдає живцем. Діапазон пристосувань до хижацького способу життя надзвичайно великий.

Послідовність дій хижого ссавця можна розбити на наближення до жертви, її убивання і поїдання (R. Ewer). Домашні кішки підкрадаються до своєї жертви, притискаючись до землі, стежачи за кожним її рухом і використовуючи короткі перебіжки, щоб усе ближче і ближче підійти до неї, а потім зробити напад. На відміну від цього, гепарди наближаються до жертви, переслідуючи її відкрито, і використовують свою виняткову швидкість бігу лише у тому випадку, коли жертва тікає.

Більшість хижаків спочатку поїдає голову жертви, а потім поступово з'їдає її всю в напрямі від голови до заднього кінця тіла. Як показав П. Лейхаузен, орієнтація жертви зумовлюється перш за все дотиковими стимулами – розташуванням шерсті або оперення. Поїдання крупної здобичі часто починається з черева або пахової частини.

Наситившись, хижак припиняє пошуки їжі і полювання. Лише в окремих випадках він убиває більше того, що здатний з'їсти; це може статися в умовах, коли густина популяції жертви дуже велика і тому зусилля, що витрачаються на її пошуки, мінімальні (H. Kruuk).

■ Цікава мисливська і харчова поведінка сибірського кутозуба (О. Григор'єв). Весною у період розмноження кутозуби мешкають у водоймищах, а після його закінчення перебираються на сушу. Але і в цей

час вони відвідують водоймища і харчуються водними тваринами (переважно дафніями і личинками комарів) разом із сухопутними. За даними А. Северцова, під водою кутозуби хапають крупну здобич щелепами, а дрібну всмоктують зі струмом води. У живленні цих тварин на суші переважають малорухливі форми безхребетних – черв'яки, молюски, слимаки, личинки комарів. При цьому крупну здобич вони хапають щелепами, а дрібну, рухливу, ловлять, викидаючи клейкого язика. Вночі кутозуби більш активні і поволі пересуваються у пошуках їжі, зупиняючись, виглядають здобич. Дошового черв'яка, що ворухиться, при природному (сутінковому) або електричному освітленні кутозуб помічає з відстані 17–34 см. Помітивши, наближається до нього з кількома зупинками. Наблизившись до жертви впритул, кутозуб нахляє голову до черв'яка, потім ривком хапає його і починає заковтувати, ривками водить головою з боку в бік, притискає жертву до землі. Черв'яка вагою 370–570 мг дорослий кутозуб заковтує за 3 хв 50 с. Під кінець хижак проштовхує черв'яка у стравохід очними яблуками, вдавлюючи їх усередину, як це роблять жаби. Полювання на павуків, тарганів і жуків у загальних рисах схоже з полюванням на черв'яків. Кутозуби помічають не тільки рухому здобич, а й ту, що нерухомо сидить. Мабуть, вони можуть зорозв'язати її розрізняти. Наздогнати павука або комаху кутозуб не може через свою неактивність. Поїдаючи павуків, тарганів, жуків і личинок мух, він струшує їх, хитаючи головою протягом 10–12 с, після чого заковтує здобич. Така поведінка характерна і дорослим і молодим кутозубам. Подібні рухи відсутні в харчовій поведінці гостромордої та звичайної жаб, але описані у прудкої ящірки (О. Лукіна). Личинки кутозуба у віці одного місяця, плаваючи у товщі води або лежачи на дні акваріума, кидком схоплюють дафній або циклопів, що пропливають мимо.

Запасання їжі – розшукування, відбір та перенесення тваринами їжі, яка потім використовується самими тваринами або їхнім потомством. Цей інстинкт має велике біологічне значення і найбільше розвинений у мешканців холодних та помірних широт з різкими змінами кормових умов. Спостерігається у безхребетних (переважно у комах), у деяких птахів та особливо часто у ссавців. Із безхребетних запасують корм (переважно тваринну їжу) деякі павуки, краби, раки та комахи. Запаси трави, листя, насіння роблять терміти. Жуки-гноювики скочують кульки з гною та поміщають їх у нірки. Бджоли заготовляють мед для харчування потомства та всього рою зимою і в негоду.

У птахів запасання корму спостерігається рідко і тільки у тих, що не відлітають узимку. Горобиний сич восени ловить дрібних гризунів і птахів та складає їх у дупла (до 80 штук). Горіхівка ховає кедрові горішки у мох, під коріння дерев та інші місця. Синиці восени заготовляють насіння, личинок та гусінь комах, ховаючи їх у тріщини кори на гілках. Більшість птахів використовують запаси зимою як додаткове харчування. Виняток складають деякі сови: вони зберігають свої запаси для самки, що сидить на яйцях, або для пташенят.

Із ссавців запасують корм деякі хижаки та гризуни. Запаси використовуються зимою або весною після зимової сплячки. У норах прерійних полівок – невеличких гризунів, які мешкають у полях, – знаходили запаси насіння, що добре збереглося, вагою до 9–10 кг (Е. Jameson). У багатьох видів, що запасують корм, є обширні захисні мішки, що допомагають тваринам переносити корм до місця його зберігання (рис. 4.2.1).

Запасання корму у гризунів можна викликати у лабораторних умовах. Цю форму поведінки можна стимулювати позбавленням їжі. На такий поведінковий акт впливає індивідуальний досвід у ранній період життя, різні фізіологічні дії та інші зміни.



Рис. 4.2.1. Запасання корму гризунами

Маніпуляції з їжею. Характер маніпуляцій з їжею до її споживання варіює у різних видів і залежить від типу їжі. Наприклад, калани (морські видри) віддирають прикріплених до каміння молюсків за допомогою великих каменів, а менше каміння використовують для розбивання раковин. Калан лягає у воді на спину, кладе собі на груди плоский камінь і розкриває раковини молюсків ударами об нього. Єгипетські грифи розбивають страусині яйця, кидаючи в них каміння. Ведмідь здатний збивати плоди з дерев палицею, добувати мед гілками.

У вищих тварин маніпулювання здійснюється переважно за допомогою ротового апарату і передніх кінцівок (обстеження предметів, живлення, захист, конструктивні дії тощо). Маніпулювання і маніпуляційне виконання завдання дають тварині найглибші, найрізноманітніші і найістотніші для психічного розвитку відомості про наочні компоненти середовища і процеси, що відбуваються в ньому. В ході еволюції прогресивний розвиток маніпулювання мав вирішальне значення в роз-

витку пізнавальних здібностей тварин і він лежить в основі формування їх інтелекту. У приматів – предків людини – маніпулювання, особливо «біологічно нейтральними» предметами, з'явилося основою зародження трудової діяльності. Більшість мавп розбивають камінням горіхи, раковини та пташині яйця, паличками добувають їжу з недоступних місць, обтирають листям брудні фрукти.

Регуляція споживання їжі. Умови, за яких виникає відчуття голоду, – це індивідуальна особливість. Тварини не харчуються безперервно. Чим більше часу минає від уживання їжі, тим активнішими стають тварини. Розлади апетиту не спостерігаються у лабораторних або диких тварин. У більшості тварин проблема ожиріння виникає рідко, хоча надмірне вживання їжі можна викликати в експерименті за допомогою слабкого хронічного больового подразнення, або спостерігати у щурів та мишей із спадковою формою ожиріння.

Структурні компоненти, що регулюють апетит, виділити складно і вони недостатньо вивчені. Механорецептори у стінках шлунка забезпечують один із видів інформації про пустий шлунок і запускають весь поведінковий акт пошуку їжі. Однак тварини після перерізання сенсорних нервів шлунка їдять нормально і мають незмінну вагу, незважаючи на відсутність у них зворотного зв'язку від периферії.

У ссавців споживання їжі регулюється, мабуть, в результаті взаємодії двох ядер гіпоталамуса – латерального і вентромедіального. При електричній або хімічній стимуляції вентромедіального ядра гіпоталамуса тварини їдять частіше та довше, ніж контрольні, а тварини з великими ураженнями цієї області можуть узагалі припинити харчування. Однак невеличкі ураження цієї ділянки гіпоталамуса можуть, навпаки, викликати постійне переїдання у щурів та котів, що призводить до ожиріння.

Взагалі у тварин вживання їжі добре збалансоване з витратою енергії, але як забезпечується цей баланс, поки ще невідомо.

Споживання води. Вода абсолютно необхідна для найрізноманітніших життєвих процесів. Втрата води у кількості, що складає від 0,5 до 1,5 % від маси тіла, викликає відчуття спраги. Виведення води з організму призводить до зменшення її складу у міжклітинному середовищі та клітинах, а це спричинює до підвищення осмотичного тиску. Втрата води викликає також зменшення секреції слини, що зумовлює відчуття сухості у роті. Більшість тварин мусять активно поглинати воду, тоді як іншим досить води, що виділяється у процесі метаболізму з харчових речовин.

Різні тварини п'ють по-різному. Собаки, коти і вовки хлебчуть воду язиком, тоді як корова всмоктує її, а язик виконує у неї лише па-

сивну роль. У більшості гризунів спостерігаються досить стереотипні рухи злизування води. Слони використовують хобот, щоб намоктати воду і перенести її у рот.

Дихання. Практично всі тварини володіють тим або іншим механізмом, за допомогою якого свіже повітря надходить в організм, а використане виводиться назовні.

Дихання стає проблемою першорядної ваги у водних ссавців. Дихальні системи у них мають дивовижні пристосування, що дозволяє цим тваринам пірнати на великі глибини і залишатися під водою довше, ніж це можуть інші наземні тварини. Наприклад, череп синих китів пристосований так, щоб дихання здійснювалося без згинання шиї. Дихало розташоване на верхівці голови і відкривається тільки під час короткого акту вдиху – видиху, коли тварина перебуває на поверхні води. У прохолодну погоду під час вдиху конденсований пар злітає догори, створюючи так званий фонтан. Легені китоподібних пружні та еластичні, пристосовані до швидкого стискання та розширення, що забезпечує короткий дихальний акт та дозволяє ссавцям поновити повітря за одне дихання на 80–90 %.

За наявними даними, ондатра і морський слон здатні залишатися під водою протягом 12 хв, тоді як кит-пляшкоконіс може занурюватися на 120 хв (F. Bourliere). Це забезпечується завдяки великій ємності легенів та високому вмісту гемоглобіну м'язів, а також економному використанню кисню (пульс зменшується вдвічі, відбувається перерозподіл кисню, який доставляється у першу чергу мозку та серцю).

4.3. ТЕРМОРЕГУЛЯЦІЯ

Температура тіла багатьох тварин, в основному безхребетних, змінюється залежно від температури довкілля. Таких тварин називають *пойкілотермними*. Їх активність дуже залежить від температури навколишнього середовища, яка визначає швидкість біохімічних реакцій, що протікають у організмі (їх швидкість збільшується удвічі – втричі при підвищенні температури на кожні 10 градусів). Тварини, що отримують тепло головним чином від сонця, інколи посилюють своє нагрівання, змінюючи забарвлення. Темні об'єкти поглинають більше енергії, ніж світлі. Деякі види ящірок здатні змінювати забарвлення відповідно зі своїми тепловими потребами. Наприклад, ігуана, що мешкає у пустелі, вранці має темне забарвлення, але зі збільшенням температури поступово світлішає.

Температура тіла вищих тварин підтримується на постійному рівні, незважаючи на значні коливання температури довкілля. Таких тварин називають *гомойотермними*. Деякі з них можуть на деякий час відключати терморегуляцію і ставати пойкилотермними. Ізотермія – постійність температури тіла, вона має для організму велике значення, бо забезпечує незалежність процесів обміну речовин у організмі та створює температурні умови для оптимальної активності ферментів. Регуляція температури тіла – найважливіший аспект пристосування до середовища, особливо в суворих умовах пустелі або Арктики.

Центр теплоутворення розташований у каудальній частині гіпоталамуса, якщо він руйнується, тварина стає нездатною підтримувати температуру тіла при пониженні температури навколишнього середовища. Центр тепловіддачі розташований у передньому гіпоталамусі (між передньою комісурою і зоровим перехрестом). При руйнуванні цієї області тварина також втрачає здатність підтримувати ізотермію, при цьому здатність переносити низькі температури у неї зберігається.

Окрім гіпоталамуса на процеси терморегуляції впливають інші структури ЦНС: центри спинного мозку, смугасте тіло, ретикулярна формація стовбура мозку, кора великих півкуль головного мозку. У терморегуляції беруть участь і гуморальні чинники, перш за все, гормони щитовидної залози (тироксин та ін.) і надниркових залоз (адреналін та ін.). Таким чином, при зниженні температури навколишнього середовища включаються нервово-гуморальні механізми, які викликають значне посилення теплоутворення і зменшення тепловіддачі, внаслідок чого температура тіла у цих умовах залишається постійною.

Багато форм поведінки принаймні частково пов'язані з терморегуляцією. У деяких безхребетних, наприклад у мокриць та багатоніжок, зниження температури довкілля стимулює додаткову активність, завдяки якій і утримується більш висока температура тіла. Теплокровні тварини можуть інтенсифікувати утворення калорій, посиливши м'язову активність, наприклад тремтінням, і прямим впливом тиреоїдних гормонів на інтенсивність метаболізму. Споживання їжі також може посилювати утворення тепла, оскільки воно виділяється під час переварювання їжі. При похолоданні більшість тварин посилено харчується.

Для багатьох видів, особливо птахів, характерні сезонні міграції. В основі такого переселення лежить комплекс причин, головна з яких – зменшення енергетичних витрат на пошук їжі та зігрівання. Більш короткочасна регуляція температури тіла досягається шляхом значних щоденних переміщень із затінених ділянок в освітлені або з нори назовні і назад. У лабораторних умовах тварина може навчитися виконувати довільні дії, якщо зміни температури використовуються як під-

кріплення. Багато видів переживають суворі зими, впадаючи у *зимову сплячку* – стан, при якому різко знижується життєдіяльність, щоб пережити несприятливі умови зими. Механізм адаптації, щоб уникнути голодування та низьких температур, включає зниження температури тіла, зниження ритму серцебиття, дихання та обміну речовин.

■ Борсук починає зимівлю при температурі повітря $-3,7\text{ }^{\circ}\text{C}$; при цьому тварина не відходить від житла далі, ніж на 1,5 м, і не частіше одного разу в 6–7 днів. Весною борсук стає активним при температурі $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$; це може бути і перша половина лютого (А. Зоос).

Зниження температури тіла досягається чотирма головними способами: провідністю (перенесення тепла між ділянками з різною температурою), конвекцією (на рівні організму – спрямовування кровотоку з внутрішньої частини організму на периферію), випромінюванням та випаровуванням. Різні види тварин регулюють втрату тепла за рахунок провідності, змінюючи свою теплоізоляцію. Тривала регуляція може здійснюватися посиленням відкладення жиру і збільшення кількості та довжини шерсті узимку та уповільнення цих процесів улітку. Короткочасних змін тварини досягають, наїжачуючи або укладаючи шерсть та пір'я, чим регулюється кількість повітря в них. Щури та деякі інші тварини посилюють охолоджувальне випаровування, зволожуючи поверхню тіла слиною або змочуючи себе водою, як це роблять слони. У більшості тварин деякою мірою здійснюється випаровування через дихання. Крокодили, змії та деякі ящірки в жару широко розкривають пащу. Пустельна ігуана частіше дихає, подібно до собаки. Через те що тварини при респіраторному випаровуванні втрачають багато води, вони вдаються до нього тільки в крайніх випадках. Птахи і ссавці частіше дихають, тільки коли температура тіла наближається до летального рівня. Птахи у польоті генерують багато тепла і для розсіяння його використовують головним чином респіраторне випаровування. У верблюда не буває теплового перепопонування, але він охолоджується, випромінюючи тепло вночі. Верблюди запасують не так багато води, щоб дозволити собі витратити її для охолодження.

Деякі види жаб, крокодилів і риб на край високі температури реагують припиненням активності, впадаючи у *літню сплячку*.

4.4. ПОШУКИ ПРИТУЛКІВ

Найпоширеніші притулки тварин – нори (Н. Руковський). Від полярних морів до жарких пустель і тропіків включно вони служать тимчасовими або постійними житлами для більшості ссавців. У них посе-

ляються і хижакі, і гризуни, і комахоїдні, і навіть копитні. Проте ці тварини використовують нори по-різному. Одні проводять в них все життя, інші заселяють їх лише на певний сезон, для третіх це місце викопання дитинчат, а є і такі тварини, які самі не живуть в норах, але ховають в них своє потомство. Головна особливість цих притулків у тому, що вони не існують у природі в готовому вигляді – тварини створюють їх самі. Але далеко не всі мешканці нір здатні їх викопати. Багато хто поселяється в кинутих норах, приготованих справжніми землекопами, іноді й витісняють звідти законних господарів. Такими притулками користуються кріт, борсук, песець, лисиця, вовк, шакал, хом'як.

Притулки звірів, життя яких пов'язане з водним середовищем, бувають абсолютно приховані: вони влаштовані по берегах водоймищ із виходами, розташованими нижче рівня води. Такі нори споруджує, наприклад, один з найдивовижніших звірів – хохла.

Звичайно коли говорять про гнізда, в пам'яті виникають пташині житла. Проте не слід забувати, що багато ссавців теж живуть у гніздах та кублах, і більшість мешканців цих жител споруджує їх самостійно. Звичайно, і серед звірів знаходяться такі, які люблять покористуватися чужою працею. Кубла та гнізда звірів різні на вигляд і за місцем розташування. В одних тварин вони відкриті, як у більшості птахів, у інших мають навіс або дах; іноді кубло є кулею, в яку і вхід знайти непросто. Одні кубла розташовані на землі, інші укріплені на верхівках трав, треті приховані в кущах або кроні дерева, четверті нависають над водою. Є кубла тимчасові – всього на одну ніч, є такі, якими звірі користуються тільки влітку або тільки взимку, а деякі служать тварині притулком протягом усього року. Більш-менш подібними житлами користуються майже всі представники нашої фауни – комахоїдні, рукокрилі, гризуни, хижакі і навіть деякі копитні.

Багато звірів для постійного житла або тимчасового відпочинку використовують дупла дерев, печери і різні розщелини серед каміння і скель. На відміну від нір і кубел, які чотириногі створюють самі, ці притулки, за рідкісним винятком, дістаються їм у готовому вигляді.

Особливе місце серед укриттів, що дістаються тваринам у готовому вигляді, займають печери. Ці природні притулки, на відміну від дупел, мають свій мікроклімат: температура повітря в них більш постійна порівняно із зовнішньою і звичайно близька до середньорічної температури даної місцевості. Печери відрізняються також надзвичайно високою вогкістю, що коливається від 95 до 100 %. Подібними укриттями користуються псесці, смугасті гієни, снотовидні собаки.

Багато звірів живуть у норах, дуплах або кублах тільки в сезон розмноження і вигодовування дитинчат або взагалі обходяться без закритих притулків. Поза періодом розмноження вони кочують по угіддях на

певній більшій або меншій території, зупиняючись для короткочасного відпочинку удень, а для тривалішого перебування на одному місці влаштовують лігва (лисиці, дрібні куниці). Іноді їх іменують бездомними бродягами і вважають, що вони, активні в темний час доби, залишаються на днювання у випадкових місцях, там, де їх застане світанок.

Всі розглянуті вище типи притулків за певних обставин можуть заселятися не тільки особинами однієї сім'ї і групами тварин, що належать одному виду, але в окремих випадках навіть особинами, що належать до різних видів. Найбільш густонаселеними «гуртожитками» є печери, а їх мешканцями – рукокрилі.

Щури і хатні миші з незапам'ятних часів стали нахлібниками людини. У житлових будинках, коморах, складах, на тваринницьких фермах і в інших спорудах ці гризуни не тільки безбідно існують, а й знаходячи рясні рослинні і тваринні корми, теплі, добре захищені притулки, пристосувалися розмножуватися протягом усього року.

■ Наприклад, кожній особині у рудих полівок (рис. 4.4.1) властиве використання декількох нірок. На підставі оцінок тривалості і регулярності їх відвідань було зроблене припущення про існування другорядних і основних нірок. Основних нірок буває не більше 1–2 (С. Альбов). Якщо це припущення вірне, то особина повинна по-різному реагувати на руйнування різних її нірок. За шість днів спостережень за міченою самкою було виявлено 5 нірок, які вона відвідувала поперемінно. До кінця шостої доби полівка народила у нірці № 4. Наступного дня полівку знайшли у нірці № 3. Поки звір перебував там, інші нірки (№ 1, 2, 4 і 5) були розкопані. Всі вони містили кубла, але тільки на знищення нірки № 1 полівка прореагувала під час чергового періоду своєї активності. Впродовж 3 хв вона ретельно обстежувала місце розкопки і намагалася проникнути у вже неіснуючі ходи. До інших розкопаних притулків самка або не підходила взагалі, або перетинала їх без зупинки. Потім вона повернулася у нірку № 3.



Рис. 4.4.1. Руда полівка

У наступний період її активності нірку № 3 також було розкопано. У ній виявилось кубло з шістьма дитинчатами. Поки нірку розкопували, самка, що перебувала у цей час на відстані декількох десятків метрів від неї, почала будувати нове кубло. Вона обривала пир'я з останків дятла, що валявся на землі, тут же подрібнювала їх і, узявши до рота, відносила в отвір у підстильці між корінням ялини. Потім полівка повернулася до розкопаної, але частково відновленої дослідниками нірки № 3, залізла у неї і знову з'явилася, тримаючи у зубах дитинчатко. Потім майже по прямій, нехтуючи укриттями, вона попрямувала до знов побудованого кубла, залишила в ньому дитинча і негайно побігла назад. Перенісши весь виводок у нове кубло, на відстань близько 40 м, полівка почала їсти.

Спостереження за нею продовжували ще чотири доби, але нових притулків знайдено не було. На п'яту добу після чергового виходу полівки з притулку його розкопали. Кубло видалили і на його місце поклали вату з дитинчатами. Повертаючись у кубло, самка попутно набрала в рот сухої деревної трухи, на зміни, що відбулися, зовні не прореагувала, вийшла у нірку і залишилася у ній. Відновивши спостереження через 1,5 години, дослідники знайшли самку на колишньому місці. Вата, що раніше виглядала з-під підстилки, тепер була прихована, тобто звір підправляв кубло за відсутності дослідників.

У наступний вихід самки з нірки спостерігачі знов розкопали її, вату з дитинчатами вийняли і нарочито недбало поклали поверх підстилки біля стовбура ялини. Повернувшись, самка протягом 5 хв шукала дитинчат. Знайшовши їх, залізла у середину вати і, надавши їй правильнішої кулястої форми, заспокоїлася. Відновивши спостереження через 1,5 години, знайшли на колишньому місці тільки грудку вати без самки і дитинчат. Полівку відшукали приблизно у 8 м від ялини у новій нірці, сьомій за рахунком. Наступного дня була розкопана і вона. У ній опинилося старе, напівзруйноване кубло. Зверху на ньому поміщалося інше, меншого розміру. Воно було зроблене зі свіжого матеріалу, але, ймовірно, не закінчене. У цьому новому кублі були дитинчата. Після розкопування нірки № 7 спостереження за самкою припинили.

За 2 доби спостережень за самцем було виявлено два місця відпочинку. На другу добу після чергового виходу самця з нірки № 2 спостерігачі почали її розкопувати. У ній було кубло, розташоване під корінням старої коряки. Кубло вийняли, майже не змінивши навколишнього оточення. Повернувшись, самець упродовж 2 хв обстежував місце, але спроб залізити під коряку не зробив. Самець зразу ж улаштувався у новій, третій нірці, розташованій у 20 м від нірки № 2. У наступний період своєї активності звір знову підійшов до нірки № 2, обстежував її 2 хв, залізаючи під коряку, і знов повернувся у нірку № 3. Через 10 хв спостереження за самцем були перервані. Через 1,5 год після цього звіра у нірці не знайшли, і відновити спостереження за ним вдалося тільки через 1,5 доби. Всі спроби знайти звіра на його ділянці раніше цього терміну закінчувалися невдачею. Вірогідно, втрата нірки № 2 примусила тварину істотно змінити межі своєї індивідуальної ділянки.

Продовження спостережень стало можливим лише після відновлення використання самцем нірки № 1, що залишилася не розкопаною. До її розко-

пування взяли після чергового виходу самця. До розореної нірки звір повернувся, але обстежувати її не став і через 45 хв влаштувався у новій нірці № 4, приблизно в 25 м від нірки № 1. У наступний період активності самця була розкопана і ця нірка, але звір у неї не повернувся, а вибрав нове місце відпочинку, п'яте за рахунком, в 3 м від нірки № 1. На цьому спостереження за самцем були закінчені. Нірку № 3 розкопали тільки після закінчення спостережень. У ній знайшли кубло. У нірках № 4 та 5 кубел не було.

Таким чином, самець явно прореагував тільки на руйнування нірки № 2. Використання нірки № 3 було короткочасним, і змусило повернутися до неї самця не вдалося навіть після знищення двох інших місць його відпочинку.

У поведінці обох гризунів не відмічено яких-небудь реакцій у відповідь на розорення більшості їх нірок. Детально (деколи неодноразово) вони обстежували місце розкопки тільки одного з притулків, іноді намагались поправити пошкоджені місця. Таким чином, одержані результати підкріплюють припущення про існування у рудих полівок основних і другорядних притулків.

4.5. УНИКНЕННЯ ХИЖАКІВ

Розглянемо два шляхи уникнення хижака жертвою.

Перший: уникнення зустрічі з хижакком до його виявлення:

- заселення потенційною жертвою території, недоступної для хижака (наприклад, солоні озера, гарячі водні джерела і т. д.);
- наявність у жертви короткого популяційного циклу, який закінчується в той період, коли хижаків ще немає;
- використання для постійного заселення місць, недоступних для хижака (до цього способу віднесемо також випадок симбіозу із захищеними тваринами, наприклад, проживання серед голок морського їжака або шупалець актинії і паразитизм) і спорудження укриттів;
- міграції: наприклад, багато планктонних рачків мігрують удень на велику глибину, де темно і де вони недоступні для хижаків-риб, що використовують для виявлення жертви зір;
- малопомітність через дрібні розміри, малу рухливість, маскування за допомогою різних предметів; відсутність запаху, безшумність; заплутування слідів.

Другий: уникнення зустрічі з хижакком після його виявлення:

- втеча, часто «укриттям» служить недоступне для хижака середовище: птах злітає високо у повітря, бобер пірнає у воду і т. п.; одним із способів втечі може служити реакція «уявної смерті», при якій, наприклад, жук падає як «мертвий» на землю;
- затаювання;

– викидання захисних речовин: чорнильної хмари (використовується головоногими моллюсками, відбиває нюх хижака і відвертає його увагу від наміченої жертви); викидання хмари, що світиться (використовується глибоководними креветками, засліплює хижака); отруйних та їдких аерозолів або рідин; липких речовин, що ускладнюють рухи хижака;

– застережливе забарвлення, запах, звук; забарвлення, що відлякує; мімікрія;

– сигнал тривоги (сповіщення інших особин про наближення хижака);

– пристосування, що дозволяють завчасно знайти хижака (хороший зір, слух, нюх і т. п.), корисні в поєднанні з більшістю інших способів захисту.

4.6. ЛІКУВАННЯ ТА ДОТРИМАННЯ ЧИСТОТИ ТІЛА

У дикій природі рідко можна зустріти хворих і калік серед тварин. В процесі еволюції вони навчилися запобігати і лікувати свої хвороби. У науці накопичена велика кількість фактів, що свідчать про наявність у тварин багатьох форм поведінки, направлених на самолікування. Звірі масажують синці та удари, чухаючи їх кінцівками, вилизуючи. Вовки й інші хижаки висмикують зубами великі скабки. Тварини лижуть свої рани, нагноєння, язви. При цьому загоєнню сприяє не тільки видалення гною і тканини, що омертвіла, а і сама слина з її бактерицидною дією лізоциму. Багато цілющих мінеральних джерел були відкриті завдяки тваринам, які охоче пили мінеральну воду і купалися в ній. Лісові птахи, гризуни і копитні купаються в земляному пилу або в золі, у такий спосіб позбавляючись від паразитів. Багато тварин труться об стовбури хвойних дерев. Запах деревної смоли відганяє паразитів. Деякі гризуни затаюють у свої нори рослини, що відлякують паразитів.

Рятуючись від кровососів, тварини залізають у воду, грязь, можуть піднятися високо в гори. Регулярно впродовж життя звірі споживають різні лікарські рослини: тонізуючі, заспокійливі, ті, що збуджують нервову систему. Так, самці марала у весняну пору підкопують і поїдають коріння левзеї софровидної, а плямисті олені – елеутерокок колючий, всі з сімейства котячих люблять валеріану. Під час гону лосі нерідко поїдають червоні мухомори.

В екологічній літературі наводяться численні факти поїдання дикими тваринами лікарських і отруйних рослин. Лосі їдять м'яту, полин,

калужницю, білокрильник, конвалію, купальницю, різні види хвощів, хвою сосни, ялиці і багато інших лікарських рослин. Плямисті олені споживають листя тиса, вербняк, чорну блекоту, солодко-гіркий паслін. Благородні олені – вербняк, бересклет, хвощі, красавку, вовче лико, простріли. Ізюбри – рододендрони, листя тиса. Марали – чемерицю, горіць. Північні олені – хвощі, багульник, жовтці, купальницю. Кабани – аконіт, отруйні форми анемони, хвощі. Трав'янисті рослини їдять не тільки копитні, а і птахи, і хижі звірі. Ведмеді і вовки поїдають підбіл лікувальний, родовик, червоне коріння. Лисиці – плоди конвалії, ягоди ялівцю. Дикі тварини інстинктивно віддають перевагу тим рослинам, які містять найбільшу кількість лікарських речовин. Буває і так, що трав'ядні північні олені починають їсти рибу, пташині яйця, пташенят, комах. Подібні явища спостерігаються і у гризунів. Білки розоряють гнізда птахів і ласують м'ясом пташенят і яйцями, ондатра їсть раків і рибу, зайці-біляки нападають на білих куріпок, спійманих мисливцями в петлі. Відомі випадки, коли вовки поїдали кавуни, а єнотовидні собаки – виноград. Зайці, білки і мишоподібні гризуни об'їдають скинуті оленями і лосями роги.

Інстинктивна перевага їжі, що містить речовини, яких бракує організму – «харчова мудрість», властива всім тваринам. Ціла низка поведінкових реакцій диких тварин спрямована на попередження різних захворювань. До них можна віднести звички звіра або птаха підтримувати чистоту тіла, шкірного або пір'яного покриву, кубла, гнізда, нори, їжі або індивідуальної ділянки. Тварини купаються у воді, валяються в снігу, труться об стовбури дерев, розчісують кігтями шерсть, чистять дзьобом оперення, струшують тіло, позбавляючись таким чином пилу, бруду, води. Всі дорослі тварини регулярно займаються своїм туалетом. За чистотою дитинчат спочатку стежать батьки, частіше самки.

Нори, кубла і гнізда у більшості видів звірів і птахів утримуються в чистоті. У борсуків і бабаків у норі або поряд з нею є вбиральні. Котячі особливо охайні, вони закопують свої екскременти в землю. Одні тварини поїдають послід при пологах, інші закопують трупи особин свого виду. Бабаки покидають нору у разі загибелі в ній одного з членів сім'ї. Всі ці звички дуже корисні в боротьбі тварин із чумними й іншими захворюваннями. Приймання водних, повітряних і сонячних ванн – звичне явище у звірів і птахів. Борсуки витягують своїх дитинчат із нір, щоб погріти на сонці, тобто піддають дії ультрафіолетового проміння. Всі перераховані форми поведінки тварин виробилися у них у процесі еволюції, закріплені спадково і сприяють виживанню виду. Це дозволяє говорити про наявність у тварин лікувального інстинкту, направлено на попередження різних захворювань.

4.7. ДОСЛІДНИЦЬКА ПОВЕДІНКА

Дослідницька поведінка у тварин – компонент їх психічної діяльності, що забезпечує біологічно адекватну орієнтацію їх поведінки в ситуації новизни. Разом з орієнтацією дослідницька поведінка у тварин складає початковий етап будь-якого поведінкового акту і забезпечує тварині отримання життєво важливої інформації про загальну ситуацію, про оточення, про нові об'єкти і зміни, що відбулися у звичній, добре знайомій обстановці. Тварина здійснює дискантне та контактне обстеження нових компонентів і ситуативних змін, встановлює їх властивості і значущість. Дослідницька поведінка у тварин приводить до формування нових або перетворення старих психічних образів досліджених ситуацій, забезпечує адаптивне коректування або вдосконалення загальної та інтелектуальної поведінки тварини. Формам дослідницької поведінки присвячено багато праць зоопсихологів. Усі тварини, знайомлячись із новим оточенням, обстежують предмети. В лабораторних умовах установлено, що примати і хижаки виявляли до обстеження предметів набагато більшу цікавість, ніж тварини з менш розвиненим головним мозком; найменш активними у цьому відношенні виявилися рептилії.

Для дослідження локомоторної дослідницької активності у лабораторних умовах використовують установку «відкрите поле» (рис. 4.7.1).

Тварину поміщають в таку камеру з підлогою, поділеною лініями на однакові квадрати, і дають їй можливість вільно пересуватися протягом певного часу. Спостерігач реєструє число пройдених твариною квадратів і число залишених ним екскрементів, заглядання у нірки. У деяких тестах робляться спроби визначити відносну частоту різних форм поведінки (наприклад, обнюхування, підйому на задні лапи, чищення шерсті).



Рис. 4.7.1. «Відкрите поле»

Деякі психологи вважають, що випробування у «відкритому полі» відображають «дослідницьку», емоційну активність та емоційний стан тварин. Найбільш популярними є дослідження, що проводяться на мишах та щурах, але тестування у «відкритому полі» проводиться й на більш незвичайних тваринах.

■ У дослідженнях Г. П. Щербакова вивчала орієнтовно-дослідницьку поведінку свиней від народження до чотиримісячного віку. На підставі індивідуальних відмінностей за показником рухової активності поросята були поділені на три групи з високим, середнім і низьким рівнем рухової активності. При цьому зверталася увага на рухову та дослідницьку активності, звукову сигналізацію, рефлекс «свободи» (прагнення тварини покинути незнайоме приміщення), «емоційність» (кількість актів дефекації та уринації).

У поросят, які при народженні відрізнялися добре вираженою дослідницькою реакцією (знаходили соски свиноматки у середньому через 2–8 хв після народження), мали високий рівень дослідницької активності (26–30 балів) у тесті «відкрите поле». Звукова сигналізація і рефлекс «свободи» як показники поведінки з віком поросят посилюються, оскільки вони понад усе пов'язані з соціальною поведінкою тварин. Найяскравіше кількісна характеристика «емоційності» виражена у віці одного місяця. Поведінка наймолодших груп новонароджених поросят на 20–60 % відповідала орієнтовно-дослідницькій поведінці поросят старшого віку в тесті «відкрите поле». Ці дослідження мають прикладне значення, оскільки в умовах промислової технології виробництва свинини передбачено багаторазове переведення тварин у нові для них приміщення, що супроводжується посиленням орієнтовно-дослідницької діяльності свиней.

Проводячи лабораторні експерименти зі щурами, експериментатори визначили, що дослідницька поведінка – внутрішня, біологічно детермінована потреба, а не просте ситуативне явище, що викликане зовнішніми обставинами. Щури, які довгий час брали участь в експерименті, жили в умовах повного комфорту – експериментатори задовольняли всі їхні потреби. Тварини одержували достатню кількість їжі, вони не потребували захисту від хижаків, не було у них необхідності вирішувати інші проблеми. Проте, незважаючи на це, щури прагнули досліджувати те, що знаходиться поряд із приміщенням. Тварини прагнули туди потрапити, хоча їх до цього ніхто не примушував, і навіть більше того, – це відвідання було для них потенційно небезпечним.

У природних умовах дослідницька поведінка проявляється у тварин постійно, але вона не так явно помітна, як у штучних ситуаціях, вона вилетена у тканину повсякденного життя і немов замаскована. Дослідницька поведінка тварини – природна частина боротьби за виживання. Тварина здобуває їжу, рятується від хижаків, задовольняє свої сексуальні потреби, вирішує інші проблеми, все це часто вимагає виходу за межі стандартних схем і постійного дослідницького пошуку.

Дослідницька поведінка різною мірою властива всім живим істотам. З цього випливає дуже важлива закономірність: чим вищий рівень психічної організації живої істоти, тим вищий рівень розвитку пошукової активності, тим яскравіше прояви дослідницької поведінки.

4.8. ГРА

Це питання, на наш погляд, найкраще викладене у працях З. Зоріної. Вона зазначає, що ігрова активність у тварин виявляється в той час, коли немає необхідності в інших формах поведінки, істотних для виживання. Але, хоча гру звичайно протиставляють практичній діяльності, мабуть, і вона необхідна для виживання виду. Крім того, гра «приносить задоволення» її учасникам... Дитинчата ссавців проводять граючи багато часу – їх гра є складним комплексом поведінкових актів, які разом і складають основний зміст поведінки молодшої тварини до настання статевої зрілості. З віком ця потреба слабшає.

Гра у тварин включає широке коло видів діяльності: від рухової активності, в якій змішані стереотипи харчової, статевої або оборонної поведінки, до складних сценаріїв, винайдених у тих чи інших обставинах.

Незважаючи на інтерес багатьох учених до цієї проблеми, на даний час чіткого визначення гри не дається. Ряд авторів називає її «однією із загадкових сторін поведінки» (Д. Дьюсбері). На думку О. Хайнда, саме по собі відкриття основ ігрової поведінки винагородить дослідників за всю їх працю і проллє світло на природу регуляції багатьох інших видів діяльності.

Деякі форми гри схожі з дослідницькою поведінкою, інші – з соціальною, мисливською, статевою і репродуктивною. При всьому різноманітті проявів гри у тварин більшість дослідників виділяє такі її форми.

Рухливі ігри є практично у всіх видів. Як правило, вони включають переслідування, підкрадання, біг, стрибки і всі елементи полювання на здобич. Важливим компонентом рухливих ігор є ігрові сутички, граборотьба. І часто неможливо з упевненістю ідентифікувати таку поведінку як гру та відрізнити справжні сутички від ігрових.

Ігри з предметами (маніпуляційні ігри) деякі автори вважають «найчистішим» проявом гри тварин. У роботах К. Е. Фабрі описані видові особливості маніпуляційних ігор хижих (лисиці, ведмеді, єноти, кішки) і деяких інших ссавців і показано, як міняється у них із віком характер поведінки з предметами. В ході гри з предметами формуються, вправляються і удосконалюються важливі компоненти мисливської,

гніздобудівної, харчової та інших форм поведінки дорослих тварин. Але ігри молодих – це особливі дії, не аналогічні діям дорослих, і вони є примітивними. Маніпуляційні ігри характерні не тільки для ссавців, і для деяких видів птахів. Показано, що і в природі, і в умовах неволі молоді вороніві птахи активно маніпулюють різноманітними нехарчовими об'єктами.

Особливий варіант таких ігор – маніпуляції зі здобиччю; вони складають найважливіший компонент становлення мисливської поведінки молодих хижих ссавців. Дитинчата різних видів котячих граються і з живою, і з мертвою, і зі штучною жертвою. Від істинних мисливських прийомів ці ігри відрізняються довільною послідовністю окремих елементів, їх незавершеністю або підвищеною інтенсивністю. Цікаво, що, на відміну від багатьох інших тварин, котяті продовжують активно гратися і коли стають дорослими.

Тварини можуть гратися поодиночі, але, мабуть, більше поширені колективні, або соціальні, ігри з різним складом учасників (однолітки, батьки). У процесі таких ігор відпрацьовуються майбутні соціальні взаємодії. Спільні ігри, які вимагають узгоджених дій партнерів, спостерігаються у тварин, які живуть у складноорганізованих співтовариствах. У ході соціальних ігор використовуються елементи агоністичної поведінки і закладаються основи ієрархічних відносин між учасниками. Ігри багатьох тварин, зокрема шимпанзе, у міру дорослішання набувають все більш грубого характеру і нерідко закінчуються агресивно. Завдяки цьому тварина одержує відомості про сильні і слабкі сторони своїх партнерів по грі і про відносне ієрархічне положення своєї матері і матерів товаришів по іграх. Разом з цим дитинча вчиться битися, погрожувати, встановлювати союзницькі стосунки. Це дозволяє йому згодом успішніше відстоювати свої права і підвищувати соціальний ранг.

Соціальні ігри дуже характерні і для хижих ссавців. Як приклад можна навести дані багаторічних спостережень за поведінкою і соціальною організацією песців та лисиць. У них ігрова боротьба не має нічого спільного зі справжньою агресією, хоча окремі рухи можуть бути схожими. Сутички звірів під час гри складаються з більш стереотипних і монотонних дій, ніж при справжніх бійках. Ігрова боротьба емоційно позитивна. Відмінності соціального стану і ролі у співтоваристві під час гри стираються, тимчасово слабшає психосоціальний стрес, який неминучий при взаємодіях із потреби – для вирощування потомства, добування їжі тощо.

Співвідношення ігрової боротьби, рухливих і мисливських ігор у різних видів різне. Окремі елементи таких ігор є ритуалізованими фор-

мами генетично детермінованої поведінки, але у міру дорослішання ці елементи стають все більш і більш інтегрованими в єдине ціле.

Один із варіантів соціальних ігор – ігри матері з дитинчам. Вони характерні для хижих ссавців, але особливо розвинені і виражені у людиноподібних мавп, у яких мати грає з дитинчам з перших же місяців життя і до закінчення підліткового періоду.

Часто різні форми гри перекриваються. Ігри однолітків із предметами можуть бути індивідуальними, але можуть здійснюватись і декількома особинами одночасно. Рухливі ігри однолітків включають як гонитву і переслідування з елементами боротьби, так і абсолютно мирні «салки» у мавп.

У деяких видів грають і дорослі особини. У шимпанзе в них можуть брати участь, наприклад, два високорангові самці або самець і самка. В цьому випадку гра, як правило, ініціює самець за допомогою особливих прийомів (так звана «боротьба пальців» або лоскотання під підборіддям). Дорослі самки рідко граються разом, а деякі взагалі не граються. Наявність ігор у дорослих тварин, на думку К. Е. Фабрі, не суперечить гіпотезі про природу гри як діяльність, що розвивається, оскільки це не єдиний випадок збереження ювенільних форм поведінки в дорослому віці.

Разом із функцією становлення і вдосконалення поведінки (у якій би формі і мірі воно не відбувалося) і фізичного тренування гра виконує пізнавальні функції, сприяє дослідженню середовища, придбанню знань про «елементарні закони, що пов'язують предмети і явища зовнішнього світу» (Л. Крушинський). Участь в іграх приводить до накопичення індивідуального досвіду, який пізніше знайде застосування в різноманітних життєвих ситуаціях.

Одним із найскладніших видів ігор є «образне фантазування» – ігри з уявними предметами або в уявних обставинах. За даними ряду психологів, у тварин з високоорганізованою психікою багато ігор з предметами містять «поєднання частково незнайомого із життєвої фантазії» (Buytendijk). Такі уявлення довгий час розглядалися як дань антропоморфізму. Проте більш пізні спостереження за іграми шимпанзе дозволяють стверджувати, що такі елементи в їх грі справді присутні.

Характерною межею ігрової поведінки тварин є той факт, що в більшості випадків вона пов'язана з перебудовою і зміною функцій тих стереотипних фіксованих комплексів дій, які складають поведінку дорослої тварини. С. Лоїзос зробила спробу охарактеризувати гру в структурному плані. Вона відзначила, що гра в більшості випадків пов'язана з перебудовою стереотипних послідовностей рухів, які не спостеріга-

ються у дорослих особин, наприклад при лові здобичі або при статевій активності. Такого роду перебудови можна поділити на шість типів:

- 1) може бути змінена послідовність рухів;
- 2) окремі рухові акти, що входять у послідовність, можуть бути *перебільшені*;
- 3) деякі рухи, що входять у послідовність, можуть *багато разів повторюватися*;
- 4) нормальна послідовність може залишитися *незавершеною*, тобто закінчитися раніше, ніж звичайно, у результаті переходу до сторонніх дій;
- 5) деякі рухи можуть бути і *перебільшені*, і *багато разів повторені*;
- 6) *окремі рухи, що входять у послідовність, можуть залишатися незавершеними*.

Крім того, можуть перемішуватися акти, звичайно пов'язані з абсолютно різною мотивацією.

Фундаментальний теоретичний аналіз уявлень про гру тварин був виконаний Д. Ельконіним, який детально розглянув ранні теорії гри (Гроос, Спенсер, Вуутендік), показав їх переконливі і непідтвержені сторони, а також сформулював власні уявлення, які, на його думку, можуть стати основою для майбутньої теорії гри. Він визначає гру як «особливу форму поведінки, характерну для періоду дитинства», в якій «складається і удосконалюється управління поведінкою на основі орієнтовної діяльності». Саме ігнорування природи гри як діяльності, що розвивається, складало, на його думку, основний недолік раніше існуючих теорій. Ельконін підкреслював, що гра як особлива форма поведінки пов'язана з виникненням в еволюції особливого періоду індивідуального розвитку особини – періоду дитинства. В той же час він уважав, що загальна теорія гри для дітей і тварин взагалі не може бути створена, оскільки не можна ототожнювати хід психічного розвитку дитини і її гри з розвитком дитинчат тварин і їх іграми.

К. Фабрі здійснив докладний аналіз не тільки психологічних теорій гри тварин, а і уявлень, що розвиваються етологами. Він запропонував власну концепцію, згідно з якою гра уявляється не особливою категорією поведінки, а сукупністю ювенільних проявів «звичайних» форм поведінки. Іншими словами, «гра це не зразок дорослої поведінки; а сама поведінка в процесі свого становлення».

Ряд авторів відзначає також, що гра тварин – «справа добровільна», що тварину не можна примусити гратися шляхом позитивного або негативного підкріплення. Що лежить в її основі, невідомо, але на цей рахунок існують дві гіпотези. Спенсер бачив у грі засіб вивільнення надлишків накопичуваної в організмі енергії. Супротивники цієї тео-

рії вказували, що незрозуміло, про яку енергію в даному випадку йде мова – про фізичну енергію організму або про гіпотетичну «психічну» енергію, існування якої взагалі сумнівне.

Друга поширена гіпотеза торкається існування специфічної «ігрової спонуки», наявність якої допускав К. Лоренц. Він показав наявність істотних відмінностей між грою і так званою «активністю вхолосту» («вакуумна активність»), тобто тими випадками, коли ті або інші певні реакції виявляються при посиленні специфічної спонуки (наприклад, голоду), але за відсутності специфічних подразників, які їх звичайно викликають. Головна ж відмінність гри, за Лоренцом, полягає у тому, що вона не ґрунтується на специфічних збудниках, а як тільки вони починають проявлятися (наприклад агресія), гра припиняється.

Найскладніші форми гри знайдені у людиноподібних мавп, причому особливо детально ця форма поведінки вивчена у шимпанзе. Спочатку це були спостереження за поведінкою в неволі окремих особин, що містилися поодиноці в клітках, по декілька особин у вольєрах, або вихованих у «розвивальному середовищі» – в сім'ї людини. Першою фундаментальною працею такого плану був порівняльний опис поведінки дитини і дитинчати шимпанзе, зроблений Н. Ладигіною-Котс.

4.9. БІОЛОГІЧНІ РИТМИ

Закономірності залежності біологічних процесів від часу вивчає міждисциплінарна наука *хронобіологія*, частиною якої є *хронофізіологія* – наука про тимчасову залежність фізіологічних процесів.

Складовою частиною хронобіології є навчання про біологічні ритми – *біоритмологія*, одним із розділів якої навчання про ритмічність фізіологічних процесів.

Біологічним ритмом (біоритмом) називається регулярне самопідтримувальне та певною мірою автономне чергування у часі різних біологічних процесів, явищ, станів організму. Час, необхідний для завершення одного повного циклу ритмічного процесу, називається його періодом, число циклів, що відбуваються за одиницю часу, – *частотою ритму*.

Ритмічність біологічних процесів – невід'ємна властивість живої матерії. Живі організми протягом багатьох мільйонів років живуть в умовах ритмічних змін геофізичних параметрів середовища. Біоритми – це еволюційно закріплена форма адаптації, що визначає здатність організмів до виживання шляхом пристосування їх до ритмічно мінливих умов середовища.

Класифікація ритмів базується на певних визначеннях, які залежать від обраних критеріїв.

Ю. Ашоф поділяє ритми:

- за їх власними характеристиками, такими як період;
- за їх біологічною системою, наприклад популяція;
- за родом процесу, що породжує ритм;
- за функцією, що виконує ритм.

У класифікації Н. Моїсеєвої та В. Сисуєвої виділяються:

1. Ритми високої частоти: від частки секунди до 30 хв (ці ритми протікають на молекулярному рівні, проявляються на ЕЕГ, ЕКГ, реєструються при диханні, перистальтиці кишечника тощо).

2. Ритми середньої частоти (від 30 хв до 28 годин, включаючи ультрадіанні й циркадні, тривалістю до 20–23 год).

3. Мезоритми (інфрадіанні та циркасептанні, близько 7 діб).

4. Макроритми з періодом від 20 днів до 1 року.

5. Метаритми з періодом 10 років і більше.

Класифікація біологічних ритмів за Ф. Халбергом є найпоширенішою (табл. 4.9.1).

Кожний із зазначених ритмів може підтримуватися в ізоляції від відповідного зовнішнього циклу. В цих умовах ритм протікає «вільно», зі своїм власним, природним періодом.

Добові ритми. Найбільш вивченими є добові (циркадні) ритми, вони відображають періодичність геофізичних факторів, зумовлену обертанням Землі навколо своєї осі. Упродовж доби закономірно змінюється, насамперед, природне освітлення. Добовим коливанням піддаються цикл день – ніч, температура та вологість повітря, напруженість електричного і магнітного поля Землі, потоки різноманітних космічних факторів, що впливають на Землю. Спонтанні циркадні ритми проявляються практично у кожного виду живих істот. Можливий виняток становлять мешканці океанських глибин і підземних печер, а також прокаріоти (бактерії та синьо-зелені водорості). Циркадні коливання звичайно спостерігаються в більш організованих одноклітинних організмів і в ізольованих тканинах багатоклітинних. Проте і у хребетних, і у безхребетних тварин частина нервової системи відіграє роль циркадного ритмоводія для всього організму.

М. Менакер зі співробітниками показав, як у деяких птахів цю функцію виконує епіфіз, що ритмічно виділяє гормон мелатонін. Діяльність епіфіза регулюється світлом, що проникає крізьтім'яну частину черепа. У горобця навіть вдалося зрушити фазу циркадного ритму, пересадивши йому епіфіз птаха, що живе у іншій часовій зоні. У гризунів епіфіз виділяє мелатонін теж ритмічно, але під контролем двох скуп-

Таблиця 4.9.1

Класифікація біологічних ритмів

Клас ритмів	Назва ритмів	Період	Частота	Функції, яким дані ритми відповідають
Високо-частотні	Ритми ЕЕГ (альфа, бета та ін.)	від 0,001 до 0,01 мс від 30 мс до 2 с	$10^4 - 10^{15}$ Гц 0,5–30 Гц	Осциляції на молекулярному рівні ЕЕГ
	Секундні хвилі Хвильніні хвилі	від 1 с до 1 хв до 30 хв	1–0,02 Гц 1 цикл в 1–30 хв	ЕЕГ, ЕКГ ЕЕГ, дихання
Середньо-частотні	Ультрадіанні	більше 30 хв, менше 20 год	більше 1 циклу за 20 год	Метаболічні процеси: коливання показників крові, сечі
	Циркадні	20–28 годин	близько 1 циклу за добу	Цикл сон – неспання, зміна t° , артеріальний тиск
Низько-частотні	Інфрадіанні	понад 28 годин	1 цикл у 30 годин – 5 діб	Менструальний цикл
	Циркасептидіанні	близько 7 діб	1 цикл за тиждень	Динаміка маси та температури тла, динаміка інтенсивності енергетичного обміну.
	Циркавінгитидіанні	близько 20 діб	1 цикл за 3 тижні	Ендокринні, метаболічні процеси
	Циркаригитидіанні	близько 1 міс.	1 цикл за 28–32 доби	Повільні метаболічні й ендокринні процеси
	Циркануальні	близько 1 року	1 цикл за один рік	Ритми у мультііндивідуальних системах

чень нейросекреторних клітин – супрахіазмених ядер, розташованих у гіпоталамусі, над перехрестям зорового нерва. Інформація про світло й темряву йде від очей. Щоденні порції мелатоніну синхронізують циркадні коливання. У мавп подібну роль відіграють супрахіазменні ядра. У звичайних умовах спостерігаються певні співвідношення між фазами окремих добових ритмів. Підтримка сталості цих співвідношень забезпечує узгодження функцій організму в часі. Крім цього, під дією мінливих факторів середовища (синхронізаторів, або датчиків часу) відбувається зовнішнє узгодження циркадних ритмів.

Розрізняють первинні (ті, що мають основне значення) і вторинні (менш значимі) синхронізатори. У тварин і рослин первинним синхронізатором служить, як правило, сонячне світло, у людини ним стає також низка соціальних факторів. Динаміка добових фізіологічних ритмів у людини й вищих тварин зумовлена не тільки вродженими механізмами, а й виробленим протягом життя добовим стереотипом діяльності. Циркадні ритми, на відміну від справжніх, не залежних від температури систем, не захищені від перепадів температури: найменша зміна останньої здатна зрушити їх фазу.

У працях А. Кальмуса було встановлено, що тривалість життя комах мало залежить від температури за інших постійних умов. Дослідження на крабах, мухах дрозоділах та ящірках виявили невеликі, але явні зрушення у тривалості періоду активності у певних діапазонах температури, однак більшість тварин мають циркадні ритми, які служать для концентрації відповідної поведінки у певні періоди часу впродовж доби, а зміна температури повинна порушити синхронізацію. Численні досліди показують, що центральні й периферичні апарати, які викликають синхронізацію циркадних ритмів, мають низький температурний коефіцієнт. Тварини координують свою активність із загальним циклом зміни дня та ночі у різні пори року, незалежно від температури зовнішнього середовища. Крім світла та перепадів температури на біологічні ритми впливають деякі хімічні речовини, що змінюють проникність мембран і порушують синтез білка. Їх короточасне введення призводить до зрушення фази. Однак процеси, що виникають при цьому, численні та різноманітні, і не ясно, чим може бути опосередкований їх вплив на хід внутрішнього годинника. Імовірно, ані АТФ, ані процес його синтезу та розпаду не є деталями механізму внутрішнього годинника. Те ж можна сказати й про синтез білків. У дослідженнях дії хімічних речовин на живий організм ставалося завдання змінити хід роботи біологічних годинників. Дані показують, що більша частина досліджених речовин не викликала змін.

У 1970-ті роки Г. Даутс та його однодумці виявили зміни спонтанної рухової активності лабораторних мишей під дією дейтерію. Підвищення концентрації цієї речовини пропорційно подовжило період ритму, а 30 % дейтерій викликав зсув періодизації на 7 і 4 %, при цьому збільшення концентрації подовжує період рухової активності. У даному експерименті вплив освітлення на біологічний ритм виключений, тому що подібні результати були отримані і на сліпих мишах.

Через експериментальні труднощі було отримано безліч суперечливих даних, але повного доказу ендогенності не досягнуто. Індивідуальний розвиток циркадних ритмів у періодичних умовах також використовується як доказ існування ендогенного компонента циркадних ритмів.

Сезонні ритми. Сезонні (білясезонні), річні ритми, зумовлені обертанням Землі навколо Сонця. Сезонні зміни рослинного покриву Землі, міграція птахів, зимова сплячка ряду видів тварин – це приклади ритмів із річним періодом. Сезонні коливання життєвих функцій характерні не тільки для тварин, а й для людини. Так, у регіонах із сезонними контрастами клімату інтенсивність обміну речовин вища взимку, ніж улітку. Холод є адекватним стимулятором функції щитовидної залози. Артеріальний тиск, кількість еритроцитів, гемоглобіну звичайно нижчі у спекотну пору року. Сезонні коливання фізіологічних показників у багатьох теплокровних певною мірою повторюють добові: у зимовий період відмічається зниження обміну й рухової активності, у весняно-літній – активізація фізіологічних процесів, при цьому можуть змінюватись і морфологічні ознаки.

Припливні та місячні ритми. Літеральні (прибережні) організми пристосувалися до впливу припливів і відпливів, до зміни умов дихання й пересування, механічних ударів хвиль зміною водного обміну. Було встановлено, що актинії, поміщені в акваріум, розпускаються й закриваються у години припливу й відпливу у тій місцевості, де були знайдені. Ці реакції були прискорені по фазі – випереджальні реакції. Подібні ритми були виявлені у хробаків, молосків і крабів. Місячні ритми – реакції на світло місяця. Так, мухи цеце більш активні вночі й менш активні у дні після повені. Такий вплив місяця на хребетних тварин відсутній.

Для вивчення циркадних ритмів часто використовують біг у колесі, який легко оцінити кількісно. Якщо гризуна, що веде нічний спосіб життя, наприклад хом'яка, помістити у таке колесо і чергувати зміну світла і темноти кожні 12 годин, то у тварини буде спостерігатися впорядкована картина активності: вона починає бігати у колесі приблизно у той час, коли світло вимикається, й закінчує до часу включення світ-

ла. Такий ритм називається *екзогенним* – він пов'язаний з яким-небудь періодичним процесом, що відбувається у зовнішньому середовищі, у даному випадку з циклічним чергуванням світла і темноти. Періодичний зовнішній стимул, з яким синхронізований біологічний ритм, називають «датчиком часу» або «синхронізатором» (B. Rusak, I. Zucker).

Одна з головних проблем у вивченні циркадних ритмів полягає у тому, щоб з'ясувати, якими вони є: екзогенними або ендогенними. Для встановлення ендогенності ритму тварин звичайно утримують в умовах безперервного освітлення або постійної темноти, реєструючи при цьому їх активність або інші ритми. У таких умовах у багатьох тварин спостерігається продовження звичних для них періодичних коливань активності, хоча цикли можуть бути дещо довшими або коротшими за добу. Згідно з «правилом Ашофа», напрям і ступінь такого відхилення від 24-годинного циклу залежить від інтенсивності освітлення й від того, в який час активна дана тварина у природних умовах. Низка даних свідчить про ендогенність ритмів. Справді, онтогенез багатьох циркадних ритмів сильно залежить від генетичних чинників. Так, наприклад, у всіх ящірок, яких вирощували при різних незвичайних режимах світла і темноти, а потім переносили у постійні умови, спостерігалися схожі циркадні ритми (P. Marler, W. Hamilton).

Взагалі тимчасова організація живої системи – це узгодженість ритмічного функціонування організму в умовах зовнішнього середовища, у тривимірному просторі з четвертим вимірюванням – часом. В іншому середовищі організм жити не може: ритмічність процесів зникає, настає десинхронізація.

Отже, підсумовуючи викладене, зазначимо, що жодна форма поведінки не існує відокремлено від інших; усі вони взаємодіють між собою і в результаті ми маємо організм, здатний вижити та розмножуватись у певному середовищі.

5. РЕПРОДУКТИВНА ПОВЕДІНКА

Цей найскладніший і найважливіший тип соціальної поведінки тварин пов'язаний з розмноженням. Виживання виду залежить саме від успішного відтворення його особин і, щоб забезпечити цей процес, в ході еволюції сформувалося багато поведінкових адаптацій.

У більшості видів розмноження має сезонний характер. Головна перевага сезонності у тому, що вона дозволяє приурочити появу потомства до гарної погоди і найбільшої кількості харчових ресурсів. Шлюбні сезони і періоди вагітності, мабуть, узгоджені між собою таким чином, що у більшості видів дитинчата народжуються в кінці весни і на початку літа (R. Sadleir).

При наближенні часу розмноження в поведінці і зовнішності тварин можуть відбуватися істотні зміни. Так, самці, що легко контактували між собою і володіли захисним забарвленням, можуть стати достатньо агресивними один до одного і придбати яскраве забарвлення.

Птахам і іншим тваринам, які створюють стійкі «подружні пари», необхідні поведінкові адаптації, що задовольняють як мінімум трьом найважливішим вимогам. По-перше, це видова ідентифікація. Користуючись етологічною термінологією, властиві самцям сигнальні подразники повинні впливати на природжений пусковий механізм самок їх виду і тим самим стимулювати сексуальну поведінку останніх. Характерним є те, що здатність до видової ідентифікації звичайно сильніше розвинена саме у самок.

По-друге, самці повинні якимсь чином продемонструвати свою приналежність саме до чоловічої статі, звичайно – за допомогою особливостей забарвлення і залицяння. Оскільки розмічають і охороняють індивідуальну територію звичайно самці, вони, як правило, набагато помітніші за самок. Останнім вигідніша непомітна зовнішність, що допомагає замаскуватися під час насиджування яєць.

Нарешті, у видів, які створюють стійкі пари (лебеді, гуси), особинам необхідні індивідуальні зовнішні або поведінкові риси, що дозволяють узнавати одне одного. Цьому розпізнаванню сприяють, наприклад, особливості співу або просте прагнення обох партнерів перебувати поряд із гніздом.

Окрім виконання цих трьох основних функцій, репродуктивна поведінка може сприяти синхронізації внутрішніх репродуктивних циклів або, у разі колоніальних видів, сексуальній активності всіх членів групи.

Репродуктивна поведінка має дуже велике значення для пристосування і вона тісно пов'язана із визначенням виду.

Для успішного розмноження велике значення мають терміни; при спаруванні як самець, так і самка повинні перебувати в належному фізіологічному стані. Це досягається синхронізацією циклів, яку забезпечує взаємодія зовнішніх стимулів і поведінки самих партнерів. Копуляції передують залицяння в тій або іншій формі. У моногамних видів (у більшості птахів) може мати місце дуже коротка фаза залицяння безпосередньо перед спаруванням. У видів, що характеризуються вільнішими статевими зв'язками, існують достатньо складні ритуали залицяння.

Сигнали залицяння можуть передаватися через декілька сенсорних модальностей. Нюх виконує особливо важливу роль у багатьох видів ссавців: дуже поширені різні патерни переслідування, обнюхування і лизання анально-генітальної області.

Основною функцією залицяння є синхронне приведення обох партнерів до відповідної стадії готовності до копуляції, щоб дозволити і самцю, і самці вибрати відповідного партнера.

Для багатьох видів ссавців, мабуть, характерні абсолютно безладні статеві стосунки. Форми репродуктивної поведінки у різних видів досить різноманітні. Наведемо декілька прикладів.

■ **Членистоногі.** Первинне виявлення особини іншої статі часто відбувається за допомогою нюху. Наприклад, самці тутового шовкопряда (*Bombyx mori*) надзвичайно чутливі до бомбіколу – статевого атрактанту, що виділяється самкою. Він привертає самців на великих відстанях, однієї його молекули досить, щоб викликати нервовий імпульс у рецепторній клітині. Самки моли виділяють феромони, що належать до самців.

Цвіркуни видають різноманітні звуки, які привертають самок, а також виконують певну роль в інших аспектах поведінки при залицянні.

Часто зустрічаються і зорові сигнали. Самці ваблячого краба (*Uca*) здійснюють при залицянні видоспецифічні ритуальні рухи своєю збільшеною клешнею. Павуки-скакуни при залицянні також здійснюють характерні зорові демонстрації.

Риби. Про колюшку написані статті, книги, дисертації. Навіть знаменитий Піквікський клуб спочатку був установлений для її вивчення. Учені називають колюшку «скаковим конем етології». (Скоріш за все, прізвисько слід розуміти так: вивчаючи колюшку, наука про поведінку тварин мчить уперед, подібно коню).

...Всього лише 5–6, від сили 12 см – грудка життя, начинена відважною войовничістю! По-півнячому строкато розфарбований: черево і низ голови червоні, спина відливає синявою і зеленню, а очі виблискують аквамариною. Такий він весною, самець колюшки, у бійці самозабутній.

Він будує будинок у тиші піщаного мілководдя з обривків водоростей і трав, склеєних слизом. Сюди припливають самки, тут самець з малими втра-

тами збереже від усіх мінливостей сотні дві – чотири ікринок і виведе мальків. Заради цього самці-колюшки спливають із зграї.

Самець-господар попереджає інших суперників-самців про те, що місце тут уже зайняте, хитромудрим танцем. Танцює, можна сказати, на голові: вертикально, хвостом угору, сердито сіпається.

Якщо суперник не відступає, хазяїн території вживає енергійніших заходів, танцюючи головою вниз, сказано кусає ротом пісок. А якщо це не злякало агресора, тоді танцюрист розвертається до нього широким боком тіла і відстовбурчує дві черевні голки. Це загроза вищого ступеня, і вона межує з відчаєм. До неї вдається колюшка і в критичних випадках, обороняючись від щуки або окуня.

Після будівництва гнізда самець «запрошує до нього» самку, що йому «впала в око», виконуючи химерний зигзагоподібний танець. Самка відповідає на залицяння, схилиючи тіло вниз. Тоді самець поспішає до гнізда і показує самці вхід у домівку особливим рухом: лягає на бік, головою до входу.

Самець «танцює» навіть перед деякими рибками іншого виду, наприклад, перед молодими линями, яких зопалу сприймає за колюшок. Якщо линь послідує за ним, то це автоматично викликає у колюшки, що обманулася, «ланцюгову реакцію» подальших, але в даному випадку вже безглузких рефлексів.

Обтяжена ікрою самка теж реагує на модель самця (лише б черевце у моделі було червоне) і слідує за нею, якщо зімітувати рухи зигзагоподібного танцю.

Є у колюшки ще один своєрідний танець-наказ (тремтячий танець), який виконує самець перед самкою, що потрапила у його гніздо. Це наказ нереститися. Якщо видалити самця, коли самка забереється у гніздо, вона довго чекатиме і не відкладе жодної ікринки, поки не одержить сигнал.

Відклавши ікру, самка наздоганяє зграйку. Самець її недалеко проводить і поспішає до гнізда. Турбот у нього безліч: і гніздо підремонтувати (незграбна самка його неабияк пошкодила), ікринки трохи краще заховати, але головна турбота – вентиляція гнізда. У перші дні щопівгодини самець по три хвилини проводить біля входу у гніздо і жене через нього воду, а до кінця тижня рибка три чверті доби чергує біля гнізда, прокачуючи через нього воду.

На 6–10-й день з'являються мальки, батько охороняє їх і стежить за ними. Мальки тісною зграйкою слідує за батьком. Але мальки тікають, щоб ковтнути повітря. Батько хапає утікача по дорозі назад і повертає у зграйку. За два тижні дітвору стає самостійною. Батько втрачає інтерес до своїх дітей, втрачає і блискуче забарвлення – і приєднується до компанії дорослих риб. А мальки починають самостійне життя.

Амфібії та рептилії. Шлюбна поведінка сибірського кутозуба була досліджена Д. Берманом, О. Бойко, О. Михайловою. Відразу після пробудження від зимівлі статевозрілі особини кутозубів прямують до водоймищ. Заселення водоймищ кутозубами значною мірою визначається часом руйнування льоду. Ікрометання продовжується майже місяць, але понад 80 % кладки з'являється у перші 5–10 днів. Тому невеликі водоймища і навіть луки талих вод майже завжди висихають заселеними; проте у тимчасових водоймищах кладки гинуть від висихання. На великих же озерах, де лід сходить пізніше,

ніж на дрібних, кладки кутозубів рідкісні; тут поселяються особини, що пізно вийшли із зимівлі або перебралися сюди з інших водоймищ.

Майбутнє місце кладки – стеблинки водних рослин, затонулих трав або гілок чагарників у сонячних та добре прогріваних місцях, що вибирають самці. У всіх випадках токують тільки самці. Тримаючись лапками за гілочку, самці підгинають донизу хвіст і невпинно по декілька годин підряд роблять ним плавні хвилеподібні рухи з боку в бік. Якщо опора недостатньо жорстка, самець при русі хвоста розгойдується разом з нею. Тіло зрідка конвульсивно сіпається, при тривалому збудженні конвульсії стають ритмічними, часто тварини широко відкривають рот на декілька секунд, ніби глибоко позіхаючи; не виключено, що при цьому вони видають звуки. Зрідка самці спливають, ковтають повітря і знов усаджуються на своє місце.

Звичайно самці не розосереджуються по водоймищу, а утворюють декілька чітко виражених скупчень, де, також скупченнями, з часом з'являються кладки. Токовища являють вельми динамічну картину: одні відпливають, ново-прибулі шукають місце, вступаючи у бійку з тими, що вже мають його. Найчастіше зіткнення поблизу свіжих кладок. Бійки ці обмежуються одним–двома беззлбними укусами, що не завдають відчутних пошкоджень суперникам, раптово виникнувши, вони так само раптово закінчуються, самці займають жердини і продовжують токувати. Разом з тими самцями, що покидають токовище, є особини, які постійно перебувають там. Досить часто можна бачити імітацію спаровування, коли токуючий самець охоплював іншого самця, що пропливав мимо, хвостом в кільце; повисівши декілька секунд у такій позі, самець, що підплив, звільнявся з кільця плив собі.

Самці токують весь світлий час доби і у теплі дні. При цьому вони або сидять на токових місцях, зрідка ворухачи хвостом, або лягають на дно поблизу. Самки тримаються на дні у чагарниках і лише зрідка переміщуються і тому мало помітні.

Запліднення відбувається таким чином. До одного з токуючих самців, що ховалися під навислим берегом, підпливає самка, хапається за гілку дещо нижче за самця, а потім просувається під нього. Самець вмить змінює позу: відпускає гілку, трохи зсовується назад, обхвачує хвостом тіло самки, захоплює зубами шкіру на її боці, згинається, при цьому його задні ноги опиняються біля клоаки самки. Самка наскільки можливо протискується крізь кільце, стає у вертикальне положення. Протискування самки через щільно стисле кільце хвоста – у всіх випадках рух, що спостерігається, ймовірно, сприяє видавлюванню з клоаки ікри. Ще до початку кладки самець енергійно перебирає задніми ногами біля клоаки самки, а з появою ікриних мішків буквально витягує їх. Як тільки вся кладка виявляється витягнутою, самка пасивно спливає на поверхню, ковтає повітря і занурюється у глибину; самець же після хвилинної паузи (рот привідкритий, очі напівприкриті, кладка притиснута тілом до гілки) починає знов перебирати кладку задніми ногами, протягуючи її між ними. Закінчивши запліднення, він ще протягом декількох хвилин сидить на гілці поряд з кладкою.

У деяких випадках у заплідненні брало участь по 3–5 самців. Привернуті рухами пари, вони стрімко кидалися до неї, вчлпювалися в ще не до кінця виметану кладку, обкручувалися навколо неї тулубом і так само, як і перший

самець, перебирали ікру лапами; при цьому вони не проявляли агресії один до одного.

Випадки групового запліднення у сибірського кутозуба, мабуть, не виняток. У ньому може брати участь значно більше число самців (Ю. Коротков). Про переважання групового запліднення свідчить і співвідношення статей, що спостерігалось в обгородженому озері: 41 самка і 33 самці (відкладені 32 кладки). Ці співвідношення цілком узгоджуються з кількістю самців, що одночасно перебували на токах. Незначне число або відсутність вагітних самок в озері, мабуть, служить сигналом для припинення току, що не поновлюється навіть при появі у водоймищі нових незапліднених самок в наступні дні. Самці залишаються у водоймищі ще майже місяць, а самки, що не відметали ікру, перебираються на інші озера, де токи ще продовжуються.

Відомо, що у ящірок самці в період спаровування характеризуються слабкою вибірковістю відносно шлюбного партнера (спроби спаровування з неакцептивними самками, статевонезрілими особинами, іншими самцями, особинами інших видів). У зв'язку з цим у багатьох ящірок-самців спостерігається поведінка, направлена на запобігання неадекватним спробам спаровування (Г. Кулікова, Д. Семенов)

Найпоширенішими формами поведінки відмови від спаровування є тікання і агресивний захист. Проте у деяких груп ящірок відмічаються спеціальні елементи поведінки відмови і пози відмови. Так, самка ігуанової ящірки *Phrynosoma platyrhinos* з самцем на спині може заритися в пісок і цим запобігти заплідненню, самка шоломоносного василіска *Basiliscus basiliscus* тікає від самця, заповзаючи у вузькі нори і щілини. У сітчастій ящірці *Eremias grammis*, яку самець хапає спочатку за хвіст, спостерігали таку реакцію: ящірка нехарактерно піднімає хвіст догори. Проте найцікавіша поведінка відмови у ящірок роду *Phrynoscephalus*.

Шлюбна поведінка у всіх зазначених видів роду *Phrynoscephalus* схожа. Залицання як такого не спостерігається; самець, угледівши потенційного статевого партнера, біжить до самки, підвівши задню частину тіла з піднятим хвостом. Кінець хвоста періодично завивається, самець розмахує хвостом то в горизонтальній, то у вертикальній площинах. Захват самки щелепами не відмічено; самець підскакує їй на спину і охоплює її тулуб передніми лапами за плечовим поясом, потім загинає основу свого хвоста під хвіст самки і відбувається копуляція. Неакцептивна самка намагається втекти, якщо цього не вдається – активно захищається: підстрибує на чотирьох випрямлених лапах (іноді з роззявленою пащею), кидається на самця, намагається укусити. Проте якщо самець міцно схопив самку, він починає підводити основу хвоста під клоачну область самки, та перевертається на спину і завмирає – поза відмови. Спаровування з самкою у такому положенні, очевидно, неможливе. Іноді самець намагається примусити самку перекинутися назад, кусаючи її, іноді відбігає і чекає осторонь. У випадках, коли після укусів самка перевертається на живіт, спостерігаються повторні, іноді успішні, спроби спаровування. В окремих випадках поза відмови демонструється самкою кілька разів підряд. Якщо самець залишає самку в позі відмови, вона може якийсь час лежати нерухомо, потім блискавично перевертається на лапи і тікає. Іноді самець настільки міцно утримується на спині самки, що не відпускає її і при перевер-

танні на спину; опинившись таким чином під нею, він знову перевертає її на живіт. Це може повторюватися кілька разів (причому пара перекочується по ґрунту) і звичайно цей «бій» закінчується копуляцією. Описана поведінка відмови спостерігається і при підсадках до самців статевонезрілих особин або слабкіших самців.

Цікаво відзначити, що перевертання на спину як елемент шлюбної поведінки відоме ще в одному роді ящірок – у північноамериканських ігуан роду *Phrynosoma*, екологічно еквівалентних круглоголовкам; проте, за наявними даними, у жабовидних ящірок самка розташовується догори животом під час спаровування, а не при відмові.

Птахи. У природних умовах під впливом багатьох чинників еволюційно склалися певні вимоги, при яких птахи можуть успішно гніздитися. Співробітники Українського науково-дослідного інституту тваринництва степових районів «Асканія-Нова» вивчили територіальні та шлюбні стосунки гусиних у період розмноження в умовах штучних водоймищ Асканії-Нови (В. Зубко). Встановлено, що формування нових шлюбних пар в умовах Асканії-Нови відбувається частково восени, але в основному – весною. Дані кільцювання і повторних відловів показали, що пари у більшості видів гусиних (лебеді, білий гусак, канадська казарка, єгипетський гусак, огар, пеганка) зберігаються протягом декількох років, рідше відбувається заміна партнера. У лебедів усіх видів заміна партнера відбувається після загибелі одного з них. Іноді самець парується з двома самками (кликун, чорний лебідь, білий гусак).

Кожна пара прагне зайняти ділянку. В умовах високої густини птахів на ставках і жорсткої міжвидової конкуренції це завдання дуже складне. Вибір місця супроводжується бійками, криком. Розміри ділянок кубел різних пар дуже варіюють і залежать від тиску сусідів. В основному конкуренція розвивається серед качок, між різними видами і усередині кожного виду гусей. Лебеді конкурують між собою, допускаючи дуже близьке гніздування білого гусака та крякви (поряд з ними або буквально над ними на дереві). В умовах Асканії-Нови білі та гірські гуски також утворюють колонії, але розміри їх значно менші (5–10 гнізд), ніж у природі (10–50 гнізд).

Місце гніздування у всіх гусиних вибирає самка. В основному птахи займають місця торішнього гніздування, якщо їх не виганяють сильніші пари. У разі гніздування самця з двома самками кожна з них будує собі гніздо (кликун, чорний лебідь, білий гусак), або одна (домінуюча) будує гніздо, а яйця в нього відкладають обидві самки (чорний лебідь, кликун).

Самець охороняє уподобану самкою ділянку. Поки кубло не побудоване, при замаху на ділянку гнізда чужаків у конфліктні ситуації вступають і самки. У період кладки яєць і насиджування боротьбу веде самець. Звичайно самці лебедів, гусей і качок перебувають недалеко від гнізда, курсуючи по воді або на острові. Охороняючи ділянку гнізда, самці бувають найактивнішими в період гніздобудування і на початку насиджування, коли затверджують за собою право на ділянку. Потім самець поводитьсь не так активно, та і на його ділянку не так настирливо претендують. Щоб пом'якшити конкуренцію за місця гніздування, на островах устанавлюють багато штучних гніздо-

вищ, роблять лунки гнізд, укладають в надлишку будматеріал для гнізд (тонкі гілки, суху траву і листя з дерев).

До моменту вилуплення пташенят самець знов стає дуже активним і підходить впритул до гнізда. При недружному вилупленні пташенят, коли перші вже обсохли і намагаються вилізти з-під самки, або у разі гніздування самця з двома самками, він утримує пташенят біля себе, прогулюючись з ними біля гнізда.

Дорослих птахів із пташенятами, що вивелися, забирають на молоднякову галявину – обгороджену частину парку з невеликими канавками, з системою вольєра, де утримують до півтора-двомісячного віку, а потім окільцюють і випускають на ставки. У випадку, якщо пташенят на галявину не забирають, вони покидають домівки відразу після обсихання, або тримаються поряд, віддаляючись від місць гніздування на пасіння. Подібна поведінка дозволяє зробити висновок, що в умовах напіввільного утримання в Асканії-Нові у територіальних зв'язках гусиних виявляються ті ж закономірності, що і в природі. Напруженість територіальних відносин тут сильніша і птахи вимушені гніздитися на меншій території, ніж у природі, активніше охороняти територію. Застосування біотехнічних заходів (пристроїв штучних гнізд, підгодівля птахів) пом'якшує гостроту конкурентних стосунків.

Особливості поведінки нанду в умовах заповідника Асканія-Нова вивчалися М. Бевольською. Вже на початку квітня з випуском страусів на пасовища остаточно встановлюються стосунки між особинами, що мають ієрархічний характер, формуються статеві групи, засновані на суворому домінуванні найсильнішого самця, на деякому підпорядкуванні йому субдомінантів. Самців, що не володіють достатньою статевою потенцією, виганяють із зграї і, як показали спостереження автора, ці не мають нагоди злучатися. За наявності таких взаємостосунків надмірна кількість самців у зграї не перешкоджає нормальному відтворенню популяції, про що свідчить висока заплідненість яєць.

За сприятливих метеорологічних умов спаровування нанду в межах статевої групи відбувається щодня, тоді як наявність весняних заморозків і опадів дещо загальмовує прояв статевої активності. Для домінуючого самця під час копуляції характерний ряд послідовних моторних реакцій. Дослідникам доводилося спостерігати такі ж синхронно виникаючі реакції відносно самок і у субдомінантів при їх спаровуванні одночасно з копуляцією домінанта або через декілька хвилин після неї. Самка після копуляції з одним самцем прагне злучитися з іншими. У кожному конкретному випадку характер парувань у групі залежить від її складу, який дуже мінливий. Різні групи налічують до трьох самців і восьми самок.

Відкладення яєць починається з моменту спорудження гнізд самцем, приблизно через 10–15 днів після випуску птахів на ділянки, де самці мають нагоду влаштовувати кубла. Проте перший час, коли вони, вибираючи зручні місця в загороді, роблять гнізда, знов і знов кидаючи їх, самки несуться слабо. І лише коли який-небудь самець починає насиджування, яйцекладка набуває регулярного характеру. Надалі хід відкладання яєць залежить від того, наскільки часто самці влаштовують кубла. При влаштуванні кубла кожним

наступним самцем кількість яєць, що відкладаються самками, збільшується. Хвилеподібний характер яйцекладки пов'язаний з можливістю затримки відкладання чергового яйця самкою в екстремальних умовах; при цьому інтервали між відкладанням чергових яєць збільшуються від 48 годин (норма) до 120 годин і т. д., поки яйцекладка не нормалізується. Внаслідок цього протягом періоду яйцекладки (70–90 днів) самки відкладають у середньому по 12–25 яєць, тобто менше, ніж можна було б чекати при подібних інтервалах. Така висока залежність розмноження страусів нанду від зовнішніх чинників біологічно обґрунтована і пов'язана з історією виду, що сформувався в умовах Південної Америки у кліматі з різкою зміною сприятливої погоди і сильних зливових дощів.

Домінуючий самець ніколи не починає насиджування з самого початку сезону. Більшість самок несеться у проміжок часу між 12 і 14-ю годиною і лише деякі пізніше 15-ї години. Через 10–15 хвилин після того, як перша самка знесе яйце, до гнізда підходить друга, потім третя, іноді дві разом, і з ними самець, домінуючий у своїй групі. Останній зразу ж зганяє самця, що сидить на кублі, і всідається на його місце. Перебування його на кублі на початку яйцекладки продовжується стільки часу, скільки вимагається всім самкам, щоб відкласти яйця. У наступні дні його присутність стає тривалішою, але тільки через 15–20 днів він споруджує своє гніздо. У тому випадку, коли на території гнізда немає самця, який насиджує, домінуючий самець вибирає місце гніздування сам, робить гніздо, куди самки можуть відкладати яйця, а потім звичайно покидає його. У більшості випадків у популяції завжди є самець, готовий прийняти на себе турботу про яйця, що залишилися. Іноді насиджування починають послідовно три самці, тому не дивно, що в цей час знаходили у гніздах розбиті яйця – неминучий наслідок бійок. Бійки між самцями припиняються, коли гніздо наповнюється настільки, що самець перестає підпускати самок для відкладання чергового яйця, і за ним затверджується право на єдиновладне панування.

Ссавці. Дослідження поведінки лісової соні у період розмноження спостерігали вчені Д. Самарський, Л. Білик, А. З. Козлова. Статевої зрілості лісові соні досягають на другому році життя. Початок активного періоду і вихід зі сплячки припадає на другу половину квітня. Період розмноження триває з квітня по червень. Житла звірів у дуплах і штучних кублах, а також у тераріумах і клітках не відрізняються охайністю. Хоча туалети влаштовуються у певних місцях, тваринки зазвичай випорожнюються і за їх межами. Проте при догляді за шерстю соні дуже охайні. Звірі чистяться перед сном, після сну, умиваються після кожного харчування і перед заходом у кубло. Задніми лапами звір прочісує передню частину тіла, шерстяний покрив на голові, за вухами, в пахових западинах, на спині, грудях, черевці. Передніми лапами очищає задню частину тіла і хвіст, а також голову і мордочку.

При підсаджуванні самок у період гону до самця останній проявляє агресивність. Звір пронизливо пописує, поцокує і посвистує, але швидко заспокоюється і починає інтенсивно обнюхувати самку. До цього періоду у самця настільки збільшуються сім'яники, що він пересувається по клітці май-

же повзаючи. Самка в цей час швидкими рухами передніх лапок упорядковує шерсть, ретельно вилизує хвостовий відділ. Потім звірі на деякий час віддаляються у кубло. Подальший огляд самки дозволяє знайти явні сліди залицяння до неї самця і копуляції: верхня частина тіла і голови мокрі від вилизування самцем, задня опухла частина тіла має синюваті потьоки. Спаровування повторюється декілька разів.

Вже у перші дні вагітності самка усамітнюється і звичайно будує кубло у максимальному віддаленні від спільного кубла. За 2–3 дні до пологів самка посилено займається удосконаленням кубла: запасає будівельний матеріал і захищає вхід, після чого народжує. У період вагітності самки вельми активні: вдень вони майже не сплять, часто і багато їдять. Вагітні самки звичайно відганяють від кубла самців, кусають їх і б'ються, видаючи при цьому своєрідні звуки. Навіть ручні самки, ті, що давно живуть у неволі, стають агресивними.

У поведінці самки-матері присутні активно-оборонні реакції: звір стає в страхітливі пози, робить різкі відлякувальні рухи. Цікавою особливістю материнської поведінки є часта перебудова притулку і перетягування кубла і дитинчат у нове місце. Якщо після зважування дитинчат кладуть в різних місцях, самка дуже швидко відшукує їх і переносить в кубло. У період лактації самка вилизує дитинчат. У міру їх зростання турбота про них поступово слабшає.

Відмічені випадки вирощування лісовою сонєю чужих дитинчат свого виду. Підсаджених у клітку приймаків самка обнюхує і вилизує, а вже через годину – півтори годі. Надалі вона проявляє про них таку ж турботу, як і про власних дитинчат.

Досить цікава шлюбна поведінка архара (В. Вирипаєв). У другій половині жовтня; тобто незадовго до початку гону, дорослі самці з'являються у місцях перебування груп самок, до складу яких входять також цьогорітки, підлітки і самці у віці до 4–5 років. У кінці жовтня деякі самці, відділившись вдень від своєї групи, повільно бродять, не втрачаючи зорового контакту з самками, або довго стоять у місцях, що дають їм хороший огляд. Іноді самець, що наглядає з висоти за самками, швидко спускається до самок, але, не доходячи до однієї з них метрів на 5–10, різко зупиняється. Тіло і шия його напружуються і витягуються. Утвердившись у такій позі, самець поволі підходить до самки і прагне обнюхати її статеві органи. Неактивна самка звичайно швидко відбігає, а самець починає пастися або, зробивши ще одну–дві спроби наблизитися, відділяється від стада і до вечора повертається у свою групу самців.

Гін починається у листопаді. До цього часу відбувається розпад груп самців та дроблення груп самок під впливом «гінних» самців. До самки у полюванні самець підходить, витягнувши шийку і злегка пригнувши голову, а коли підходить близько – обнюхує і облизує її статеві органи. Самка при цьому сідає і мочиться, самець, нахиливши голову набік, підставляє морду під струмінь сечі. Якщо самка продовжує стояти, то після чергового обнюхування самець шиєю, а іноді і грудьми торкається її крупа і робить садку, яка триває від 5 до 15 секунд. Якщо самка лежить, то самець підводить її ударами передньої ноги. Агресивність «гінних» самців залежить від щільності, а також від статевого та вікового складу популяції.

5.1. ТУРБОТА ПРО ПОТОМСТВО

Вивчення середовища, у якому протікає постнатальний онтогенез, має виняткове значення для розгляду питання про біологічну цілеспрямованість постнатального розвитку. Більшість видів проявляють батьківську турботу про молодь, хоча у цьому процесі більш активна роль належить самкам.

Найістотнішими моментами у підтримці життя новонародженого ссавця є: контакт з матір'ю, підтримка температури тіла, захист від несприятливих абіотичних і біотичних чинників.

Найбільшу залежність новонародженого від матері можна спостерігати у всіх сумчастих. Середовищем раннього постнатального розвитку є сумка (спеціальна «кишеня» на животі матері). Дитинча самостійно пересувається з родових шляхів у сумку і присмоктується до соска (кенгуру).

У гамартром і макак-резусів новонароджений залишається підвишеним до черева матері протягом перших тижнів життя завдяки рефлексу чіпляння. Тобто у цих тварин середовищем розвитку служить поверхня тіла матері (рис. 5.1.1).

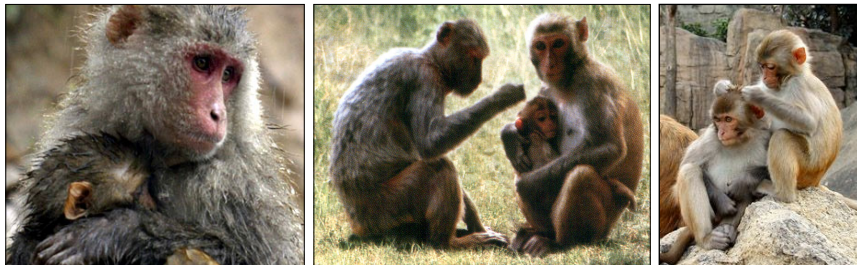


Рис. 5.1.1. Мавпи з дитинчатами

Друга група умов постнатального розвитку – розвиток у кублі, або у гнізді (рис. 5.1.2). Створення гнізда (нори, лігва, кубла) має місце у птахів, гризунів, хижих і комахоїдних. Середовищем розвитку є складне поєднання впливів звичайно теплого кубла, матері та інших дитинчат. Дитинчата недорозвинені і мати – головне джерело тепла. Відразу після народження здійснюється контакт дітей з матір'ю за допомогою рефлекторних актів, сформованих у пренатальний період, а потім і раннього досвіду. Розвивається так звана первинна соціалізація, тобто формування «внутрішньогніздових» відносин з матір'ю та іншими особинами з посліду.

5.1. Турбота про потомство

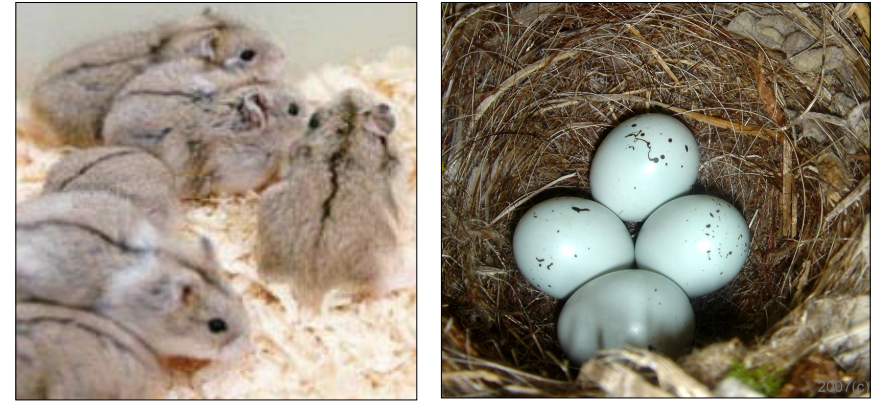


Рис. 5.1.2. Розвиток у кублі та гнізді

До цієї групи явищ можуть бути включені представники віддалених систематичних видів. Зайці розвиваються поза кублом, що визначається їх зрілістю і здатностями молочного живлення від різних матерів. Кролики народжуються недорозвиненими, проходять розвиток у кублі.

■ Процес насиджування яєць птахом поганкою складається з низки функціональних дій: перевертання яєць, ворухіння самки на гнізді, приховування кладки пухом при відході її з кубла, усадження на кладку після тощо. (В. Бузун). Перевертання яєць – найпомітніша і найважливіша дія самки. Вона високо встає на розведених лапах, опускає голову під черево (якщо перевертає центральні яйця) або вертикально вниз (якщо крайові) і підводить дзьоб під яйце. Воно перекочується по підкльов'ю і повертається. За менш настійливих дій самки яйце перевертається приблизно на 90° .

Яйця (по 2–3 за один раз) перевертаються послідовно за годинниковою стрілкою: північні, північно-західні, західні і т. д. На перевертання витрачається 25–45 секунд. Короткочасні акти перевертання яєць рідкісні. Інтервали між перевертаннями слідує безсистемно, маючи тривалість від 0,4 до 40 хвилин. Після тривалої інкубації інтервали між перевертаннями складають 0,15–0,5 секунди. Після перевертання відбувається переорієнтація самки (переважно за годинниковою стрілкою) із заняттям нового положення. Повороти самки без перевертання яєць дуже рідкісні. Обидва акти міняють характер контакту тіла самки з яйцями. Крім звичних перевертань виробляються дрібні поправки положення яєць. При цьому, мабуть, змінюється орієнтація щодо їх короткої осі.

Маніпуляція самки з яйцями поєднується з поправленням нею пуху. Качка підбиває пухом не покриті її тілом місця, розподіляє його рівномірно. Пух, видутий вітром, вона не повертає в кубло, щоб не демаскувати його. Перед

вильотом на годування самка прикриває кладку пухом. Вона згрібає його дзьобом від периферії до центру. Це акт інстинктивний: при раптовій небезпеці він зберігається, скорочуючись до наміру.

Всякий раз качка оглядає укриту кладку і добре запам'ятовує конфігурацію пуху. Повертаючись на кубло, птах пух не розгрібає, усаджується прямо на нього і робить кілька швидких рухів тілом з боку в бік. Тим самим досягається оптимальний контакт тіла самки з кладкою. Триває усадження 2–3 секунди.

Зліт і посадка відбуваються за 2–4 м від кубла. У ході насиджування самка чистить і перебирає пір'я – плечові, нижні покривні крила, оперення спини.

Після посадки на гніздо самка 5–6 с тримає голову і шию паралельно землі. Характерний «злодійкуватий» вираз її очей. Поправляючи пух, вона може застигнути на 2–5 с в такому положенні. При появі небезпечного супротивника вона набирає погрозової пози на гнізді: залишається сидіти з відведеними крилами, оперення розпушене, хвіст притиснутий до землі, шия зігнута, кінець дзьоба опущений. У найжаркіший період дня самка стоїть над кладкою з відведеними кінцями крил. Особливо довго вона стоїть так при слабкому вітрі. Чим сильніший ступінь інсоляції і вища навколишня температура, тим частіше птах встає і довше стоїть, створюючи тінь і аеруючи яйця. У жару, уклавши кладку пухом, пташка може відлетіти на 20–30 хв купатися і годуватися. При сильному холодному вітрі або дощі качка повертається головою проти вітру. За 40–45 хв до виходу пташеняти, коли воно, повертаючись у яйці, «відрізає» інфундибулярну частину, самка встає, сильно розпушивши оперення, опустивши хвіст і кути крил і закинувши назад голову так, що тім'я торкається спини, груди випинаються. Таким чином качка полегшує появу ембріона від фізичної дії, не припиняючи інкубації. Багато уваги вона приділяє яйцю, що є «лідером», поправляючи його до 8 разів за хвилину.

У копитних (непарнокопитних, жуйних і нежуйних парнокопитних) молодняк народжується значною мірою зрілим, здатним слідувати за матір'ю, а розвиток відбувається у стаді, яке переходить від пасовища до пасовища (рис. 5.1.3). Середовищем розвитку є географічний ландшафт, мати, стадо, молодняк. Контакт із матір'ю підтримується на основі подразнень зорового і слухового аналізаторів.

Сайгак, архар у перші дні життя не йде за своєю матір'ю, яка пасеться, а затаюється в траві або серед очеретів.

■ Формування та розвиток материнсько-дитячих стосунків у антилопи канна досліджував М. Треус. У великих загородах самки канни покидають стадо за 2–6 діб до пологів. Іноді з ними буває ментор – стара досвідчена самка. Самки канн належать до активного типу матерів, відразу після закінчення пологів вони інтенсивно облизують теля, з'їдають навколоплідні оболонки і послід, аби теля не мало запаху. За 2–3 год до отелення самки починають видавати неголосне горлово-носове клацання – звук, що посилюється до моменту виведення плоду і поступово згасає до кінця перших діб життя



Рис. 5.1.3. Розвиток серед стада

малюка. Після цього самка відтворює цей звук при годуванні і в тривожній ситуації. У перший критичний період (неонатальний) відбувається взаємний імпринтинг (див. докладніше у розділі 7) теляти і матері, який потребує закріплення протягом другого критичного періоду, коли відбувається соціалізація пари «мати–дитя» (5–7 діб). Теля майстерно затаюється у густій траві, самостійно годуючись у місці лежання, яке міняє після кожного годування. Самка пасеться у цьому районі або курсує між стадом і місцем лежання теляти. Підходить до малюка тільки для чергового годування, під час якого ретельно облизує його, з'їдаючи кал і випиваючи сечу. У просторих загородах самка годує малечу протягом доби значно рідше, ніж у стайнях зимових приміщень, компенсуючи це тривалішим разовим смоктанням, спонукаючи теля знову і знову смоктати (за одну зустріч він смокче до 29 разів). У стадо самка приводить малюка на 5–7-му добу, тобто після закінчення критичного періоду і, оберігаючи теля, утримує його біля себе. До кінця перших діб теля входить до складу «дитячого садка», характерного для цього виду тварин. Для чергового годування мати підходить до «дитячого садка» і кличе своє теля специфічним звуком, на який реагує тільки її дитя. Взаємний грумінг (облизування, вмивання) починається на п'яту добу життя малюка. До кінця лактації кратність і тривалість смоктання зменшуються, мати все рідше облизує теля, нервує у відповідь на вимогу годування, а з припиненням лактації активно нападає на нього і завдає відчутно сильного лобового удару. Після того як у теляти загасне смоктальний рефлекс, стосунки знов налагоджуються і виражаються у грумінгу, перебуванні теляти в межах індивідуальної дистанції матері. Зв'язок соціальної пари «мати – син», на відміну від пари «мати–донька», не поновлюється у майбутньому і пов'язано це з тим, що самці в природі покидають стадо, утворюючи холостяцькі групи. У стаді виділяються сімейні групи, що складаються з самок різного віку і покоління.

Провідну роль на ранніх етапах онтогенезу виконує ольфакторний зв'язок (для матері) і звуковий (для теляти). Зовнішній вигляд (зоровий зв'язок)

виконує незначну роль, оскільки самка не плуває телят, які сильно відрізняються ростом. Одновікових і схожих на вигляд телят усіх по черзі обнюхує, перш ніж знайти свого. Представники одного сімейства пізнають одне одного за якнайтоншими нюансами в поведінці, характерними тільки для них. Таке пізнання необхідне при поділі міграційних скупчень на первинні сімейні групи, з яких складаються в основному стада канн у природних умовах.

Першотілки нерідко відмовляються годувати своїх дітей. Форми відмови варіюють від повної байдужості до агресії, коли теля рятувало тільки втручання людини. Проте відмова відбувається тільки в стайнях зимових приміщень і жодного разу не спостерігалася в просторах загородах. Якщо у самки під час отелення немає можливості побути на самоті, вона за 2–3 години до положів починає цікавитися чужими телятами-сосунками або своїм торішнім телям і починає активно доглядати за ним, облизуючи анус, стимулюючи смоктання, відроджуючи смоктальний рефлекс у однорічних телят. Це може привести до усиновлення чужого теляти ще до отелення.

Батьківську поведінку можна поділити на активну і пасивну. Наприклад, дикі кабани не проявляють турботи про молодняк. У моржів і тюленів самці не беруть ніякої участі у вирощуванні дитинчат.

■ Прикладом жорстокої батьківської поведінки є інфантицид у самців павіанів гамодрилів, що супроводжується знищенням дитинчат. Вивчення цього питання займалися Б. Лапін, В. Чалян, Н. Мейшвілі. Поведінка, адресована молодняку, вивчалася у самців п'яти вікових категорій: 3–4 роки, 4–5 років, 5–7 років, 7–10 років, 10 років і старших.

Спостереження показали, що дорослі повновікові самці заповідника, які мають гареми, характеризуються індіферентним ставленням до дитинчат. Як правило, ці стосунки обмежуються рідкими та короткочасними проявами батьківської турботи. В окремих випадках самці вступають у тривалі контакти з дітьми, що інколи закінчуються загибеллю дітей. Чим дорослішими були самці, тим менше вони контактували з дітьми. Молодші самці викрадали дитинчат та носили їх досить тривалий час, унаслідок чого малеча гинула від виснаження. У приматів у віці від 3 до 7 років закінчується статевий розвиток і починається соціальний з утворенням односамцевої групової одиниці (гарему). Поведінка, адресована дітям-самкам, може стати основою для подружнього зв'язку та включенням цієї самки у гарем.

Одним із наслідків викрадання і подальшого тривалого контакту самця з дитинчам є збільшення уваги до самця з боку самки-матері. У період тривалих контактів самця з дитинчам кількість взаємодій самки з самцем-викрадачем дитинчати збільшується, а індивідуальна дистанція між матір'ю дитини та самцем скорочується. Зростає частота і тривалість обшуків самкою самця і самцем самки, самка частіше підставляється самцю. Подібне ставлення самок до самців-викрадачів дитинчат характерне для незалежно від віку самців.

У поведінці самців 7–10 років, адресованій дитинчатам, у період тривалих контактів з ними переважають агоністичні елементи. Самець грубо носить дитину, ударяє її об землю, кусає. У цих випадках причиною загибелі

дитинчати є травми. Самці 5–7 років викрадають не своїх дитинчат, оскільки ще не мають свого гарему. На відміну від них, 7–10-річні самці убивають власних. Із завершенням формування гарему, коли самцю приблизно 10 років, агоністичні прояви у поведінці самців, спрямовані на дітей, зникають. Найбільша кількість дитинчат гине у перші 10 днів життя. Загибель дитинчат із волосяним покривом, що побурів, пов'язана, ймовірно, з відновленням статевих циклів у самок, коли дитинча може бути перешкодою у сексуальних стосунках самця з самкою. Дослідники вважають, що однією з основних причин агоністичної поведінки самців відносно дитинчат чорного забарвлення є привабливість останнього для всіх членів групи, а звідси – зниження ролі самця як лідера групи і зменшення уваги до нього.

Спостереження дозволяють припустити, що головною передумовою для інфантициду у самців є нестабільність їхніх гаремів, пов'язана з їх формуванням. Є значні індивідуальні коливання у проявах агресії у різних самців, спрямованої на дітей. У деяких явища інфантициду не відмічено.

З урахуванням того, що самцям приматів властива висока агресивність і низький рівень турботи про потомство, слід вести селекцію на зменшення агресивності у самців у розплідниках і заповідниках.

Отже, складність репродуктивної поведінки у того або іншого виду корелює з потребою дитинчат у батьківській турботі. У більшості риб, наприклад, запліднення зовнішнє, і про ікринки і мальків ці види після нересту ніяк не піклуються. У багатьох птахів ситуація абсолютно інша. Необхідно будувати кубло, охороняти і насиджувати яйця, захищати, годувати і вчити пташенят. Самці і самки видів, у яких підрастаюче потомство вимагає інтенсивної турботи, часто утворюють міцні пари, що не розпадаються протягом усього сезону розмноження. В цьому випадку репродуктивну поведінку можна поділити на декілька складових, основні з яких – шлюбна, або статева, поведінка (включає власне залицяння, що веде до утворення пари, і дії, що забезпечують запліднення) і батьківська (виконання батьківських обов'язків). Кожна з цих фаз розмноження регулюється специфічними гормонами і сигнальними подразниками, наприклад наявністю відповідного для гнізда місця, присутністю в гнізді яєць або пташенят і тощо.

6. ОРГАНІЗАЦІЯ СПІВОВАРИСТВ. СУСПІЛЬНА ПОВЕДІНКА

Співтовариство – внутрішньо-популяційний тип відносин, при якому особини утворюють стабільні угруповання, що займають і захищають певну територію. Вони підтримують постійний обмін інформацією, перебувають у певних відносно постійних відносинах і схрещуються переважно одна з іншою. Співтовариство включає, як правило, невелике число особин. Це дрібніша, ніж популяція, група особин даного виду, яку іноді називають мікропопуляцією. В деяких випадках, наприклад, у різних суспільних комах, структура співтовариства буває достатньо жорсткою і видоспецифічною. У хребетних організація співтовариств більш динамічна і може мінятися залежно від обставин.

Істинне співтовариство – це більше, ніж подружня пара або мати з дитинчатами. Це стабільна група, члени якої підтримують інтенсивну комунікацію і перебувають у деяких постійних взаємостосунках. До двох протилежних прикладів належать мурашки і слони. Колонія мурашок живе загалом у спільно збудованому мурашнику. Цариця (матка) і її стерильні дочки (робітники і солдати) мають характерну, властиву їм будову.

Співтовариство африканських слонів організоване менш жорстко. Стадо з 40–50 голів звичайно очолює найстаріша самка – матріарх. Її потомство двох–трьох поколінь перебуває поблизу неї – ця маленька група складає сім'ю. З сім'єю матріарха об'єднуються інші родини, утворюючи «сімейну одиницю». Молоді самці спочатку залишаються зі своїми сім'ями, проте після статевого дозрівання живуть поодиночки, але звичайно близько від інших самців, іноді об'єднуючись з ними. Вони вступають у короткий контакт із «сімейною одиницею», а потім злучаються з тічною самкою. У таких сімейних групах слони живуть по 40–50 років.

Для порівняльного вивчення структурних та інших особливостей співтовариств тварин дослідникам необхідно виділити ознаки, за якими угруповання особин різних видів можуть розрізнятися між собою. Найважливішими ознаками при цьому виявляються: стійкість угруповань у часі; взаємна координація дій особин у групі; міцність зв'язків між особинами; підтримка цілісності групи (агресія відносно «чужаків» свого виду).

Існує значна кількість класифікацій для визначення співтовариства. Так, Дж. Ейзенберг описав п'ять основних критеріїв співтовариства:

1. *Складна система комунікації.*
2. *Розподіл праці, заснований на спеціалізації.*
3. *Когезія – прагнення членів співтовариства триматися разом.*
4. *Постійність складу.*
5. *Ускладнений доступ для особин того ж виду (чужаків).*

Як класифікацію «середнього рівня», тобто як спробу створити загальну типологічну схему соціальних систем, можна розглядати схему, запропоновану Е. Пановим (1983), побудовану шляхом угруповання об'єктів навколо декількох «еталонних ознак». Виділено декілька типологічних варіантів соціальних структур, кожний з яких охоплює різні таксони.

Розглянемо декілька прикладів. Як соціальна система, що належить до типу, для якого характерний максимальний індивідуалізм і автономія в поведінці особин всіх статевих і вікових груп, наводиться спосіб життя степових черепах, у яких єдина форма соціальних зв'язків – зустріч самця з самкою заради копуляції, причому пошуки ведуться навмання, за відсутності якої-небудь сигналізації.

Класичний тип стійкого територіального угруповання виражений у дрібній антилопі дік-дік, що мешкає у деревинночагарникових хащах: постійна подружня пара до 5 років займає одну і ту ж територію, що охороняється, при загибелі одного з партнерів другий залишається на своїй території і утворює тут нову пару. Двічі на рік пари приносять по одному дитинчаті, коли вони досягають статевої зрілості (6–9 міс.), самка виганяє дочок, а самець – синів.

Територіальні сімейні групи властиві північноамериканському жовтобрюхому бабаку: разом живуть члени колоній, пов'язаних системою нір, що складаються з одного дорослого самця, декількох самок і їх потомства, до однорічного віку (більш дорослі бабаки виселяються за межі колонії). Сусідні сімейні групи часто об'єднані в угруповання другого рівня.

Приклад стабільного замкнутого угруповання, заснованого на стійких відносинах, – гієнові собаки, що мешкають на півдні від Сахари. Зграя, що налічує до 40 тварин, мешкає на значній території (до 4 тис. км²). Ядром зграї є коаліція споріднених самців двох–трьох поколінь. Роль лідера у зграї може належати тваринам обох статей. В період розмноження оцінюється звичайно тільки самка з найвищим ієрархічним статусом, пари, що включають більш низькорангових самок, тимчасово покидають групу. Інакше самка вищого рангу може з'їсти цуценят суперниці (хоча можливі і випадки годування чужих дитинчат). Перші

три тижні після пологів, коли самка залишається зі своїми цуценятами, члени групи колективно полюють і регулярно годують самку і дитинчат напівперевареним м'ясом. Кооперація і взаємна соціальна терпимість можуть поєднуватися у зграї з колективним деспотизмом, що зводить третованих особин у ранг аутсайдерів, які, проте, не виселяються за межі групи.

Схожа соціальна структура, в якій основні регуляторні функції належать рольовим настановним і неформальним взаємодіям, характерна для нижчих приматів (і як віддалений аналог – для високосоціальних видів мурашок), а у вищих приматів, згідно з даною класифікацією, подібні угруповання мають характер незамкнutih, відкритих.

6.1. ОСНОВА ОРГАНІЗАЦІЇ СПІВТОВАРИСТВ

Домінування. Взагалі *домінування* – можливість отримати доступ до ресурсів, незважаючи на інтереси інших.

В. Кревельд дає загальне визначення домінування як «права на першочерговий прояв реакції наближення в одних випадках і реакції уникнення в інших для однієї особини порівняно з іншою». До реакцій першого типу належать наближення до їжі, відповідної ділянки або партнера для спаровування, а також агресія, а до реакцій другого типу – уникнення несприятливих умов, погроз, нападів і покарань. Істотна умова ієрархічної організації з домінуванням полягає у наявності якого-небудь ресурсу, кількість якого обмежена і за який тому треба вступати у конкурентну боротьбу. Коли домінуюче положення встановилося, воно заперечується рідко. Слід зазначити, що домінування не є абсолютним: воно існує щодо певної іншої тварини. Пізнання членами даної групи одне одного – необхідна передумова ієрархічної організації співтовариства.

■ Наприклад, у природі канни зустрічаються стадами по 8–10 (рідко 30) особин, утворюючи скупчення тільки під час міграцій (М. Треус). У стаді канн існує лінійна ієрархія, що встановлюється щорічно після випуску тварин із приміщень. Порядок підпорядкування діє протягом усього пасовищного періоду, проте тварини постійно в іграх міряються силою, тому не рідкими є зіткнення усередині статевозрілих класів. Серед молодняку домінування починається з 3–4-місячного віку. Стадо канн очолює самець-ватажок – найкрупніша і сильніша тварина. Верховенство завойовується у результаті бою, який складається з ряду сильноритуалізованих дій, що мають характер попередження. Налічується 5–6 етапів бою, які повторюються у певній послідовності. Удар рогами по корпусу не завдається, бій іде в основному за рахунок сили шийних м'язів і часто закінчується зміщеною дією переможеного

(щипанням трави у декількох сантиметрах від голови переможця). Тільки за наявності рівноцінних самців бій може тривати до 45 хвилин. У стаді існує і вожак-самка. Це не обов'язково найкрупніша і сильніша самка – лідерство залежить від поведінкових особливостей самки, пов'язаних з її реактивністю. Тому нерідко ватажком стада стає низькоросла, але, як правило, найактивніша самка. Бої за лідерство між самками відрізняються від таких між самцями короткочасністю, стрімкістю і запеклістю (завдається удар рогами по корпусу, часто з сильним уколом), переслідуванням переможеного, повною відсутністю зміщеної дії. Сила і вага тварини, необхідні для перемоги у боях за верховенство між самцями, замінилися тут лютістю атак і натиском.

Окрім відміченої ієрархії у стаді канн можна спостерігати розподіл на статево-вікові класи, парцелярні групи, засновані на особистій прив'язаності, і клани. Одні і ті ж тварини з року в рік водять стадо під час пасіння, тобто у спокійній обстановці, інші (найреактивніші) – при небезпеці, треті (це в основному ялові самки) виконують роль сторожів, постійно спостерігаючи за безпекою і займаючи позицію між небезпекою і стадом, четверті замикають стадо, п'яті найчастіше опиняються в «дитячому садку». Для етологічної структури стада канн характерна також наявність «дитячого садка», холостяцької групи, куди виганяють усіх самців, старших за дворічний вік. Холостяцьке стадо тільки у період основної злучки (травень–червень) тримається поряд з основним стадом, після чого пасеться окремо. Окремі самці проявляють схильність до самоти і бродяжності.

Порядок домінування прийнято позначати першими буквами грецького алфавіту, від альфи до омеги.

Альфа-самець у соціальних тварин, зокрема у людини – біологічна назва особини, що займає лідируюче положення у зграї або суспільстві, ватажок.

Самець альфа виконує обов'язки ватажка і захисника співтовариства (зграї). Він також найпривабливіший для самок у шлюбних іграх, часто є батьком більшості дітей. У багатьох видів приматів самець альфа володіє характерними вторинними статевими ознаками, розвиток яких стимулюється рівнем статевих гормонів. Важливо, що у підлеглих самців того ж віку аналогічні гормональні процеси сильно гальмуються, і прояв вторинних статевих ознак сильно пригнічений – але лише до того часу, коли самець-лідер з яких-небудь причин не поступиться своїм місцем.

У шимпанзе члени співтовариства виявляють шанування до альфа-самця у вигляді визначених жестових і поведінкових «обрядів» (грумінг).

Бета- і омега-самець. Якщо бета-самець може протистояти, з яких-небудь причин, альфа-самцю, і альфа-самець у такому разі буде зміщений, то омега-самець залишиться під владою сильного, будь це а-самець, або б-самець.

Омега-самці – нижчі члени зграї, парії, вони останні при отриманні їжі, останні в праві на розмноження.

Класичний етологічний приклад ієрархії – порядок клювання (pecking order) у курей. Курка рангу А клює їжу першою, рангу В – другою і т. д., причому порушення порядку клювання (наприклад, спроба курки рангу С клювати зерно раніше курки рангу В) припиняються клювом у голову або тулуб порушника ієрархії.

У деяких видів ієрархічна структура може бути більш суворою або більш лабільною, ніж у наведених прикладах. Крім того, місце у ієрархії, що посідає окрема особина, може бути різним стосовно різних ресурсів.

Територіальність. Багато тварин захищають свою територію – ділянки, де вони вирощують потомство або монополюють харчовими ресурсами. Хазяїн атакує й виганяє зі своєї території інших особин свого виду. У протилежному випадку прибулець може захопити територію разом з усіма ресурсами, що перебувають на ній. Прояви агресії в рамках територіальної поведінки строго обмежені. Будь-якій тварині вигідно захищати свою ділянку, по можливості не вдаючись до атак, оскільки будь-який напад пов'язаний з ризиком одержати поранення. В еволюції сформувалися різні механізми, що мінімізують фізичні втрати у конфліктах за територію. Справжні бої відбуваються досить рідко, тому що існують спеціальні «кодекси правил», які визначають, хто вийде переможцем із сутички.

Коли сусіди зустрічаються на межі своїх територій, вони поводяться так, начебто в них борються два прагнення – рятуватися й нападати. Це може виявитися як конфліктна поведінка, у якій помітні обидві тенденції – атакувати і втікати, або як зміщена активність, що звичайно проявляється досить дивно, оскільки зовні вона не має ніякого відношення до поточної ситуації. Наприклад, чайка під час територіального конфлікту може почати люто вискубувати траву під лапами – зовсім безглузда діяльність. Усім нам неодноразово доводилося спостерігати зміщену активність і в людей. Зіткнувшись із важким випробуванням або з неприємною соціальною ситуацією, людина починає гризти нігті або кінчик олівця, накручувати на палець пасмо волосся, або їсти чи пити, не відчуваючи голоду й спраги, інакше кажучи, зміщено рухається й діє, що ніяк не співвідноситься з реальною ситуацією.

В еволюції багатьох видів на основі конфліктної поведінки сформувалися ритуалізовані демонстрації погрози (див. активні форми територіальної поведінки), спрямовані проти особин, що вторглися на чужу територію. Погрози являють собою явно прогресивний крок порівняно зі справжніми сутичками хоча б тому, що вони не заподіюють шкоди жодній зі сторін.

Демонстрації погрози можна спостерігати не тільки під час територіальних конфліктів. У деяких видів суспільних тварин існує ієрархія домінування – організація групи, що забезпечує домінуючим особинам право першості при виборі їжі, укриття або статевого партнера. Ієрархії домінування підтримуються за рахунок погроз із боку домінуючих особин і за рахунок заспокійливої поведінки підлеглих. Заспокійлива поведінка втримує особину-домінанта від атак.

Форми територіальності. Е. Уїлсон розрізняє п'ять типів територіальної поведінки:

Тип А. Обширна область, що охороняється, у межах якої тварини знаходять собі притулок, залицяються, злучаються, народжують і вирощують потомство і збирають велику частину їжі.

Тип Б. Обширна область, що охороняється, у межах якої відбувається все, що пов'язане з розмноженням, але яка не служить головним місцем збирання їжі.

Тип В. Невелика область, що охороняється, навколо гнізда.

Тип Г. Території, на яких відбувається утворення пар та/або копуляція.

Тип Д. Місця для нічлігу і притулку.

Але подібна класифікація не охоплює всієї різноманітності існуючих типів територіальної організації. Нижче наведені деякі параметри, на які звертає увагу Д. Дьусбері і за якими можуть розрізнятися територіальні форми організації:

1. *Приналежність території та її охорона.* Територію може охороняти самець, подружня пара або ціла група особин виду.

2. *Ступінь прояву виняткового права на користування територією.* Господар даної території може виганяти з її меж усіх або тільки деяких особин того ж виду. Є види, у яких власник території охороняє її від вторгнення всіх таких особин, допускаючи їх на свою ділянку лише під час короткого шлюбного періоду. У «класичній формі» територія охороняється тільки від вторгнення особин тієї ж статі, що і її господар. В інших випадках власник може охороняти свою територію від усіх особин того ж виду, за винятком одного-єдиного альфа-самця, як це роблять деякі ящірки. Сойки не пред'являють виняткових прав на свою територію, вони лише претендують тут на першочерговий доступ до ресурсів.

3. *Годування.* Деякі види можуть жити на певній території, де вони проживають, і не відчувати браку корму. Решта – вимушені вирушати у пошуках корму в інші місця.

4. *Спаровування.* Для більшості видів характерне спаровування на власній території. Але є винятки, наприклад, в озерних чайок залицяння і копуляція можуть відбуватися на ділянці поза колонією гнізда.

5. *Турбота про потомство.*

6. *Фіксовані території.* У більшості випадків території, що справді заслуговують такої назви, відповідають певній ділянці простору.

Активні форми територіальної поведінки. Якщо звукова сигналізація й мічення меж території – це всього лише пасивні форми територіальної поведінки та якщо чужинець зневажає цими сигналами і вторгається в межі чужої ділянки, власник останньої змушений удатися до більш дійових заходів. Такі відомі різні форми агресивної поведінки, як зіткнення двох самців – прибульця й власника території – як правило, обмежуються взаємною демонстрацією погрозових поз й у цій ритуальній дуелі хазяїн території практично непереможний. Фізично він може бути набагато слабкішим свого супротивника, але психологічно його «право першого» на дану ділянку дає йому неоціненні переваги. Погрозові демонстрації власника території служать для прибульця досить вагомою вказівкою на те, що місце вже зайняте. У цій ситуації подальші домагання були б порожньою витратою сил, тому прибулець звичайно незабаром ретирується, і справа майже ніколи не доходить до бійки. Якщо ж зав'язується бійка, то вона являє собою, по суті, лише взаємні погрози. Фізичні зіткнення короткочасні і тільки у виняткових випадках призводять до тілесних травм.

Ми будемо не зовсім точними, якщо не згадаємо про те, що існує цілий ряд видів, у яких бійка є невід'ємною частиною територіальних конфліктів. До них належить газель Томпсона. Р. Естес, що спостерігав кілька сотень зіткнень між територіальними самцями цього виду, стверджує: бійка в них – звичайне явище. Однак ніколи й ніхто з дуелянтів не одержує скільки-небудь серйозної рани. Цікаво, що в іншого, близького виду – газелі Гранта, територіальні конфлікти, як правило, обмежуються взаємними погрозами. Це дозволяє зробити висновок, що природний відбір у ході еволюції зумовив безпеку зіткнень між самцями.

Хоча наші знання про способи взаємодії індивідуумів у тваринному світі поки ще дуже фрагментарні, накопичено вже чимало фактів із життя безлічі різноманітних видів. І те, що ми зараз знаємо, приводить до одного досить фундаментального висновку. Якщо є можливість перебороти назриваючий конфлікт, то така можливість звичайно реалізується, і взаємини двох особин, що належать до одного виду, не приходять до відкритого антагонізму. Такий стан речей особливо типовий для соціальних видів. Якщо зустріч двох тварин все-таки приводить до необхідності прямого зіткнення, то воно практично безпечно для обох сторін. Це є правилом взаємин між особинами, що є суперниками за територію. В еволюції агресивної поведінки виділяють дві основні тен-

денції. Перша, більш характерна для суспільних видів, виражається у зниженні загального рівня агресивності або у підвищенні порогу прояву агресивних реакцій. Друга, що спостерігається в тих видів, у житті яких важливу роль відіграють територіальні відносини, виражається переважно у ритуалізації агресивної поведінки (до якої ми звернемося, розглядаючи природу агресії). Загальний рівень агресивності у цих видів може бути дуже високим, а поріг виникнення агресивних реакцій – низьким, але всі прояви агресивності вкрай ритуалізовані й набувають форми яскравої та диференційованої загрозової поведінки. Звичайно виділення цих двох тенденцій дуже умовне і обидві вони можуть проявлятися як паралельно, так і компенсувати одна одну, перебуваючи у складному переплетінні.

Інші близькі явища. Існує ряд понять, близьких до понять домінування і територіальності, які слід відрізнити від решти.

Лідерство. Лідер (ватажок) – як правило, головна в ієрархії даної групи тварина. Функції ватажка вельми різноманітні. Він стежить за порядком у групі, направляє її рух при переміщеннях, виступає ініціатором конфліктів із сусідніми групами або, навпаки, сприяє їх гасінню. Ватажок користується і певними привілеями при годуванні, виборі місця відпочинку тощо. Одне з найголовніших завдань ватажка – охорона території, що займає група, від посягань чужаків. Існування ватажків, підпорядкування і слідкування за ними решти членів групи – це важливі пристосування, що дозволяють збільшити виживання всієї групи. Лідерство часто визначається більшою мірою досвідом, ніж фізичними здібностями. У стадах багатьох приматів значну роль у регулюванні переміщень групи виконують самки.

Індивідуальна ділянка. Індивідуальна ділянка (один притулок або головний притулок плюс укриття на території). Запекло захищається тваринами від усякого вторгнення, у тому числі і від вторгнення самця, якщо спаровування вже відбулося. Більшість гризунів протягом усього життя займають відносно невеликі індивідуальні ділянки. Іноді вони абсолютно не охороняються, а їх власники не мають ніякого переважного доступу до ресурсів.

Індивідуальна дистанція. Індивідуальна дистанція – відстань, на яку особини підпускають одна одну або особин іншого виду. Вона часто залежить від ступеня особистого знайомства двох особин або настрою. Так, наприклад, вона менша між самцем та самкою і більша між одностатевими особинами. Під час вирощування цуценят деякі собаки не підпускають свого господаря, проявляючи агресивність.

Дистанція втечі. Кожна тварина перш за все є боягузом, вона тікає від будь-якого сильного супротивника, коли той наближається до пев-

ної межі. Дистанція втечі, як назвав її професор Хедігер, який проводив дослідження в цій галузі, – межа, котра знаходиться на тій відстані, на якій тварина починає боятися свого супротивника. Дистанція втечі – це мінімальна відстань, на яку тварина підпускає свого біологічного ворога, при цьому не тікаючи.

З такою ж закономірністю і передумовою тварина тікає при порушенні межі дистанції втечі і починає боротьбу, якщо ворог підійшов дуже близько. Природно таке подолання критичної дистанції відбувається, згідно з теорією Хедігера, тільки в трьох випадках: якщо ворог несподівано з'явився, якщо тварина перебуває в закритому провулку і не може втекти або при захисті дитинчат. Ця критична реакція є найшвидшою формою бойової поведінки і вона мотивується великим страхом. Тобто інакше це можна назвати спробою втекти вперед або напасти без жодного сумніву.

6.2. ЛАБІЛЬНІСТЬ ІЄРАРХІЧНОЇ СТРУКТУРИ У СПІВТОВАРИСТВАХ

Спостереження за співтовариствами тварин різних видів показали, що внутрішньовидова ієрархія, структура і механізми його підтримки, а також можливі відхилення залежать від низки чинників.

Конкретна ситуація у співтоваристві майже завжди лабільна і також може виходити за рамки простих ієрархічних відносин. Етологи виділяють деякі правила, що існують у групах тварин. Одне з таких правил – «право володіння». Так, наприклад, якщо низькорангова особина шимпанзе здобуває рідкісні ласощі, всі інші оточують її, випрошуючи свою частку. Високорангові тварини при цьому не користуються ніякими перевагами.

Пластичність поведінки тварин у співтоваристві зумовлена їх багатим індивідуальним і соціальним досвідом. Створюється враження, що класична лінійна ієрархія є лише якоюсь природженою «матрицею», характерною для багатьох суспільних тварин. Протягом життя на неї накладається придбане уміння оцінювати і використовувати соціальні зв'язки.

■ Це положення було підтверджене експериментально (Anderson, Mason). Були сформовані дві групи макак-резусів: одна складалася з мавп, вирощених в ізоляції, зі «штучними» матерями (як у відомих дослідках Harlow et al., 1963), а члени іншої росли зі своїми матерями й однолітками. В обох групах експериментатори штучно створювали конкуренцію за пляшку з водою. Виявилось, що у тварин, вирощених в ізоляції, встановлюється стабільний по-

рядок доступу до пляшки, що нагадує «порядок клювання» у курей. В той же час у тварин з нормальним досвідом соціальних контактів була винайдена достатньо висока лабільність соціальної поведінки. Вони були, наприклад, здатні об'єднуватися в коаліції, могли шукати захисту в домінанта у спровокованій ними ж бійці і тим самим відвернути його від пляшки і т. п. Подібні закономірності знайдені і у безхребетних, наприклад у дослідках В. Харьківа на мурашках (Резнікова).

Форма суспільної організації може варіювати у даного виду залежно від місцепроживання і щільності популяції. Існує низка чітких прикладів зміни структури співтовариства залежно від кількості осіб у популяції. Часто перенаселення веде до появи у співтоваристві більш вираженої ієрархії. В експериментах, проведених на таких різних тваринах як риба-місяць і миші, було знайдено, що в умовах високої густини самці утворюють типову ієрархію, але коли дозволяє простір і існують укриття, вони переходять до територіальності.

Залежність форми організації співтовариств, зокрема розміру груп, від екологічних умов краще всього досліджена у ссавців. Проте назвати всі чинники, що впливають на величину групи і характер внутрішньогрупових взаємостосунків, дуже нелегко. На перший план виступають два чинники: розподіл харчових ресурсів і тиск з боку хижаків.

Якщо ресурсів живлення багато, то це сприяє утворенню великих груп (травоїдні). Навпаки, види, що перебувають на вершині харчового ланцюга (такі як вовк або великі кішки), не можуть існувати при високій щільності.

Що стосується другого чинника – загрози з боку хижаків, то очевидно, що великим групам справлятися з цією загрозою легше.

Один із проявів пластичності структури співтовариств тварин – її зміни залежно від ступеня урбанізації середовища. Наприклад, дія антропогенних чинників може істотно впливати на харчові ресурси і наявність місць для гніздування птахів, а також змінювати відносини у співтоваристві.

6.3. ПЕРЕВАГИ ЖИТТЯ У ГРУПІ

Роботи Д. Еллі та його школа відіграли важливу роль, показавши, яким чином угруповання мають переваги перед відокремленим існуванням. Іноді сприятливий вплив цілком визначається фізичними розмірами групи. Наприклад, культури дрозофіли погано розвиваються, якщо у них дуже багато яєць, що пов'язано з браком корму. Але мале число яєць так само не вигідне, оскільки невелика кількість личинок не

спроможна добре розпушити середовище, щоб зробити його придатним для їжі. Самкам вигідно відкладати яйця поряд із чужими, оскільки потомство при цьому одержує перевагу.

В об'єднанні у групи птахів і риб певну роль виконують фізичні чинники. Наприклад, в імператорських пінгвінів утворення співтовариств необхідне для збереження тепла при інкубації яєць і розвитку потомства.

Найочевидніша перевага утворення групи полягає у захисті від хижаків. Зазначимо, що птахи у зграї помітно рідше поглядають вверх і злітають швидше при крику тривоги, який видають сторожові, ніж одиночні особини. Як відомо, навіть півсекунди зволікання при стрімкому кидку хижака можуть означати загибель. Крім того, хижаки рідко нападають на окремих особин у щільній зграї; їх найпоширеніша стратегія – це накинутися на групу і викликати її розсіювання, коли окремі особини будуть доступніші. Годування зграями полегшує птахам пошук їжі, тому що група сильніша, ніж окрема особина.

Ще одним чинником, який поліпшує існування у групі, є стимуляція синхронізації розмноження. Наприклад, велике число морських птахів гніздиться у щільних колоніях, хоча в межах колонії окремі особини люто захищають свою територію. Г. Дарлінг зазначив, що у таких колоніях птахи одержують зорові і слухові подразники від демонстрацій, які постійно відбуваються на початку сезону розмноження. Під впливом такої стимуляції швидшають і синхронізуються цикли розмноження птахів у межах колонії. Г. Дарлінг припускає, що ця взаємодія сприятлива, оскільки вона дозволяє скоротити до мінімуму тривалість періоду розмноження, коли птахи такі уразливі.

Протилежні погляди на дану проблему має В. Уїнн-Едвардс. Він вважає, що в еволюції суспільного життя тварин часто особина жертвує власними інтересами для благополуччя групи в цілому. Тільки у такий спосіб тварини можуть існувати в межах ресурсів із зовнішнього середовища. Таким чином, В. Уїнн-Едвардс був першим, хто привернув увагу до взаємовідношення між поведінкою і структурою популяції тварин, хоча ідеї його і піддавалися критиці. Цінність ідей ученого в тому, що він підкреслив: адаптація полягає не тільки у суспільності тварин, а і в певній структурі їх співтовариств.

Розподіл праці в соціальних угрупованнях тварин. Ускладнення схеми ієрархічної будови співтовариства пов'язане і з «розподілом ролей» (або «розподілом праці») тварин у групі. Воно описане у хижих риб (тунця, макрелі), а також у деяких видів ссавців, таких як бобрі, леви, вовки, гієни, гієнові собаки, шакали тощо. Цей феномен є виконанням членами групи різних, але чітко визначених за функціями дій,

наприклад при полюванні або охороні території. Можливість виконання різних ролей у співтоваристві визначається у кожної особини складним поєднанням видових, спадкових коефіцієнтів фіксованих дій і поведінки, заснованої на індивідуальному і соціальному досвіді. На «результуючому» впливі досвіду і природжених задатків і заснована роль кожного індивідуума у співтоваристві.

В цілому, «розподіл праці» у співтовариствах тварин, поза сумнівом, робить їх соціальні відносини складнішими і багатоманітними. У різних ситуаціях на перший план можуть виходити особини, здібніші до того або іншого виду діяльності. Такі відносини називають «рольовою ієрархією».

■ Наприклад, розподіл праці існує у співтоваристві бобрів. Група тварин, що мешкає в хатці, виділяє «чергових», які по черзі стежать за дитинчатами. Вони постійно виконують роль «рятувальників», оскільки дитинчата ще не дуже добре плавають і, покидаючи притулок, можуть не знайти входу в нього, задихнутися у воді або загинути на березі. Бобрі, що працюють зовні хатки, також виконують різні функції, такі як постачання їжі, охорона або будівництво.

Існують дані, що у деяких видів «розподіл праці» включає маніпуляції одних особин поведінкою інших. Найбільш відомі, хоча і не повністю переконливі, знамениті експерименти К. Моуера: у камеру поміщали декілька шурів, які могли натискати на важіль для отримання їжі, проте годівниця стояла на віддалі від нього. Виявилось, що в такій ситуації на важіль натискали лише небагато особин, забезпечуючи їжею всіх інших. Залишається неясним, чому «працювала» тільки частина тварин, а решта вели «паразитичний» спосіб життя.

■ Інший, переконливіший, приклад «розподілу праці» й «експлуатації» в групі молодих шимпанзе описав Ю. Лінден. Він провів свої спостереження на озерному острові у Псковській області, де молоді тварини влітку вели вільний спосіб життя. На першому етапі експерименту шимпанзе могли одержати приманку з ящика, що відкривається, тільки внаслідок успішних дій партнера. Коли вони засвоїли цей навик, стосунки між ними почали змінюватися. Достатньо збалансовані на початку експерименту, вони швидко переходили у фазу «безсоромної експлуатації», коли велику частину заробленої приманки одержували не «працівники», а «спостерігачі». Колишня картина відносин відновлювалася лише після енергійних зіткнень. Поза сумнівом, такий «розподіл праці», особливо шляхом маніпуляцій поведінкою партнерів, вимагає відомого соціального досвіду і гнучкості поведінки. Схожі стосунки склалися і в групі молодих ворон (на початку експерименту їм було 2 місяці), які навчалася натискати на важіль для отримання корму одночасно. І в цьому випадку частка їждобувних реакцій у різних особин із самого початку була різною, і ця відмінність збільшувалася в процесі експерименту. Врешті-решт близь-

ко 80 % усіх реакцій здійснював один із птахів, одержуючи при цьому лише 38 % зароблених ним порцій корму. Решта птахів одержували в середньому по 20 % усіх підкріплень, навіть якщо здійснювали не більше 2 % натиснень на важіль. Істотно відзначити, що взаємодії між птахами були майже позбавлені ознак агресивності, в усякому разі, ворона, що натискала на важіль, не намагалася відігнати інших членів групи від «заробленого» нею корму. Можливо, це відбувалося тому, що найактивнішими «здобувачами» були «низькорангові» особини (Зоріна).

Таким чином, у даній ситуації представники різних груп хребетних поводяться досить схоже. Вивчення співтовариств тварин дає багато прикладів украй важливої ролі співпраці для успішної діяльності і виживання групи. Найяскравіші з них – це спільне полювання у багатьох хижаків, спільне складне будівництво і вирощування потомства (у термітів, ос, бджіл, мурашок).

6.4. ПРИКЛАДИ ОРГАНІЗОВАНИХ СПІВТОВАРИСТВ

Суспільні комахи

Відразу зазначимо, що для розвитку суспільних відносин істотно важлива достатня тривалість життя, завдяки чому можливий контакт між молодими і старими особинами. Скупчення тарганів або щипавок включають особин різних поколінь. Тривалість життя таргана складає більше року, три чверті часу якого припадає на період розвитку. Протягом усього цього часу таргани живуть разом у випадкових скупченнях. У деяких тарганів інкубація яєць відбувається у тілі самки, і після народження дитинчата протягом декількох годин залишаються у контакті з нею. Такий контакт необхідний для виживання молоді, оскільки знижує небезпеку канібалізму, а поверхня тіла матері є джерелом живильних речовин.

У термітів існує симбіоз з одноклітинними, що живуть у їхньому шлунку, це необхідно для перетравлення клітковини деревини. Ці організми можуть потрапити до молодих комах при поїданні свіжих екскрементів дорослих. Можливо, що цей істотний момент – взаємодії поколінь – був однією з основ еволюції складного суспільного життя термітів.

Унікальна особливість співтовариства комах полягає у тому, що хоча воно і містить тисячі особин, всі вони близько споріднені між собою і складають, за малим винятком, єдину сім'ю. Розмножується, зви-

чайно, тільки одна самка (матка або цариця), а всі члени співтовариства – її діти – залишаються стерильними. Живучи у спільно побудованому гнізді, вони допомагають матці породити значну кількість робочих особин, а іноді особин каст, що розмножуються (рис. 6.4.1).



а

б

Рис. 6.4.1. а – робочі бджоли,
б – бджоли годують майбутню матку

Особина, що належить до даної касты, виконує певну обмежену роль, що визначається способом вирощування. Найважливішим чинником у визначенні кастової приналежності є харчовий раціон. З обмеженого раціону розвиваються робочі бджоли. З личинок, які одержують якнайповніший раціон, розвиваються здатні до розмноження особини. Самці у бджіл (трутні) з'являються на світ у той же час, що і нові матки з незапліднених яєць.

У більшості суспільних комах, за винятком медоносною бджоли, у якої колонії діляться шляхом роїння, нові колонії засновуються однією з маток або однією парою термітів. Вони самі починають спорудження гнізда і вирощують перших робочих особин. Надалі останні беруть на себе роботу з розширення гнізда і постачання їжі, а матка з цієї міти звичайно залишається у гнізді і відкладає яйця. Молоді особини термітів, проходячи через ряд німфальних стадій, починають із самого початку виконувати роль робочих особин колонії. У перетинчастокрилих безпорадні личинки потребують захисту і перетворюються на робочі особини тільки після метаморфозу. У термітів і мурашок, на відміну від бджіл, є особлива каста – «солдатів», що мають збільшені щелепи або інше озброєння.

Період життя дорослої бджоли складає близько шести тижнів, і її діяльність певною мірою синхронізована з фізіологією. Перші три дні

вона проводить за чищенням чарунок, потім починає годувати личинок сумішшю пилку і меду, які вона бере у коморах-чарунках вулика. У цей період у неї розвиваються фарингеальні залози. Вони продукують так зване маточкове молочко, і з 6-го по 14-й день життя робоча бджола годує цим молочком молодих личинок і личинок маток. Ті личинки, яким належить стати матками, розвиваються у крупніших осередках і одержують маточкове молочко весь час. З 10-го дня життя починають функціонувати залози черевця, що продукують віск, а фарингеальні залози у цей період починають редукуватися. Робоча бджола переходить до спорудження стільників. Починаючи з 18-денного віку вона іноді може вилетіти з вулика на короткий час. У цей момент вона охороняє вхід у вулик і обстежує бджіл, що прилітають. Починаючи з 21-го дня життя і далі робоча бджола буває у першу чергу фуражиром, приносячи нектар, пилку і воду. Ці ж функції вона виконує до кінця життя – протягом 2–3 тижнів. Ця звична послідовність у зв'язку з потребами колонії може видозмінюватися. Якщо у вулику стає багато недогодованих личинок, то у старій бджоли-фуражира можуть регенерувати фарингеальні залози, і вона знову починає годування. Якщо виявляється мало їжі, то молоді бджоли стають фуражирами завчасно. На стільниках відбуваються постійні контакти між бджолами та інтенсивний обмін їжею. Бджолина матка виділяє речовину, яка пригнічує розвиток яєчників у робочих бджіл, і перешкоджає тому, щоб вони вирощували нових маток. Вона завжди оточена робочими бджолами, які лижуть її тіло, а потім пропонують їжу іншим робочим бджолам. У разі загибелі матки вже за годину або дві поведінка деяких бджіл у зоні вирощування личинок різко змінюється. Вони починають спорудження «термінового» осередку для цариці, куди переносять одну з наймолодших личинок, якій у звичайних умовах призначалося стати робочою бджолою. Її годують маточковим молочком протягом усього личинкового періоду, і вона перетворюється на нову матку.

Зазначимо, що у суспільних комах існує прекрасна адаптивна здатність колонії, завдяки якій вони спроможні контролювати зовнішні умови. Вона заснована на відносно простому наборі реакцій, направлених на інші особини колонії і на саме кубло. Організація їх співтовариства дуже гнучка. Проте характер відповіді, на який здатна суспільна комаха, визначається природженими чинниками, властивими даному виду. Ця видова стійкість організації співтовариства дуже характерна для комах і ні у яких інших тварин не виражена так чітко (рис. 6.4.2).



Рис. 6.4.2. Приклад соціальних угруповань:
а – мурашник; б – тимчасове зібрання мурашок

Організація співтовариств у хребетних

Значна кількість хребетних живуть досить довго, і у них добре розвинена турбота про потомство. У той же час для них характерна велика різноманітність суспільного способу життя, причому, на відміну від суспільних комах, організація у них буває жорстко видоспецифічною. Часто організація співтовариства залежить від щільності популяції, вікової і статеві структури та ін.

Роль, яку відіграє особина у більшості співтовариств хребетних, залежить від її віку та статі і детермінована менш жорстко, ніж у суспільних комах. Територіальність у житті хребетних тварин має багато форм. Кожен самець захищає певну ділянку для забезпечення їжею себе, самки і потомства. Хоча власники територій живуть більшою мірою поодиночі, сусіди, що мешкають на прилеглих територіях, на ділі являють певну суспільну групу, якщо не співтовариство. Найбільш виражене подібне групування у чайок, крячків тощо. Загальною межею територіальності будь-якого типу є те, що власник перебуває у її межах і користується повним домінуванням.

Ієрархічна організація домінування пов'язана не з певною ділянкою, а з відносними рангами особин. Домінуючі тварини можуть пригноблювати підлеглих їм особин, наприклад конкурентів за їжу або статевого партнера.

Ієрархічні системи дуже поширені у хребетних, але вони мають свої особливості. У групах приматів нерідко буває, що для встановлення домінування над іншими тварини високого рангу кооперуються між собою. Це викликає складнощі у виявленні їх відносної ієрархії. Іноді, крім головної тварини, не вдається виявити ніякої ранговості. Це можна

спостерігати під час утримання самців мишей відносно великими групами. Той самець, який першим приходить у стан готовності до розмноження, захоплює всю територію, а решта стають підлеглими.

Таким чином, територіальність та ієрархія – це два способи організації співтовариства, що мають щось спільне, але іноді трапляються системи, які називають територіально-ієрархічними.

Просту суспільну структуру складають ті одиночні тварини, у яких особини обох статей живуть на окремих територіях і порушують межі тільки для розмноження. Наприклад, хом'яки володіють вираженою територіальністю; їхні самки дозволяють самцям наблизитися до них тільки протягом однієї або двох годин максимального еструсу (тічки).

Р. Лейхуазен описав цікаву варіацію в територіальній поведінці одиночних кішок. У домашньої кішки є чітко визначена територія з міченими сечею місцями. Проте право на територію не буває винятковим. Кішки, що живуть по сусідству, користуються спільними ділянками у різний час, уникаючи зустрічей між собою. Така поведінка порушується тільки у шлюбний період. У природних умовах територія кішки звичайно забезпечує її потребу в їжі.

У ссавців і птахів не всі особини мають однакові території. Домашні тварини володіють більшими «маєтками» або мають їх у кращих місцях. Так, наприклад, система токів у тетерука поділена на ділянки, що служать винятково для спаровування. Самці конкурують за переважне положення ближче до центру тока, і в цьому місці ділянки малі. Менш удачливі самці мають великі ділянки на периферії. Самок привертають демонстрації і висока активність самців на центральних ділянках, і саме ці самці мають найбільший успіх у парванні. Домінуючі самці утримують одні і ті ж ділянки із сезону в сезон, але згодом їх витісняють молодші птахи з периферії. Після спаровування тетерка покидає територію тока; вона будує гніздо і виводить пташенят самостійно. Зазначимо, що пташенята тетеруків активні і можуть, починаючи з моменту вилуплення, харчуватися самостійно, а самка їх захищає.

Леві живуть у сімейних групах, так званих прайдах. Прайд складається з одного-трьох самців, декількох статевозрілих самок і левенят обох статей. Самки займаються полюванням для прайду, доглядом за дитинчатами, а самці – охороною території. Бої за самок часто закінчуються смертю самця-захисника або претендента. Деякі прайди спеціалізуються на одному з видів здобичі (є леві, які полюють на слонів). Здобувати крупних тварин (буйволів і жирафів) левам допомагає колективний спосіб життя. Незважаючи на те, що дорослий самець є найсильнішою особиною у прайді, він не приймає ніяких рішень. Коли йти на полювання, на яку тварину нападати, на яку територію перейти

у пошуках здобичі – все це вирішують самки, але навіть вони не діють згуртовано. На полюванні, як правило, кожна левиця має свою мету; в кращому разі вони розбиваються на пари, які діють спільно. Все це дуже незвичайно для соціальних тварин і говорить про те, що прайд левів не є зграєю в нашому розумінні цього слова. Це швидше група сильних осіб, що зібралися разом з потреби, але ще так і не навчилися діяти як одна команда.

Не домовляючись, левиці розходяться і займають певні позиції. Є левиці-загоничі, вони підкрадаються до жертви на невелику відстань, після чого кидаються на неї, направляючи вибрану тварину на групу, що чекає у засідці. Самець допомагає завалити крупну здобич, якщо потрібна груба сила і вага.

Леві поїдають здобич у строго встановленому порядку: спочатку розпорюється черевна порожнина і з'їдаються серце, печінка і нирки, а потім м'ясо разом із шкурою. Домінуючий самець їсть першим, навіть якщо не брав участі в полюванні. Якщо дичини в цей час року багато і він не особливо голодний, то інші члени прайду теж можуть бути допущені до банкету. Інакше вони вимушені чекати, поки він не насититься, і лише тоді уривають свою частку. Левенята їдять останніми, якщо для них ще щось залишається, і нерідко домінуючий самець стежить, щоб вони одержали хоч які-небудь залишки.

Постарілих і хворих левів прайд довгий час захищає, так, наприклад, якщо лев не може полювати через вади, одержані на полюванні, то він допускається до трапези. Врешті-решт старі тварини кидають прайд (невідомо – добровільно чи примусово) і гинуть від зубів гієн або гієнових собак. Старі левиці довше залишаються зі своїми родичами, ніж леві.

У прайді рідко буває більше трьох дорослих самців, тому що, зростаючи, молоді леві починають оспорювати верховенство ватажка. Вигнані леві створюють свій власний прайд, або якийсь час ведуть холосте життя. Предки левів, як і вся решта кішок, були одинаками. Тому, незважаючи на те, що леві є соціальними тваринами, характер левових прайдів досить унікальний. Ієрархія усередині прайду слабо виражена або взагалі відсутня, що украй нетипово для зграйних тварин. Ця особливість виражається в постійних конфліктах усередині прайду і у тому, що, як правило, жоден із левів, навіть дорослий самець, не володіє незаперечним авторитетом. З цього також витікає, що в левових співтовариствах не буває ватажка.

Поза шлюбним сезоном страуси звичайно тримаються невеликими зграями або сім'ями. Сім'я складається з дорослого самця, чотирьох–п'яти самок і пташенят. Нерідко страуси пасуться разом із табунами

зебр і антилоп і разом з ними переселяються по африканських рівнинах. Завдяки своєму зросту і прекрасному зору страуси перші помічають небезпеку, що рятує зебр та антилоп.

Тільки у позагніздовий час страуси іноді збираються зграями до 20–30 птахів, а статевонезрілі птахи на півдні Африки – і до 50–100 особин. Самці страусів під час шлюбного сезону займають територію від 2 до 15 км², проганяючи конкурентів.

Коли настає час розмноження, самці страусів своєрідно токують, привертаючи самок. Самець опускається на коліна, ритмічно б'є крилами, закидає голову назад і третью потилицею об власну спину. Шия і ноги у самця в цей період мають яскраве забарвлення. Самці, що змагаються за самок, видають шипіння та інші звуки. Домінантний самець покриває всіх самок у гаремі, але пару утворює тільки з доміантною самкою і разом із нею висиджує пташенят. Майже вся турбота про потомство лежить на батькові. Він же вишкрібає в піску плоску ямку для гнізда, куди декілька самок відкладають яйця. Звичайно вони відкладають яйця, у прямому розумінні слова, під ніс самця, що сидить на гнізді, і він уже сам закочує яйце під себе.

Яйця вдень поперемінно насиджують самки, які мають захисне забарвлення, що зливається з ландшафтом, уночі – самець. Нерідко вдень яйця залишаються без нагляду і обігріваються промінням сонця.

Організація співтовариств у приматів

У даний час інтенсивно вивчається поведінка людиноподібних приматів як у природних, так і в лабораторних умовах. Оскільки ці мавпи перебувають у найближчій еволюційній спорідненості з людиною, вивчення їх надає унікальну можливість знайти відповіді на низку питань, важливих для нашого власного виду. Які поведінкові ознаки є спільними для всіх приматів? Дією яких чинників еволюції можна пояснити схожість і відмінності у поведінці існуючих видів приматів? Як впливають чинники довкілля, що діють у ранньому періоді індивідуального розвитку, на придбання нормальних соціальних і пізнавальних навиків? Якими способами комунікації користуються примати і якими видами інформації вони здатні обмінюватися?

Дослідження поведінки приматів у природних умовах показало, що загроза з боку хижаків і доступність їжі можуть викликати значні зміни в соціальній організації навіть серед близькоспоріднених видів. У одному з досліджень порівнювалася соціальна організація двох видів павіанів – анубісів і гамартром, що мешкають в Ефіопії, але у різних екологічних нішах. Взагалі анубісам їжа більш доступна, оскільки

вони живуть у лісах або поблизу них, і там є джерела води. Гамартром, навпаки, мешкають у посушливих областях, де здобути їжу важко. І на тих, і на інших полюють крупні котячі – леви і леопарди. При цьому анубіси живуть великими групами, що складаються з дитинчат і декількох дорослих самців і самок. У гамартром же основною одиницею співтовариства є гарем з одним дорослим самцем і декількома самками з дитинчатами.

Співтовариство гамартром унікально пристосоване до місцепроживання, де їжа здобувається силою і її вистачає тільки для виживання маленької групи. Один дорослий самець забезпечує і відтворення і захист, а відсутність інших самців зменшує сукупну потребу в їжі. На ніч декілька гаремів збираються разом і, щоб захистити себе, влаштовуються на нічліг під нечисленними в цій місцевості прямовисними скелями.

Механізм, що забезпечує цю соціальну структуру, частково детермінований генетично. Самець-гамартрома збирає самок і тримає їх при собі незалежно від того, перебувають вони в періоді тічки чи ні. Іншими словами, самців-гамартром самки привертають просто через їх статево приналежність. Самець-анубіс, навпаки, не налаштований тримати при собі самок, і вони привертають його увагу лише в період тічки.

Всі тварини повинні час від часу взаємодіяти між собою, принаймні у тій мірі, яка необхідна для спаровування і розмноження. Понад ці мінімальні контакти соціальні відносини тварин варіюють від переважно одиночного способу життя до повної залежності від групи. Формування співтовариств у тварин дає окремим особинам або групі в цілому певні адаптивні переваги, пов'язані з такими чинниками як спільний захист від хижаків, спільне добування їжі, збільшення здатності витримувати міжвидову конкуренцію, підвищення ефективності розмноження.

Павіани-бабуїни є типово суспільними тваринами, які ніколи не живуть поодиночі. У стаді в середньому близько 80 особин. У стосунках виражена ієрархія. У стаді домінують декілька дорослих самців, які тримаються разом і приходять один одному на виручку у разі небезпеки, окрім того випадку, коли хто-небудь з них поранений. В такому разі допомоги йому не буде. Склад групи ватажків досить стабільний протягом багатьох років.

Ватажки гострозора стежать за щонайменшою безпекою, охороняючи спокій стада: достатньо їм прийняти загрозову позу, як відступає навіть гепард.

Майже єдина загроза для войовничих бабуїнів – леви. В. Пісків, правда, вважає і гепардів, і леопардів небезпечними супротивниками бабуїнів, але і він визнає, що сила «колективу» виручає при зустрічі з

ними. У необхідних випадках, зокрема, в небезпечному поході, виставляються вартові на підвищенні. А якщо самому вартовому загрожує небезпека, він криком попереджає ватажка.

На думку біолога Холу, який цілий тиждень провів у стаді бабуїнів, у колонії існує цілих три види охорони: допоміжна, старшого за рангом і не диференційована (самки і молодняк). А як вони воюють! Вистроюються у справжній бойовий порядок і діють погоджено.

У міжстатевих стосунках у бабуїнів все зводиться до розподілу бабуїнок. Звідси і тисячолітні розбрати: від окремих кривавих колотнеч до світових м'ясорубок, яких усе мавп'яче плем'я зроду не бачило.

А вже якщо трапляється колотнеча у молодняку, то ватажок рознімає забіяк, нашльопавши кожного. Більш того, якщо бабуїни, які конфліктують між собою, прагнуть посваритися на очах у ватажка стада, то він, глянувши на суперечку, побурчить або зробить декілька жестів – і «тяжба» тут же припиняється.

Відомо, що улюблене заняття мавп – копошитися в шерсті у побратима. Бабуїни тут – не виняток, але часто центром тягіння при цьому є ватажки. Варто йому сісти відпочити, як декілька підлеглих тут же послужливо кидаються вишукувати паразитів на тілі вожака. Англійські дослідники Уошберн і Вор вважають, що в суспільстві бабуїнів водиться щось схоже на дружбу.

Ось що ще цікаво: у бабуїнів є особливі стосунки з антилопами. Коли ті проявляють тривогу, мавпи тут же сприймають це за серйозну небезпеку. І навпаки. Зате якщо на стадо антилоп нападає гепард, вони не тікають, а спостерігають, як бабуїни його проганяють.

Буває так, що стада об'єднуються на якийсь час, але ніколи не змішуються. При переходах існує суворо певний порядок: попереду – дорослі самці нижчого рангу і з ними декілька юних, за ними – самки з синами-підлітками, услід – самці вищого рангу, потім – самки з малими дитинчатами і «дівчатами»-тинейджерами, а замикають процесію представники тієї ж групи, що і простує в авангарді.

Горили – лісові жителі і суворі вегетаріанці. Вони віддають перевагу сирому лісу і не ховаються від небезпеки на деревах, як бабуїни, а, навпаки, якщо вони випадково у цей момент опинилися на дереві, то сходять вниз і рятуються втечею.

У групі налічується від 5 до 27 горил, в середньому 16. У її складі перш за все один або декілька самців віком 10 і більше років (з білою шерстю на спині), декілька дорослих самок і самців, що не досягли статевої зрілості, а також невизначена кількість дитинчат і молодняку. Трапляються і самці-відлюдники, що живуть іноді кілометрів за тридцять від найближчого стада. Але взагалі групи горил міцно спаяні; під

час їжі або пересування тварини не відходять одна від одної далі 60 м. У складі групи можливі зміни (наприклад, коли до неї примикають нові мавпи). Шаллер описує одну групу, в яку за 12 місяців включилося сім дорослих самців із посрібленими спинами. Отже, група не абсолютно замкнута. Зустрічі між групами горил завжди протікають мирно; суворо визначеної, закріпленої за групою території у них немає. Шаллер спостерігав навіть злиття груп, що може тривати декілька місяців. Справжніх бійок він жодного разу не бачив, далі погрози справа не заходила. Такі ж мирні стосунки панують усередині групи. Тут, мабуть, не існує суперництва через самок; їжі достатньо, через неї не буває конфліктів.

Навіть у покірливих горил існує розподіл на ватажків і підлеглих; проте закони ієрархії тут зовсім не драконові. Все зводиться до того, що деякі самці володіють правом старшинства і привілейованим становищем.

За ієрархією після самців із посивілими спинами слідує дорослі самці з чорними спинами, які, як і самки, стоять дещо вище молодих тварин. Один з убілених сивиною самців – ватажок. Його приклад наслідують усі. Якщо він споруджує на кущі або на землі кубло з гілок, решта негайно беруться за справу; він вирушає у похід – всі йдуть за ним.

У стосунках між самцями й самками немає нічого схожого на вільності бабуїнів і шимпанзе, у яких секс займає майже найважливіше місце у житті: ця сфера життя навіть важко піддається спостереженню. Між матір'ю і дитинчам, звичайно, існує тісний зв'язок. Дитинча перші три місяці свого життя проводить у неї на руках.

Соціальне об'єднання, спілкування з членами своєї групи виконують в житті приматів виняткову роль. Потреба у соціальному спілкуванні у ряді випадків може бути вищою, ніж потреба у їжі. Мавпи, що утримуються в ізоляції, зазнають сильного стресу та часто гинуть, хоча їм забезпечується належний догляд, необхідне харчування і просторе житло.

6.5. ВЗАЄМОДІЯ МІЖ ОСОБИНАМИ У СПІВТОВАРИСТВІ

Комунікація у тваринному світі

Навіть швидке знайомство зі способом життя різноманітних представників тваринного світу – будь то комахи, риби, птахи або ссавці, переконує нас у тому, що популяція є не випадковим скупченням осо-

бин, а впорядкованою певним чином організованою системою. Що ж лежить в основі цієї організації, як підтримується порядок? Виявляється – це результат зіткнення інтересів окремих тварин, кожна з яких визначає своє місце й положення в загальній системі, орієнтуючись на своїх побратимів. Для цього тварини повинні мати здатність повідомляти собі подібним про свої потреби й про можливості їх досягнення. Отже, у кожного виду повинні існувати певні способи передачі інформації (рис. 6.5.1). Це різні способи сигналізації, які за аналогією з нашими власними можуть бути приблизно названі «мовою». Але, на відміну від людської мови, комунікація у тварин здійснюється шляхом подачі певних знаків різними способами (звук, жест, поза, поведінка і т. д.), тобто шляхом сигналізації.



Рис. 6.5.1. Бойовий клич вовків

У міру того як наші знання про системи сигналізації у тваринному світі стають усе повнішими, ми знову й знову переконаємося, що аналогія тут чисто зовнішня, що в основі обміну інформацією у тварин лежать зовсім інші принципи, ніж ті, на яких засноване спілкування між людьми. Розглянемо спочатку хоча б чисто зовнішні розходження. Якщо залишити осторонь писемність, то основним інструментом взаємозв'язку в людини виявляється мова, тобто спілкування звукове. Деяку роль грають також міміка й жестикуляція. У тваринному світі звукове спілкування досить поширене, хоча існує й величезна кількість «мовчазних» видів, у житті яких звуки практично не мають ніякого значення. «Мова» тварин у цілому – це мова не тільки звуків, а й специфічних заходів, рухів та яскравих барвистих форм.

У дослідженнях соціобіологічної школи давно показана *необхідність* появи спеціалізованих знакових систем, обмін якими визначає «ціну» й «вартість» конкурентних зусиль особини у взаємодіях певного типу.

Тим самим стійкий і спрямований обмін сигналами між особинами в популяції в кожному класі взаємодій дозволяє :

а) у кожній окремій взаємодії виділити найбільш й найменш успішних особин;

б) провести диференціацію поведінкових ролей між першими і другими таким чином, щоб забезпечити максимум стійкості відтворення видоспецифічної соціальної організації на даній території в умовах постійних змін середовища.

У числі цих взаємодій можуть бути охорона території, пошук партнера, залицання до партнера при утворенні пари, попередження про небезпеку й ін. Очевидно, той же самий комунікативний механізм дозволяє не тільки встановити якусь оптимальну диференціацію ролей індивідів за успішністю у взаємодії певного класу, а й гнучко модифікувати її у відповідь на зміну екологічного й соціального середовища на території угруповання. Тим самим досягається максимальна стійкість відтворення соціальної організації виду на даній ділянці простору.

Процес комунікації практично у всіх хребетних має «автоматичний» («інстинктивний») характер у тому розумінні, що при реагуванні на сигнал тварина не «вносить виправлення» відповідно до обставин, у яких сприймається даний сигнал і реалізується специфічна реакція на нього. «Виправлення не вноситься» навіть у критичних випадках, коли особині загрожує повний провал, і навіть якщо індивідуальний досвід тварини досить багатий і наявна здатність до розумової діяльності. Більш успішне функціонування (або, навпаки, «збій») відповідного «автоматичного механізму» відмічається тоді, коли мова йде про неможливість коректування (поліпшення) «автоматизмів» при здійсненні комунікації за рахунок особливого стану або особливих здатностей індивідів.

Головне протиріччя етологічних концепцій комунікації полягає в тому, що деякі етологи заперечують саму можливість існування знаків і знакових систем у соціальних взаємодіях. Вони вважають, що комунікативний сигнал, на відміну від знаків людської мови – просто стимул, у якого форма й функція зліті й такий інформативний сигнал діє тільки у певній ситуації й лише поки впливає на партнера. Але він повністю втрачає ефективність за межами свого впливу на партнера, на противагу знакам людської мови. Сигнали комунікації також повинні бути подані точно і вчасно, а партнер і сама особина-осцилятор сигналів пови-

нні перебувати у відповідному мотиваційному стані. При такому механізмі дієвості сигналів практично виключаються інформаційний обмін і свобода вибору дій на підставі сигнальної інформації, а сприйняття демонстрації як сигналу можливе тільки «тут і зараз», при певному ефективному сполученні специфічної зовнішньої стимуляції й специфічної мотивації особи.

У числі найважливіших «помилкок», що викликають «збої» процесу комунікації, за даними деяких критиків «класичної етології», є неминучість поширення «обману» при демонстрації спеціалізованих сигналів намірів і наступних дій тварини. Більшість же вважає, що в «автоматизмі» комунікації присутні «збої», які частіше виникають у молодих особин. Але у всіх випадках відсутність відповіді, неточна або неадекватна відповідь на сигнали партнера – це «помилка», наслідок «збою» у системі комунікації, а не навмисний «обман».

Отже, обмін інформацією у тварин базується на імовірнісних закономірностях. Тому нам часом і не вдається чітко розмежувати зовнішній прояв агресивності й сексуальності, попередження й тривоги, погрози й страху та навіть настільки різних станів, як страх і задоволення. Коротше кажучи, нам при всьому бажанні не вдається скласти словник мови, де кожному звуку або руху тіла відповідав би зовсім певний переклад на мову людську. Однак, зрозумівши, що у цій сфері ми маємо справу з імовірнісними закономірностями, ми можемо вивчити їх саме на цій основі із застосуванням статистичних методів.

■ Прикладом може служити праця Б. Хазлетта й В. Боссерта, які провели статистичний аналіз деяких форм сигнальної поведінки дев'яти видів крабів. Автори дійшли висновку, що більшість форм агресивної поведінки в цьому випадку мають деяку комунікаційну цінність. Хоча відповідні реакції краба на сигнали, що надходять від іншої особи, значно варіюють, проте кожен сигнал статистично має тенденцію викликати або пригнічувати ту або іншу поведінку у тварини-реципієнта. Вдалося навіть обчислити середню кількість інформації, переданої крабом за одну демонстрацію. Вона виявилася неоднаковою у різних видів і становила в середньому у всіх вивчених видів 0,41 біта. Швидкість передачі інформації становила в середньому від 0,4 до 4,4 біта за секунду.

Мічення території

У поодиноких видів ссавців дуже поширене мічення меж території, як правило, усілякими пахучими мітками, що є сигналами для інших тварин. Наприклад, у американських сірих білок і самці й самки протягом цілого року живуть поодинокі на індивідуальних ділянках і зустрічаються лише на короткий час у період розмноження. Особи

обох статей мітять межі своїх територій, зіскрібаючи зубами шматочки кори дерев і змочуючи ці «плішини» власною сечею. Подібного роду мічення території ми зустрічаємо і в інших видів ссавців, яких, суворо говорячи, не можна назвати поодинокими. Лише деякі самці у період розмноження охороняють територію й тим самим одержують явні переваги над іншими, не територіальними самцями. Такі, зокрема, два види африканських антилоп – газель Томпсона й газель Гранта. Цікаво, що у цих досить близькоспоріднених видів способи мічення території зовсім різні. Територіальні самці першого виду залишають на гілочках кущів і на високих травинках пахучі виділення особливих передочних залоз (приблизно одну мітку на кожні 4 м). Самці другого виду мітять територію сечею й калом.

У колонії австралійських летючих лисиць більшість самців мають власні охоронювані ділянки. Це шматок товстої гілки (близько метра уздовж й до двох метрів навколо), на якій висять самець й одна або декілька його самок. Обравши собі подібну «ділянку», самець мітить уподобану гілку виділеннями спеціальних лопаткових залоз.

Особливо багато міток наноситься на гілку в тих місцях, де звичайно висить сам самець і де висять самки його «гарему».

Свідомий обмін інформацією

Гарним та найбільш поширеним прикладом спілкування між особинами одного виду є танець медоносної бджоли, у багатьох відношеннях символічний. Швидкість вихлястого танцю указує на відстань джерела їжі від вулика, при цьому точне співвідношення між швидкістю виконання танцю і відстанню визначається місцевими «домовленостями». Мабуть, різні географічні раси бджіл використовують різні «діалекти». Так, один і той же елемент вихлястого танцю позначає приблизно 75 м у німецької медоносної бджоли, близько 25 м у італійської бджоли і всього лише 5 м у бджоли з Єгипту. Якщо всі бджоли у колонії дотримуються даної домовленості, то не має ніякого значення, якій саме відстані відповідає елемент їх танцю. Деякі дослідники вважають, що, оскільки використовувані бджолами символи (напрямі і швидкість танцю) фізично пов'язані з напрямом на джерело їжі, вони не можуть вважатися довільними. Проте у будь-якій системі символів, яка представляє якийсь діапазон величин, відповідність між областю символів і областю відповідної реальності обмежена.

Інші етологи розглядають танець медоносної бджоли як приклад довільної «угоди», доводячи, зокрема, що замість сонця як точку відліку бджоли можуть використовувати напрям на північ. Танець медо-

носної бджоли несе інформацію про події, що відбуваються на відстані. Він повідомляє не тільки про джерела їжі, віддалені у просторі (іноді до 10 км), а і про ті, які бджоли відвідали кілька годин тому. Протягом усього цього часу бджола-складальник зберігає психічний образ траєкторії руху сонця і відповідно до цього коректує свій танець. Особливістю мови людини є те, що вона є відкритою системою, в яку можуть включатися нові повідомлення. Бджолиний танець може повідомити про нові джерела їжі, але, мабуть, це приклад досить обмеженої «відвертості». Проте бджоли використовують танець також і для того, щоб направити одноплемінника до води, прополісу (особливе виділення з дерев, що використовуються бджолами для замазування отворів у вулику) і до нових місць, де можна буде обладнати житло.

Якщо навіть узяти такі види, у житті яких одне з найважливіших місць посідає звукова сигналізація, то й тут чисто зовнішні розходження з людською мовою разючі. Словник будь-якої сучасної європейської мови включає не менше 100 000 слів. Звичайно, у нашому постійному побуті використовується набагато менша кількість слів, але і вона дуже велика. Для порівняння можна сказати, що звуковий лексикон американського жовтобрюхого бабака включає всього лише вісім різних сигналів (табл. 6.5.1). У той час, як вокальна сигналізація цього виду посідає чільне місце в загальній системі обміну інформацією.

Таблиця 6.5.1

Назва сигналу	Характеристика сигналу	Значення сигналу
Основний свистовий сигнал (ОСС)	Частотна характеристика близько 4 кГц	Складова частина наступних шести сигналів
1. Серія свистів із довгими інтервалами	Серія ОСС з інтервалами у 3 с і більше	Увага!
2. Серія свистів з короткими інтервалами	Серія ОСС з інтервалами менше 3 с	Тривога!
3. Тихі свисти	Серія ОСС (тривалість інтервалів може бути різною)	Увага! Тривога!
4. Прискорювані свисти	Серія ОСС із поступово зменшуваними інтервалами	Увага! Погроза
5. «Літаючі» свисти	Серія ОСС із мінливими інтервалами. Звуки видаються на березі	Увага! Погроза
6. Одиночний свист	Однократний голосний ОСС при втечі у нору	Небезпека!
7. Вереск	Високий деренчливий звук	Страх або задоволення
8. Скреготіння	Звук, що видається при терті передніх зубів один об інший	Погроза

Однак треба звернути увагу на те, що у колонії бабаків, які становлять організоване співтовариство, існує певна ієрархія. Показником соціального рангу кожної тварини служать особливості її поведінки, які демонструються під час зустрічі з іншою особиною. Якщо один із двох бабаків колонії, що зустрілися на роздоріжжі, займає нижчий ранг, то він попросту намагається уникнути зіткнення віч-на-віч і ретирується. Якщо ж різниця в рангах не настільки велика, то тваринки зближаються й обнюхують одна одну. Більш «високопоставлений» бабак слідом за цим піднімає хвіст, а його менш «родовитий» суперник покійрно пригинається й тримає хвіст опущеним. Іншим проявом покійрності служить так званий грумінг – більш високорангова особина починає вилизувати шерсть менш високорангової. Якщо підлеглий не проявляє явних ознак покійрності, доміант може спробувати покрити його. Іншими словами, відбувається ритуальна імітація статевого акту. При цьому статеві приналежності тварин не має значення: самець може намагатися покрити іншого самця, високопоставлена самка – самця низького рангу.

Бійка між двома бабаками – явище вкрай рідке. Відповіддю на непокору звичайно служить погрозливий рух уперед, «скрегіт зубами» і короткочасна погоня, що супроводжується «гавкаючим» свистом.

От, по суті, і весь запас засобів, за допомогою яких бабаки можуть підтримувати спілкування. Як бачимо, арсенал досить бідний, і все ж він з успіхом координує дії окремих тварин і сприяє підтримці певного порядку в колонії.

Якщо уважно придивитися до даних у наведеній таблиці й до опису інших способів сигналізації в бабаків (за допомогою демонстративних поз), можна легко помітити, що бабакам і не так уже багато потрібно «сказати» одне одному. Кожна тварина повинна подбати про своє «самоствердження» у колонії, щоб зайняти в ній краще місце, наприклад, одну або кілька нір у самому центрі поселення, де умови життя й можливість успішного розмноження оптимальні. Навесні, у пору початку розмноження, кожна особина повинна знайти собі шлюбного партнера, сповістити про свою присутність і про готовність до парування, захистити себе від втручання інших тварин у ці інтимні сторони життя. Самки повинні виростити потомство, і, по можливості, уберегти своїх нащадків від численних ворогів – койотів і хижих птахів. Крім того, безпека колонії – справа всіх її членів.

Як соціальні тварини, бабаки змушені постійно вступати в контакт між собою. Якби зіткнення інтересів усіх мешканців колонії вели до постійних бійок, це неминуче мало б відбитися на стані здоров'я всіх її членів і співтовариству загрожувало б поступове вимирання. Тому від-

критому прояву агресивності протиставляються ритуалізовані форми погрози, що також слугують складовою частиною їх «мови».

Те, що було сказано відносно основних потреб, яким слугує система сигналізації у бабаків («самоствердження» й охорона якогось життєвого простору, досягнення максимального успіху в розмноженні й ін.), дійсне й для всіх інших видів тваринного світу, як територіальних, так і суспільних. Однак у тих та в інших ці потреби досягаються різними шляхами.

Подивимося, як вирішуються ці проблеми у видів, представники яких ведуть переважно одноосібний спосіб життя і вступають у тісні контакти з іншими особинами свого виду лише в пору розмноження. Тут значну роль відіграють усілякі механізми розосередження. Саме таке значення має, зокрема, спів птахів. Чарівні звуки, що видають наші кращі співаки – соловей, зорянка, славка-чорноголовка, іволга – є не що інше як сигнал, який адресується у першу чергу іншим самцям того ж виду. Голос співаючого самця сприймається рештою як свідчення того, що ця ділянка лісу вже зайнята й, отже, прибульцеві тут нема чого робити. Одночасно із цим пісня має й інший зміст – вона вказує самкам місце, де вони можуть знайти готового до спільного життя партнера, що утримує у своєму володінні підходяще місце для гнізда з багатою кормом ділянкою, на якій можна успішно виховати пташенят. У більшості співочих птахів тільки самці мають здатність співати, їм належить основна активна роль в охороні території. Але у деяких видів, наприклад, у піночки, зорянки й чорнобокої кам'янки, самки співають і захищають територію нарівні із самцями.

Звукова сигналізація, що сприяє розосередженню особин, не є винятковим привілеєм птахів. У техаського чагарникового коника описано п'ять різних звуків, з яких чотири видає самець й один – самка. Із цих чотирьох звуків самця два сприяють розосередженню самців, тобто мають те ж значення, що й пісня птахів. Два інші елементи дозволяють самцеві знайти самку й вступити з нею у контакт. Тихий, шелесткий звук, що видає самка, також сприяє її зустрічі із самцем. Останніми роками з'явилася безліч даних, які свідчать про те, що звукова сигналізація значно поширена в багатьох видів риб як невід'ємна частина їх територіальної поведінки.

«Мова» тварин уроджена. Вчитися її тварині не доводиться. Якщо курча вилупилося в ізоляції, то й воно володіє «словниковим запасом», який слід мати курці або півневі.

У спілкуванні тварин можна знайти низку особливостей, характерних для мовного спілкування людини. Наприклад, сигнали, що використовує людина при спілкуванні, вельми довільні, оскільки за своїми

фізичними особливостями вони не схожі на ті характеристики навколишнього світу, які вони позначають.

Звичайно, деякі особливості мови людини, наприклад її акустичні властивості, відсутні у мові бджоли. Але деякі з цих особливостей можна побачити у проявах комунікації в інших тварин, наприклад у пісні птахів. Поза сумнівом, мова людини складніша і витонченіша, ніж мова тварин. Але чи означає це, що між спілкуванням людей і спілкуванням тварин існує якісна різниця, або тут уся справа у ступені? На це запитання ще немає однозначної відповіді.

Тварини користуються «мовою», так би мовити, не навмисно. Сигнали виражають їх емоційний стан і не призначені для своїх співтоваришів. «Мова» у них – не знаряддя пізнання, а результат роботи органів чуттів. Гусак не повідомляє про небезпеку, а криком заражає зграю своїм переляком. Мислення тварин образне й не пов'язане з поняттями.

Комунікація тварин односпрямована. Діалоги можливі, але рідкісні. Зазвичай це два самостійні монологи, вимовлені одночасно. Між сигналами тварин немає чітких меж, їх значення залежить від ситуації, у якій вони відтворені. Тому важко підрахувати і зрозуміти кількість слів і їх значень. Вони не складають слова у фрази й речення. У середньому у тварин приблизно 60 сигналів.

У комунікації тварин неможлива інформація про себе. Вони не можуть розповісти про минуле або майбутнє. Це інформація оперативна й експресивна.

Однак тварини здатні засвоювати сигнали тварин інших видів («есперанто» ворон і сорок, яке розуміють усі мешканці лісу), тобто пасивно володіти їх мовою. До таких тварин належать мавпи, слони, ведмеді, собаки, коні, свині.

Але лише деякі розвинені тварини здатні активно опанувати чужу мову (відтворювати слова й іноді використовувати їх як сигнали). Це – папуги й птахи-пересмішники (шпаки, ворони, галки тощо). Багато папуг «знають» до 500 слів, але не розуміють їх значення. Інша справа з людьми. Збирач податків у Стокгольмі провокував собак, імітуючи 20 видів гавкоту.

Оскільки мовний апарат мавп погано пристосований до вимови звуків людської мови, подружжя Гарднерів навчили шимпанзе Уошо мови жестів (до 100–200 слів американської мови жестів для глухонімих) – амсленга (amslang), понад 300 комбінацій із декількох слів, причому Уошо навіть навчилася самостійно складати нескладні фрази типу «брудний Джек, дай пити» (образившись на служителя зоопарку), «водяний птах» (про качок). Інших мавп вдавалося навчити спілкуватися за допомогою набору повідомлень на клавіатурі комп'ютера.

Мова тіла – це основний канал інформації, з якого ми довідуємося, що у тварин «у голові» (рис. 6.5.2).

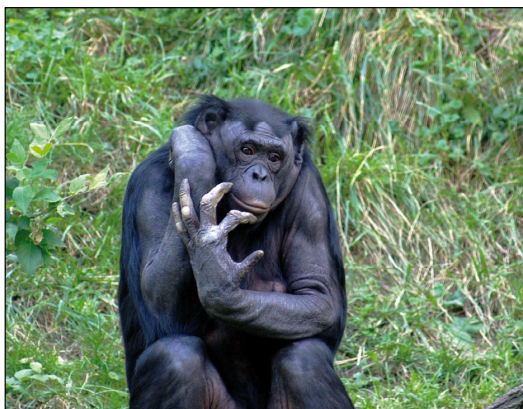


Рис. 6.5.2. Роздуми

Коли вони спілкуються між собою за допомогою звуків і запахів, які занадто тонкі для нас, щоб ми їх розрізняли, ми можемо зрозуміти їх наміри, спостерігаючи за їх рухами. Собаки й кішки прекрасно розуміють також нашу мову тіла, і вони майже завжди можуть прочитати наші справжні думки й почуття, як би ми не намагалися їх сховати.

У наших улюбленців часто є певні жести, які ми впізнаємо і які нам подобаються. Однак більшість жестів собак і кішок універсальні (рис. 6.5.3).



Рис. 6.5.3. Домашні улюбленці помирлися

Значна частина жестів у спілкуванні собак пов'язана зі становищем у неофіційній ієрархії. Це головне, про що розмовляють собаки. Фахівці з поведінки тварин поділяють жести собак на дві категорії: домінантні й покірні (рис. 6.5.4).

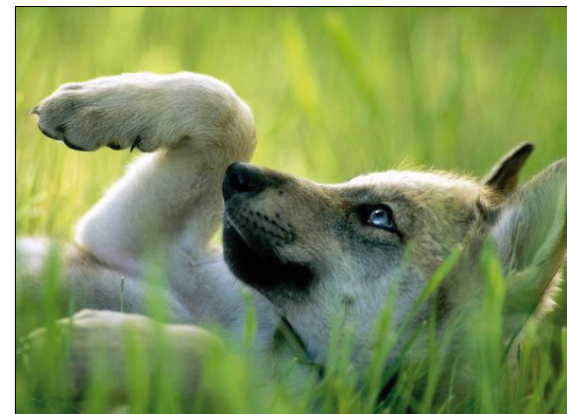


Рис. 6.5.4. Жест покори

Домінантний жест є проявом виклику або погрози. Так собака говорить про свої наміри лідерства. Класичним виразом домінантності є наморщена морда при закритому роті й трохи витягнутими губами. Якщо наміри собаки справді агресивні, він може притиснути вуха й показати зуби, піднявши верхню губу. При цьому він подається вперед, витягаючи вперед голову.

Недосвідчені власники можуть ненавмисно ставити собак у таке становище, коли тримають своїх вихованців у товаристві інших собак на дуже короткому повідку. Натягнутий поводок змушує собаку стати у зухвалу позу, яка може спровокувати напад іншої собаки. Поводок також обмежує виконання звичайних ритуалів вітання, які завжди встановлюють ієрархію без бійки.

Найкращий спосіб поведінки під час зустрічі двох собак – це дати їм можливість і місце для того, щоб покрутитися один навколо іншого й обнюхатися. При цьому треба уважно стежити за проявом ознак справжньої агресії, таких як гарчання або демонстрація іклів, а також за ознаками покори.

Пози покори, як правило, роблять собаку візуально меншою, ніж він є насправді. Собака часто демонструє уразливі частини тіла, такі, як живіт або шию, або починає інтенсивно виляти хвостом. Найчастіше

вляє хвостом той собака, який охочіше підкориться, ніж стане лідером. Також проявом покори є нерухомість собаки, коли його торкаються.

До грайливих рухів належать чудова, на весь рот, посмішка «я тебе люблю» і поза «у чому справа?», коли собака нагострює вуха й вигинає шию, щоб бачити або чути, що відбувається. Собаки тикаються носами, ніби кажучи: «Зверни на мене увагу». Існує також усім відомий уклін «давай пограємо», коли собака припадає на передні лапи, опускаючи голову до землі, при цьому залишаючи задню частину тіла у положенні стоячи. Якщо ви не вірите, що це універсальне запрошення до гри, спробуйте виконати цю позу самі, і ви побачите, що ваш собака зрозуміє, що ви маєте на увазі.

Подібно до собак, кішки теж тикаються носами, намагаючись привернути увагу. Вони також часто підходять віч-на-віч у вітання.

Якщо вітання є серйозною пропозицією дружби, то, швидше за все, за цим піде розворот, щоб дати товаришеві понюхати себе ззаду. Так кішки вітають собі подібних, і якщо вам пощастить бути достойними такої честі, то найдоречнішою відповіддю буде ввічливе погладжування.

На відміну від собак, кішки не настільки стурбовані питаннями ієрархії, але вони використовують мову тіла, щоб відрізнити друзів від ворогів. Крім того, вони користуються цією мовою для позначення власності практично на все, із чим вони стикаються (рис. 6.5.5): вони труться об ваші ноги або шафу, позначаючи їх своїм запахом.

У кішок хвіст є яскравим сигналом того, що в них «на думці». Перше, чого ми вчимо своїх дітей, це дати кішці спокій, коли вона посмикує хвостом. Якщо він вляє з боку в бік, це означає, що кішка чимось незадоволена, зазвичай іншим котом, якого вона бачить на ганку нашого будинку. Коли ж хвіст висить, як перевернутий знак питання, це означає: вона, швидше за все, просто перевіряє погоду.

Є один вираз, властивий усім кішкам, що часто дивує люблячих хазяїв і називається реакцією «флемона» (рис. 6.5.6). Люди дивуються, що означає несподіваний оскал, демонічно похмурий погляд їхньої завжди ласкавої кішечки.

Така гримаса є мимовільною реакцією на сильний запах, якщо кішка випадково лизне або доторкнеться носом до предмета з таким запахом. При цьому вона зморщує ніс і робить глибокий вдих. І нарешті, піднімає язик до піднебіння, щоб доторкнутися до органа Якобсона – органа чуттів. До певної міри кішка пробує на смак цей настирливий запах. Єдиним перекладом цієї гримаси може бути: «У вас цього багато, так?»

Деякі жести язика тіла є дуже поширеними й використовуються не тільки кішками й собаками, а й багатьма іншими ссавцями, включаючи



Рис. 6.5.5. Моя власність



Рис. 6.5.6. Реакція «флемона» у кішки

людей. Прямий погляд, наприклад, майже завжди означає виклик. Деякі люди вдаються до цього прийому як до надійного способу встановлення свого лідерства щодо собак.

Собаки й кішки однаково сприймають багато наших рухів. Наприклад, рука, що піднімається знизу, з рівня, який нижче рівня плеча тварини, розцінюється ними як менша загроза, ніж рука, що опускається зверху. Якщо ви не ворухите рукою, поки незнайомий собака або кішка обнюхує її, це дозволяє їй почуватися впевненіше.

Свійські тварини часто сприймають сигнали поганого настрою або засмучення, що йдуть від наших рухів, і знають, коли ми потребуємо їх співчуття іноді навіть швидше, ніж ми усвідомлюємо це самі.

■ Щодо собак і кішок дії й справді говорять більше, ніж слова.

Охайність кішок стала приказкою. Часте й ґрунтовне вилизування забезпечує майже досконалий догляд за тілом, але чи завжди кішка вилизує себе, щоб навести чистоту? Зовсім ні, іноді кішка «вмиває» морду, коли у цьому, здавалося б, немає необхідності.

Швидкий рух язика навколо носа й губ – явне свідчення того, що кішка чимось схвилювана, здивована або вражена. Цей короткий швидкий рух – те ж саме, що рух людини, яка чухає потилицю у хвилину подиву або досади.

Прояви такого типу називають реакцією на дискомфортний стан, кішка збентежена. Щось не подобається їй і одночасно викликає цікавість, хочеться піти, але допитливість бере гору. Уп'явшись на річ, що зацікавила, кішка не може вирішити, як їй вчинити, і тут рух язика – свідчення того, що вона вагається.

А ось ще один приклад: ви застали кішку в горщику з геранню, насварили її. І вона почала, не перестаючи, вилизувати себе, при цьому її вуха відведені назад, очі напівзакриті. Це – знову збентеження.

Коли у вас гарний настрій, кішка буде вилизувати вас з любов'ю. Ви відчуєте це, як дотик гарного друга. Кішка вилизує вас, шукає можливості збратися до вас на коліна. Коротко, уривчасто лиже, не зводячи з вас погляду – це пошук милості. Кішка вилизує себе глибокими, інтенсивними рухами. Якщо вона лиже себе явно довше ніж треба, приголубте її або пограйтеся з нею. Це – прояв нудьги. Якщо дві кішки збираються битися й раптом одна з них починає вилизуватися – це з її боку знак до примирення.

Якщо кішка третється головою об ваші руки або тіло, це – ознака любові. Кішка об вас третється. Кішка підходить до вас, вигинаючи спину, задерши хвіст (іноді він при цьому ворухиться) і ніби проводить по ногах, починаючи з мордочки, потім боком і нарешті повертається до вас задертим хвостом, обвиваючи ним ваші ноги, і так декілька разів. У такий спосіб вона з вами обмінюється запахами, що для неї рівнозначне обміну інформацією, кішка привітна, це як дружнє рукостискання й очікування печення у відповідь.

Цей рух засвоюється кішками ще з дитячого віку, коли мама-кішка приходить поспілкуватися до своїх малят у кубло. Вона ніжно муркоче й вилизує кожне кошеня, починаючи із лоба, потім спинку й закінчуючи під хвостом,

одночасно пестячи та миючи своїх малят, адже вони ще маленькі й самі не можуть навести чистоту. Можливо, після такого ритуалу вітання кішка відійде і візьметься вилизувати себе: вона злизує із себе ваш запах, ніби «пробує на смак».

Спілкування хвостом. Хвіст злітає вгору: кішка не перелякана, не зла, не голодна. Вона, можливо, схвилювана вашим приходом. Хвіст приспущений: тварина трохи налякана або, можливо, трохи невдоволена їжею, яку ви їй дали. Можливо, вона забруднила сумку, у якій її носять? Дайте кішці спокій. Кішка підбирає хвіст, поза напружена: вона дуже нещасна, можливо, вона налякана або змушена відступитися від чогось. Не чіпайте її. Хвіст активно посмикується або кішка махає ним уперед-назад: відступіть! Навіть не підходьте близько, кішка незадоволена і хоче побути на самоті. Якщо ви наполягатимете на спілкуванні, виникне або агресія з її боку, або вона спробує втекти. Посмикується тільки кінчик хвоста: крайня заклопотаність, начебто кішка чує, як ви брешете про неї, адже вона цього не терпить! Хвіст розпушений «трубою»: це злість, кішка готова до нападу! Кінчик хвоста б'є, як батіг – жест сильної погрози. Хвіст стукає по підлозі, тварина ним різко махає – негативне ставлення. Витягнутий назад, кінчик здригається – мисливський азарт. Відігнутий набік і піднятий – дружнє привітання хазяїна.

Спілкування за допомогою лап. Кішка ледь б'є лапкою або тягне за одяг: значить, вона щось просить (їжу, іграшку або печення тощо). «Місить» лапами, ледь випускаючи слину: дуже задоволена, зазвичай до того ж кішка ще й муркоче й навіть пускає слину. Ця цікава особливість поведінки формується ще в дитинстві – кошенята мнуть мамин живіт, коли смочуть молоко, тому коли кішка переживає найприємніші моменти у своєму житті, у неї включається дитячий рефлекс.

Якщо кішка, сидячи у вас на колінах, занадто захопилася й сильно почала випускати кігтиki – у жодному разі не лайте її й не скидайте на підлогу, ви дуже скривдите її, просто акуратно пересадіть з колін і не забудьте ласкаво поглядати! Те, що відбувається з дорослою кішкою, коли вона тупцює на колінах хазяїна, можна розцінити як прояв дитинства з її боку. Спокійна, розслаблена поза хазяїна ніби говорить кішці: «Я твоя мама, я чекаю й готова годувати тебе». Доросла кішка, улаштувавшись на ваших колінах, «дитиніє», голосно муркочучи й «місячи» лапами. З погляду кішки, це момент найвищої любові й печення, і поведінка хазяїна, який сердито проганяє її з колін, для неї незрозуміла. Жодна справжня мама не повелася б таким чином, але люди поводяться інакше. Для кішки хазяї, звичайно ж, – батьки, адже вони дають їй їжу й гладять, але як тільки їхнє «маля» починає «видавлювати молочко», вони несподівано женуть «дитину» геть. Ця ситуація – класичний приклад непорозуміння кішки й хазяїна. А уникнути її можна, твердо засвоївши той факт, що домашня кішка інфантильна й до хазяїв ставиться як до батьків.

Обійми лапками – навіювання своєї любові. Удари лапами – засіб захисту.

Спілкування вухами. Вушка на верхівці, спрямовані вперед: кішка в гарному настрої, готова до гри й до проявів любові. Вуха трохи розведені в

боки – подив і цікавість. Вуха опущені й притиснуті – оборонна поза. Вуха опущені й заведені назад – лють.

Спілкування очима. Очі широко розкриті й дивляться прямо на вас – кішка зосереджена, дуже зацікавлена. Очі напівзакриті – сонливість і обережність. Зіниці-щілинки – кішка насторожі й упевнена у собі. Зіниці круглі, «божевільний погляд» – кішка налякана, будьте обережні. Очі мерехтять, мигають – кішка виражає свою відданість. Погляд затуманений (третя повіка) – можливо, кішка хвора, розслаблена або ображається. Погляд пильний, упритул – виклик, тримайтесь дистанції.

Спілкування носом. Кішка третється носом об обличчя й губи – вираз любові.

Спілкування за допомогою вусів. Кішка третється вусами об руки або обличчя – велика любов. Ворушить вусами – принохується. Вуса опущені – кішка стурбована, хвора або апатична.

Різні пози. Кішка спокійно лежить, але одне з вух чутливо повертається, іноді трохи здригається кінчик хвоста – вона розслаблена, відпочиває, але щось привернуло її увагу, вирвавши із блаженної дрімоти, кішці лінь повернутися і як слід роздивитися причину, але природна цікавість не дає їй повністю ігнорувати цей зовнішній подразник, це може бути якийсь цікавий або неприємний звук. Кішка припала до землі, пригнула голову й відводить погляд – вираз покірності, можливо, зацькованості. Іноді кішки роблять це абсолютно без очевидної причини. Буває, кілька кішок живуть разом, і хазяїн нікого не забуває й не обділяє, але ось, наприклад, одна з кішок, гарна й пещена, щоразу ось так уся зіщулюється, коли простягають до неї руки, начебто її з дитинства шваброю по нирках били. Інтелігентна неуразлива тварина, жодного разу навіть голосу на неї не підвищили, найбільшим потрясінням у її житті було фотографування, і... проте.

Кішка стоїть боком, шерсть на спині сторчма, хвіст вигнутий гачком і шерсть на ньому теж стовбурчиться: вона ніби намагається «стати більшою», налякати потенційного супротивника, або принаймні нехай він задумається, перш ніж нападати на таку громадину. Дуже смішно виглядає, коли собака знайомиться з підрослими кошенятами: пес із ними дуже делікатний, але він величезний, і кошеня інстинктивно боїться, тому й намагається здаватися більшим.

Анфас. Злий, але дуже хоробрий кіт. Повернеться обличчям до ворога, вискалившись і вигнувши спину. Бережіться! Він може атакувати.

Кіт лягає перед вами й перевертається на спину. Це найвищий ступінь смиренності й довіри. Живіт у котів – найуразливіше місце, й тільки людям, яким вони повністю довіряють, можуть запропонувати почухати животик. Пішайтесь, вам дуже пощастило. Кіт весь підібрався, хвіст витягнутий у струнку, кінчик ледь здригається, морда витягнута вперед, вуха насторожені й пильний немиготливий погляд. Минає кілька секунд, і кіт починає ніби ледь соватися, розгойдуватися й раптом стрімко кидається вперед. Він полює, а здобич може бути різноманітною: і мишка, і муха, і капці.

Самка припала передніми лапами до землі, відставила зад і тупцює задніми лапами, а хвіст вигнула й відвела вбік, при цьому вона ще й видає характерні звуки, такі собі помуркування. У вашої красуні, безперечно, тичка.

Самець повертається задом до вертикальної поверхні, задержавши хвіст, і ледь ним ніби трясє: у такий спосіб він «мітить» (ви відразу відчуєте дуже неприємний запах), щоправда, зрідка такі речі виробляють також кішки.

Так роблять статевозрілі тварини, коли хочуть «позначити» предмети з незнайомим або неприємним запахом, адже чужі запахи можуть сигналізувати про небезпеку, тому будьте акуратні, коли вносите в будинок нові меблі, краще відразу запасіться балончиком із рідиною, що кішок відлякує. Потім, коли меблі постоять у квартирі й просочаться знайомими запахами, усе нормалізується.

Звукове спілкування. Муркотання – прихильність до вас. Шипіння – оборона, дотримуйтеся дистанції. Нявкання – спроба привернути до себе увагу. Деякі з кішок «доповідають», коли сходять у туалет, деякі вимагають їжу або воду, коли вона закінчується, та й просто привітно базікають іноді.

Абсолютно характерні крики видає кіт, що зачув тичну кішку, а вже тична кішка репетує так, що ні з чим не сплутаєш.

Якщо тварини здатні користуватися мовою, тоді можна чекати, що найближче до людей у цьому відношенні будуть вищі мавпи. У цих тварин голосові реакції і мімічні рухи відрізняються витонченістю і складністю. Тому можна припустити, що вони розмовляють між собою мовою, поки що нам незрозумілою. Були зроблені різні спроби встановити, чи здатні вищі мавпи користуватися мовою, якою користуємося ми. Перш за все спробували навчити шимпанзе копіювати людську мову. Орангутанг після декількох років навчання виявився здатним вимовляти тільки два слова: «тато» і «кап» (чашка). Витративши ще більше часу на тренування, шимпанзе Вікі впоралася зі словами «тато», «мама», «кап» і «ап» (вгору). В обох випадках мавпи вимовляли слова дуже нечітко, і стало очевидним, що у цих тварин просто немає голосового апарату, за допомогою якого можна було б відтворювати звуки людської мови. У шимпанзе і плоду людини гортань розташована у верхній частині голосового шляху, тоді як у дорослих людей – у нижній його частині. Таке розташування гортані і дає можливість людині змінювати за допомогою мови конфігурацію порожнини глотки і таким чином виробляти широкий спектр модульованих звуків. Шимпанзе й інші людиноподібні мавпи просто не здатні виробляти ці звуки.

І хоча ясно, що людиноподібні мавпи не можуть говорити, все одно відносно їх комунікації залишається багато нез'ясованих питань. Чи є у них для спілкування щось подібне до мови? Чи здатні вони розуміти звуки людської мови? Чи можна їх навчити користуватися мовою людини із застосуванням якихось інших засобів замість мови?

Звуковий репертуар шимпанзе налічує близько 13 звуків, але вони можуть видавати і звуки з якимись проміжними характеристиками. Мавпи використовують їх як для дистанційного спілкування, так і при

близькій взаємодії. Вони розрізняють голоси знайомих особин і постійно використовують звуки для підтримки контакту між собою, коли перебувають у густому підліску або за наявності якихось інших перешкод, що заважають бачити своїх одноплемінників. На основі рухів наміру, мімічних реакцій, запахів і звуків, які виробляє якесь мавпа, інші тваринні групи можуть її пізнати, визначити, де вона знаходиться, який її мотиваційний стан і, цілком вірогідно, чим вона займається. Проте тут немає ніяких ознак істинної мови, і тому нам потрібно пошукати дані про те, що тварини можуть за допомогою символів обмінюватися інформацією про зовнішній світ.

З'ясовано, що деякі види тварин подають сигнали тривоги, які розрізняються відповідно до виду небезпеки. Дорослі зелені мавпи (*Cercopithecus aethiops*) видають різні тривожні звуки, коли побачать пітона, леопарда або африканського войовничого орла. Інші мавпи, почувши ці звуки, діють відповідно характеру небезпеки. Якщо це змія, то вони починають дивитися вниз, а якщо орел, то, навпаки, – вгору. Якщо чують застережливий сигнал про близькість леопарда, вони рятуються втечею у гілках дерев. Ці спостереження свідчать, що мавпи здатні обмінюватися інформацією про зовнішні стимули, але ми не можемо бути упевнені у тому, що вони не повідомляють одне одного всього лише про різні емоційні стани, викликані цими стимулами.

■ М. Мензел провів із мавпами шимпанзе експерименти, в яких з'ясував, чи можуть ці тварини передавати одна одній інформацію про місцеположення їжі. На шести шимпанзе, що розмістилися на певній ділянці поля, він провів серію тестів. У супроводі однієї з піддослідних мавп він ховав їжу, а потім випускав усіх шістьох тварин, даючи їм можливість розшукати цю їжу. Як правило, вся група із захопленням прямувала бігом прямо до їжі і дуже швидко знаходила її. Проте мавпа, яка була свідком ховання їжі, зовсім не завжди очолювала цю групу. Коли М. Мензел замість їжі заховав змію, шимпанзе наближалися до неї дуже обережно, з явними ознаками страху. В одному з експериментів М. Мензел показував два різні тайники з їжею двом мавпам. Коли всіх мавп випускали, вони звичайно вибирали з цих двох тайників найпривабливіший. Перевага віддавалася або більшій кількості корму в цьому тайнику порівняно з іншим, або фруктам порівняно з менш улюбленими овочами. Мабуть, шимпанзе на основі поведінки своїх компаньйонів можуть робити висновки про особливості навколишнього світу. Мавпа, якій стало відомо, де захована їжа, своїми діями й емоціями показує іншим тваринам ступінь бажаності мети і напрям до неї. Прямих указівок про місцезнаходження продуктів немає, проте інші шимпанзе виявляються достатньо розсудливими, щоб зробити свій власний висновок. Деякі дані свідчать, що у лабораторних умовах ці мавпи можуть навчитися вказувати на певні об'єкти і використовувати вказівні жести експериментаторів як ключ для визначення місцезнаходження їжі. Проте при спілкуванні між собою вони, мабуть, не використовують вказівних жестів або яких-небудь інших знаків напрямку.

Мавпа на прізвисько Уошо освоїла до п'яти років три з половиною сотні жестів-слів. Більше того, вона сама почала утворювати нові поняття: катаючись на човні зі своїм «батьком» і побачивши лебедя, що пливе поруч, Уошо жестами показала «птаха» і «вода», як сказала б людина, «водоплавний птах».

Семирічна горила-самка Кoko вивчила 645 знаків, більше половини з яких використовувала настільки впевнено, що могла вказати, що й де в неї болить, висловити свої бажання, аж до сексуальних. Вона жестами запрошувала самця Майкла, показуючи йому: «Приходь, Майкле, швидше, Кoko добре в обіймах».

Дуже талановитою була шимпанзе Сара, яка швидко вивчила мову спеціально розроблених жестів-символів і цілком зрозуміло «розмовляла» цими жестами зі своїми вчителями, складаючи в потрібній послідовності складні фрази, навіть використовуючи звороти мови типу «якщо – то».

6.6. АГРЕСІЯ. ПРИРОДА АГРЕСІЇ

Хоча при описі і вимірюванні агресії виникає багато проблем, все ж таки агресивна поведінка тварин привертає увагу не тільки етологів, а і психологів та психіатрів. Це пов'язано з тим, що у сучасному суспільстві життєво важливу роль відіграють питання, пов'язані з природою агресивності у людини. Якою мірою агресивність людини має спадкову основу? Чи неминучий прояв агресивності, чи її можна ослабити або виключити при особливому вихованні?

Згідно з концепцією К. Лоренца, висловленою ним у книзі «Агресія», агресивність тварин і людини є випадковим спонтанним прагненням, причому властивості цього прагнення схожі з властивостями біологічних спонук голоду і спраги. Прихильники протилежної точки зору, Дж. Барнетт і Д. Скотт, стверджують, що, хоча в агресивності може бути визначена природжена основа, її прояв зовсім не обов'язковий; вона такою ж мірою залежить від досвіду і зовнішніх чинників, як і від внутрішнього стану тварини.

Що ж таке агресивність? У тварин звичайно спостерігаються стереотипні акти поведінки, пов'язані з нападом, причому вони використовуються за найрізноманітніших обставин (рис. 6.6.1). У ряді випадків, коли тварини борються за територію, захищають потомство або здобувають їжу, біологічна функція агресії ясна. У деяких видів, що живуть організованими співтовариствами, заснованими на стабільній ієрархії домінування, тварини за допомогою агресії повинні підтримувати свій статус у такій групі. Іноді агресію пояснити важче. Наприклад, вона може виникати у щурів при болі, стимуляції слабким електричним струмом або при непідкріпленні виробленого умовного рефлексу. В останньому випадку має місце явище фрустрації.

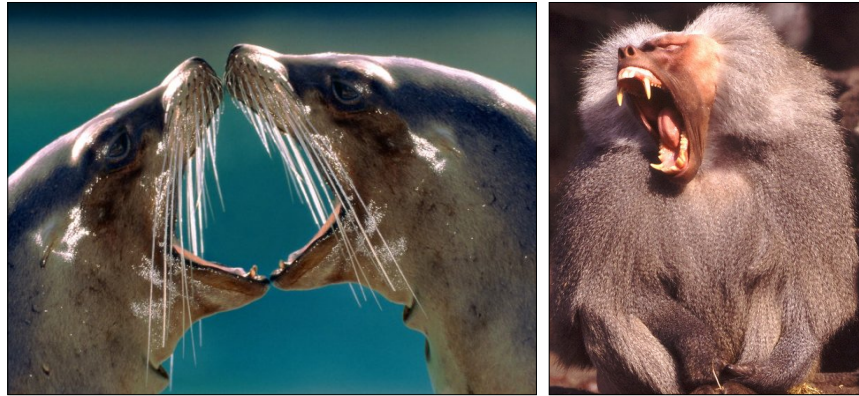


Рис. 6.6.1. Прояви агресії

У хижих тварин рухові акти при внутрішньовидових бійках нагадують поведінку при пійманні й убиванні здобичі. Але мисливську поведінку хижака не прийнято розглядати як агресивну, оскільки вона є частиною харчової поведінки. Мабуть, найбільш правильно розглядати агресивні комплекси дій так само, як це робиться відносно локомоторних актів, а саме як природні на рівні організації рухів для прояву активності більш ніж однієї мотиваційної системи. Якщо ми виключаємо з розгляду випадки поведінки хижаків, то загальним для всієї решти агресивних комплексів дій є, мабуть, їх функціональне призначення. Агресивна поведінка призначена для вигнання іншої особини шляхом завдання їй пошкодження або принаймні шляхом погрози завдати пошкодження. Ф. Хантінгфорд показав, що агресія колюшки відносно самця-суперника й агресія відносно хижака (оборонна поведінка) мають загальні причини і проявляються однаково.

Часто виявляється, що близькоспоріднені види явно розрізняються за рівнем агресивності, яка впливає на різні сторони їх поведінки. Очевидно, що у результаті природного відбору встановлюється такий рівень агресивності, який забезпечує якнайкращу адаптацію тварини, причому цей рівень є, ймовірно, компромісним щодо потреб різних систем поведінки.

Агресія тварин найчастіше пов'язана із здатністю виганяти інших особин. Значно важче знайти задовільне визначення агресії людини, оскільки її поведінка відрізняється крайньою різноманітністю.

У. Карті та В. Еблінгер припускають, що проявом агресії може служити цілий ряд дій людини – від кусання нігтів і словесних образ до самогубства і насильства. При виникненні агресії у людини спостеріга-

ється свого роду фізіологічна активація, схожа з тією, яку вдається виміряти у тварини. Не всяка поведінка, яку звичайно називають агресивною, має подібні властивості. У сучасній війні одне натиснення кнопки людиною може призвести до знищення людей, які живуть від неї на значній відстані і про яких вона нічого не знає. У біологічному значенні у людини, що натискає кнопку, немає агресивної мотивації, і тому дане явище не можна визначити на простій біологічній основі.

Чи є у агресії природна основа? Існують численні непрямі дані, які свідчать, що, незалежно від попереднього досвіду, багато тварин, поміщених у певну обстановку або під дією певних подразників, прагнуть реагувати агресивно. Часто агресія викликається обстановкою і подразниками, які виникають на початку сезону розмноження, коли статеві залози виділяють гормони. Природа та інтенсивність цих конфліктів залежать від стадії шлюбного циклу. Агресивні реакції значно більшою мірою властиві самцям (тестостерон підсилює агресивність) і подразники, на які вони реагують, часто виявляються ознаками самця-суперника. Так, Б. Каллен показала, що колюшки, вирощені в повній ізоляції з самого моменту вилуплення з ікринок, встановлюють територію і нападають на інших самців найтипівішим чином, що свідчить про генетичну основу агресивної поведінки.

Проте битви через територію, як відзначає О. Хайнрод, залежать не тільки від рівня гормонів. У холодну погоду або на самому початку сезону розмноження у птахів відмічаються деякі хвилинні коливання між зграйною і територіальною поведінкою: якийсь час самець може спокійно харчуватися на своїй території в компанії десятка родичів, не звертаючи на них ніякої уваги, але в наступну мить він злетить на гілку і почне нападати на будь-якого птаха в радіусі декількох десятків метрів. Маловірогідно, щоб такий перехід був пов'язаний з гормональними змінами; тому слід припустити, що в даному випадку може йти про якісь короточасні центральні стани, не залежні від стійкіших гормональних станів. У деяких видів такі стани виникають у зв'язку з конкретним випадком прояву агресивної поведінки, але зберігаються і після його припинення. Схожі стани можна викликати роздратуванням центральної нервової системи як у птахів, так і у ссавців. Звідси зв'язок між внутрішнім станом й інтенсивністю агресивної поведінки не зовсім очевидний.

Польові спостереження над різними видами птахів показали, що бійки у зграях відбуваються частіше, коли холодно і мало їжі, але якщо умови не дуже суворі. Проте не обов'язково це означає, що чинники, які викликають посилення харчової спонуки (тривале позбавлення їжі), впливають на поріг агресивної поведінки. Досліджуючи поведінку зя-

бликів у неволі, Марлер установив, що тривалість часу позбавлення їжі не впливала на відносне число зіткнень, що ведуть до бійок, але збільшувала готовність підлеглих особин наближатися до домінуючих, які розташувалися біля корму, і, отже, збільшувала частоту порушення «дистанції терпимості». Подібні висновки були одержані Ендрю при дослідженні утримання в неволі віссянок. На підставі своїх спостережень Марлер і Ендрю підкреслили, що для викликання агресії зовнішні подразники виконують більш важливу роль, ніж внутрішній стан. Вплив внутрішнього стану позначається не на вірогідності виникнення агресивної поведінки при зіткненнях, а на вірогідності або тривалості самих сутичок. При зграєвій поведінці птах нападає на родича тільки тоді, коли той наближається до нього на відстань до декількох сантиметрів, тоді як при територіальній птах нападає на інших птахів усякий раз, як вони опиняються в межах певної ділянки. Внутрішні стани, що ведуть, з одного боку, до зграєвої, а з іншого – до територіальної поведінки, поза сумнівом, повинні виконувати тут певну роль.

Подразники, що витікають від інших представників свого виду, можуть впливати на агресивність. Готовність цихлідових риб нападати на інші молодші особини зростає, якщо за склом помістити іншого самця. Агресивна поведінка самців може зменшитись за присутності самки.

Відомо, що у результаті селекції рівень агресивності може змінюватися. Бійцівських півнів і рибок спеціально відбирали на високий рівень агресивності. Безліч прикладів показують, що у популяції тварин звичайно є багато генів, які впливають на рівень їх агресивності, причому в результаті селекції цей рівень можна змінити у будь-якому напрямі.

Чи існує пошукова поведінка при агресії? Усім знайомий вигляд збудженого собаки або кішки, що переслідує іншу тварину, яка щойно тікала, причому перша тварина, як правило, досить довго не намагається припинити напад. Проте якщо кішка, яка не бачить супротивника, відпочиває, чи вирушить вона на його пошуки? Про птахів іноді говорять, що вони «патрулюють» свою територію і нападають на чужаків. Але не можна стверджувати, що початок патрулювання пов'язаний з агресивною мотивацією.

Проте можна так само сказати, що за деяких умов агресивна поведінка має властивості підкріплення, тобто збуджена тварина здійснює поведінку, яка сприяє її агресивній реакції (наприклад, бійцівські рибки і півні). Е. Томпсон тримав самців у резервуарах, де вони бачили своє дзеркальне зображення у стінці акваріума при простому вимкненні зовнішнього освітлення. Рибці підвішували у воді кільце, і коли вона пропливала через нього, лампа автоматично на декілька секунд вимикала-

ся. У склі при цьому з'являлося зображення риби, на яку вона реагувала агресивно. Коли самцям надавалася можливість вибору обстановки, вони вибирали таку, в якій могли поводитися агресивно. Наявність в акваріумі кільця стала стимулом до агресії, що підтримувало рибу в стані збудження. Е. Томпсон показав, що штучні предмети, які асоціюються із самцем-суперником, самі по собі викликають атаку на них. Звідси впливає висновок про те, що для риби агресивна поведінка служить «підкріпленням» і, отже, в цьому відношенні порівняння тенденції до бійки з прагненням до їжі і пиття цілком виправдане.

Вивчення агресії у людиноподібних приматів. Джерела агресії людини. Вивчення агресії у людиноподібних приматів цікаве для встановлення джерел цієї найважливішої проблеми. Дані про високий внутрішньогруповий рівень доброзичливості примусили приматологів уважніше поставитись до зв'язку агресії з іншими формами активності. На початку 1980-х років стало ясно, що дисперсія як наслідок агресії – це лише одна з багатьох реакцій колишніх суперників. Такий тип поведінки спостерігається переважно тоді, коли агресивні взаємодії відбуваються між членами різних співтовариств, не знайомих між собою, або у тих випадках, коли дії агресора спрямовані на витіснення жертви з однієї з ним групи. У більшості ж випадків конфлікти у приматів відбуваються між членами одного співтовариства і закінчуються примиренням агресора з жертвою. Примирення відбувається тим частіше, чим вищі когнітивні здібності у даного виду.

До теперішнього часу примирення вивчене у значного числа таксонів приматів (близько 20 видів) – від напівмавп (лемури) до вищих людиноподібних мавп (горили, бонобо, шимпанзе), і в межах одного таксона – у представників родів, наприклад, *Papio* або *Macaca*. Завдяки стандартизації методу дослідження примирення стало можливим зіставлення цього явища за даними спостережень різних авторів (що часто складає істотну проблему при порівняльно-етологічних узагальненнях). Як правило, примирення реєструється в інтервалі однієї-двох хвилин після закінчення агресивних дій. Тварини, що ведуть груповий спосіб життя, відчувають істотний дискомфорт від порушення соціальних зв'язків і підвищення соціальної напруженості. Тому цілком природно звучить друга гіпотеза, що розглядає примирення як спосіб зняття стресу.

Мотивації до примирення пов'язані з низкою параметрів: типом соціальної організації у даного виду, якістю початкових стосунків між учасниками конфлікту. Останній чинник лежить в основі гіпотези якості соціальних взаємостосунків між партнерами як важливого показника для розуміння феномену примирення після агресії. Ще одна гіпотеза

для пояснення феномену мирних постконфліктних контактів між колишніми опонентами була недавно запропонована Д. Сілк: ці дії мають за мету понизити невизначеність ситуації і сигналізувати про закінчення агресивних дій. Перші мирні постконфліктні контакти, на її думку, не мають ніяких довгострокових цілей. Проте з еволюційної точки зору значущим виявляється саме те, що постконфліктні церемонії важливі для зняття соціальної напруженості у відносинах між недавніми суперниками, як і те, що групи, у яких практикувалися дані стратегії, опинялися у вигіднішому становищі, швидше відновлювали соціальну рівновагу і могли успішніше конкурувати з сусідами.

У приматів феномен примирення працює тільки відносно членів своєї власної групи, тобто особин, які добре між собою знайомі і підтримують тісні соціальні зв'язки. Щодо чужаків цих законів не дотримуються.

Отже, можна зробити декілька висновків про механізми усунення соціальної напруженості після внутрішньогрупових агресивних зіткнень: 1) чим складніша і гнучкіша соціальна організація, тим більше розвинені і більш різноманітні механізми примирення; 2) з підвищенням рівня філогенетичного розвитку простежується виникнення спеціальних патернів поведінки, що використовуються переважно у контексті примирення. Для бурих макак, наприклад, це фіксація двома руками тіла партнера і взаємні обійми, для шимпанзе – поцілунки, для бонобо – елементи сексуальної поведінки. Помічено, що рівень примирення набагато вищий у видів з егалітарним стилем домінування. Вірогідність ініціативи з боку агресора або жертви також багато в чому залежить від стилю домінування, прийнятого у групах даного виду. У співтовариствах із гнучким егалітарним стилем домінування (там, де підлеглі почувуються вільніше, а домінантні істотним чином зацікавлені у присутності підлеглих), примирення частіше відбувається з ініціативи підлеглих (бурі і тонкінські макаки, макаки магот). В умовах жорстких деспотичних структур (японські, яванські макаки, резуси) примирення відбувається в основному з ініціативи агресора. Виявлені відмінності пояснюються не більш низькою мотивацією до примирення у жертв у групах із деспотичним стилем домінування порівняно з егалітарними видами, а, швидше, страхом жертви та боязню першою наблизитися до агресивного домінанта.

Гіпотеза якості соціальних відносин припускає різну вірогідність примирення між різними віковими і статевими класами тварин через різний ступінь зацікавленості у соціальних зв'язках між собою. Чим тісніші соціальні зв'язки між особинами, тим вища вірогідність примирення між ними. І справді, у видів із патрілінійними відносинами

(шимпанзе) примирення більше виражене між самцями, у матрілінійних видів – між самками, а у гаремних видів – між самцем і самками його гарему (горили, павіани гамартроми) або самцями – членами одного клану (павіани гамартроми).

Рівень примирення з ініціативи агресора в умовах загальної схожості стилю домінування може підвищуватися з підвищенням рівня розвитку когнітивних здібностей і бути пов'язаний з «усвідомленням» важливості дружніх зв'язків з іншими, у тому числі і більш низькоранговими членами групи. Видно, не випадковий той факт, що у шимпанзе (і особливо у бонобо) відсоток примирень з боку агресора набагато вищий, ніж у бурих або тонкінських макак. У людини (зокрема, у дітей молодшого шкільного віку) відсоток примирень з ініціативи агресора ще вищий. Очевидно, можна говорити про підвищений рівень психологічного дискомфорту при створенні конфлікту в групах людиноподібних мавп. У людських колективах такий дискомфорт описується формалізованим поняттям «відчуття вини».

Як рівень агресивності варіює залежно від умов виховання, так і рівень примирення є величиною мінливою. В експериментах Ф. Ваала і Д. Йогановича декілька підлітків макак резусів утримувалися у групі підлітків бурих макак, в результаті вони перейняли в останніх вищий рівень примирення, і ця характеристика зберігалася в їх поведінці навіть коли підлітки резуси були переміщені до тварин свого виду. Показово, що шляхом виховання був змінений саме рівень примирення, елементи ж, використовувані в цих цілях, залишилися незмінними, видоспецифічними.

Будь-який агресивний конфлікт чинить негативну дію на стабільність усієї групи в цілому, оскільки до нього (прямо або опосередковано) залучаються інші особини – родичі, друзі, репродуктивні партнери, що стоять вище за рангом. Не дивно, що разом з еволюцією примирення відбувалася еволюція інших типів постконфліктних взаємодій – контакти учасників конфлікту з третіми особинами, третіх особин між собою. Виходячи з уявлень про відбір адаптивно вигідних стратегій, можна чекати, що у конфлікт втручатимуться найчастіше тварини з максимально близьким генотипом (найближчі родичі), особини, чий репродуктивний успіх пов'язаний із здоров'ям і благополуччям однієї з конфліктуючих сторін (репродуктивні партнери), або тварини, зацікавлені у підтримці загальногруппової стабільності (лідери групи). Залежно від типу соціальної структури виду частка участі кожної з указаних категорій тварин може бути передбачена. Відповідно до цих очікувань у співтовариствах із розвинутою системою матрілінійних зв'язків учасники конфлікту шукають підтримки, захисту й утіхи у найближчих родичів (переваж-

но самок), у співтовариствах із односамцевими гаремними одиницями (павіани гамартрони, горили) скарги самок і підлітків і заклики до підтримки адресуються перш за все до самця даного гарему. Відповідно у матрилінійних видів, як правило, в конфлікт втручаються самки – родички жертви, у гаремних – самці-лідери. Вони утішають і заспокоюють її, а також демонструють втихомирювальну поведінку щодо агресора. У співтовариствах павіанів, макак і частіше у шимпанзе описані також випадки переадресованого примирення, коли агресор шукав афіліативних контактів із родичами жертви.

Третя особина може виступати і в ролі посередника примирення. Така поведінка описана у людиноподібних мавп. У ряді випадків, коли конфлікт відбувається між тваринами, що перебувають у напружених стосунках і змагаються за місце у соціальній ієрархії, примирення ускладнюється небажанням кожного з партнерів першим іти на поступки (у випадку з людиною може йтися про небажання «опустити» себе в очах суперника, підривати авторитет). Приклади такого роду описані у колонії шимпанзе зоопарку у Голландії. Два самці-суперники ніяк не могли примиритися і демонстрували ознаки явного занепокоєння із цього приводу. Тоді стара самка підійшла до одного з них, стала його чистити, потім узяла за руку і підвела до колишнього суперника, представившись йому під чищення. Якийсь час самці старанно грумігували самку, після чого самка покинула їх, а вони непомітно перейшли до обшуку один одного. Описані дії, поза сумнівом, вимагають високого рівня розвитку когнітивних здібностей, елементарних уявлень про причинні зв'язки і довготривалу пам'ять.

Дані про моделі примирення в людських співтовариствах указують на можливу еволюційну спадкоємність цього феномену і загальну схожість його основоположних механізмів із вищими мавпами. У наявності подальший розвиток і вдосконалення моделей примирення виразно диференціюється в окремі фази. У першу чергу йдеться про вироблення культурних механізмів, що сигналізують про намір конфліктувальників припинити агресію. На думку деяких дослідників, феномен примирення у мавп гомологічний саме цій поведінці. Особлива культура примирення виникає в межах дитячої субкультури і передається у процесі спілкування від старших дітей до молодших. Ця культура об'єднує перехідні елементи від світу тварин до світу дорослих людей.

За даними А. Лунардіні, феномен примирення достовірно простежується вже у дітей дворічного віку, що дає деякі підстави говорити про природжену схильність до примирення у людини. Ця тенденція одержує істотне підкріплення і значний культурний розвиток у процесі соціалізації. Аналіз постконфліктної поведінки у дітей 6–7-річного віку

виявив у них ті ж етологічні основи примирення, що і у мавп: 1) примирення відбувається в однаковому інтервалі (1–2 хвилини після агресії); 2) у примиренні беруть участь найближчі друзі (родичі) агресора і жертви. У групах дітей спостерігається чіткіший розвиток тенденцій, що намітилися в еволюції приматів: 1) підвищується рівень примирення з ініціативи агресора (діти говорили нам про відчуття вини); 2) важливу роль у врегулюванні конфлікту починають виконувати посередники-індивіди; які не брали безпосередньої участі в конфлікті, але зацікавлені в його припиненні; найчастіше це лідери групи, але можуть бути і діти, що спеціалізуються на ролі миротворців; 3) процес примирення чітко диференційований на дві стадії: перша – визначення кінця агресії («пробач, я більше не буду»), друга – власне примирення («мирилки», подарунки, обійми, поцілунки).

Отже, еволюційний підхід до проблеми агресії і примирення дозволяє виявити схожість і відмінність механізмів поведінки у приматів і людини. Агресивна поведінка людини і приматів ритуалізована. Агресивна поведінка і механізми контролю агресії тісно пов'язані з особливостями соціоекології виду і з типом господарства. Зв'язок вищого рівня агресивності з чоловічою статтю у людини може бути наслідком його патрилійності. Соціалізація, поза сумнівом, виконує важливу роль в освоєнні конкретних моделей агресивної поведінки. Летальна агресія описана не тільки у людини, а й у тварин (приматів, хижаків, гризунів) і може бути пов'язана з територіальністю і конкуренцією за високоякісні ресурси, що проявляються сезонно і розподілені нерівномірно (фруктові дерева, соковите коріння) або зі зміною локалізації у межах однієї території (тваринні ресурси).

У репертуарі людини є глибинні етологічні механізми контролю агресії і відновлення дружніх зв'язків. Ці механізми діють за тими ж законами, що і у приматів. У людини спостерігається чітка диференціація постконфліктних стратегій на дві фази: сигнал про намір припинити агресивні дії і сигнал власне примирення (стандартизовані вірші, пісні, танці або просто рухи). Для людини типове підвищення зацікавленості агресора у відновленні соціальних контактів, розподіл відповідальності за скоєне родичами агресора і посилення ролі посередників в врегулюванні конфлікту. Якісно новий для людського суспільства феномен – поширення дії механізмів примирення на міжгрупові відносини. Культурні обряди виконують роль найважливіших поведінкових адаптацій, які сприяють виживанню людини як виду. Культура додає ритуалам агресії і примирення фундаментально нові властивості, роблячи їх глибоко символічними і осмисленими.

Чи неминуча агресія? Описуючи агресію, К. Лоренц використовував психогідралічну модель, де єдиним способом зниження спонуки виявляється виконання відповідної поведінкової реакції, тоді як за відсутності такого «виходу» спонук накопичується і посилюється.

Якщо у людини є спадково детерміноване прагнення до агресії, яке здійснюється за подібним принципом, то ми повинні визнати, що уникнути всіх проявів агресії неможливо. При цьому, мабуть, якнайкращим виходом була б сублімація або спрямування агресивних прагнень менш шкідливими шляхами, ніж шлях фізичного конфлікту. Цього погляду дотримуються К. Лоренц і П. Адрі.

Часто для доказу неминучості прояву агресії проводять безліч експериментів, але інтерпретація їх складна. Вирощені у повній ізоляції тварини часто бувають дуже агресивними. Це явище чітко демонструється у мишей і курей. Причому останні, як показав Л. Курт, після декількох місяців перебування в ізоляції починають нападати на пір'я і, довго кружляючись, б'ються з власними хвостами. Але пояснити подібне явище тільки накопиченням прагнення до агресії не зовсім виправдано, оскільки у тварин, вирощених в ізоляції, сильно змінюються різні типи поведінки.

К. Лоренц описує спостереження за дуже агресивними цихлідовими рибками *Etoplus maculatus*. Для того, щоб пара рибок успішно розмножувалася, потрібно тримати ще одного–двох самців, які не беруть участь в розмноженні, а виконують роль «хлопчиків для прочуханки». Самець, який бере участь у розмноженні, час від часу на них нападає, проте між членами пари агресії майже не буває. Якщо пару тримати окремо, вона рідко успішно розмножується, оскільки самець постійно нападає на самку. Етологи пояснюють це явище накопиченням у самця агресивності, яка повинна знайти вихід. Проте зниження порогу реакції нападу не обов'язково означає накопичення агресивності. У самців територіальних тварин присутність самки звичайно на додаток до статевих реакцій викликає посилення агресії. Агресивність самців цихлід до деякої міри гальмувалася тим, що самка викликає також і статеве прагнення, і якщо були присутні інші рибки, то велика частина атак передресовувалась їм.

Концепція К. Лоренца піддалася критиці дослідників поведінки ссавців, які відмічали його тенденцію недооцінювати вплив на агресивну мотивацію чинників розвитку. Д. Скотт у численних експериментах на гризунах показав, що дією на тварин у ранньому віці можна надзвичайно сильно змінити рівень їх агресивності. Відносно просто навчити одну мишу нападати на чужака, тоді як іншу тварину тієї ж лінії можна навчити залишатися абсолютно спокійною. Виявляється, зміни в агре-

сивності, які можна одержати, створюючи різні умови в ранньому віці, схожі зі змінами, одержаними в селекційному експерименті. Оскільки умови вирощування так само чітко впливають на рівень агресії, а експериментальні дані, одержані на тваринах, неоднозначні, немає повних підстав стверджувати, що агресивність людини неминуча. У людини є якась, можливо, спадкова потенційна агресивність, а також наявність тривалого періоду розвитку в дитинстві і вплив батьків та суспільства.

Ритуалізація агресивності має величезну позитивну роль у збереженні виду. Особливо якщо розглядати відносини між тваринами, які мають у своєму розпорядженні органи, здатні завдати смертельного удару. Самці південноафриканських скорпіонових павуків, вступаючи у конфлікт, ніколи не пускають у хід свої хеліцери, замість цього вони завдають один одному зовсім безболісні удари сильно подовженими передніми кінцівками. Точно так само отруйні зуби гадюки, необхідні їй для вбивання здобичі, ніколи не використовуються нею як зброя при зіткненнях між суперниками-самцями. Благодатний матеріал для вивчення різних форм ритуалізації являють собою ті групи копитних тварин, самці яких озброєні рогами різноманітної форми (кози, вівці, олені, антилопи й ін.). На перший погляд ці роги є небезпечною зброєю і, розглядаючи їх, ми уявляємо бійку двох настільки ґрунтовно озброєних самців як нещадне кровопролиття. Однак уважне вивчення форми рогів у більшості видів копитних змушує нас засумніватися в тому, що за допомогою такої зброї можна нанести опонентові скільки-небудь серйозну рану. Дійсно, у багатьох видів роги загнуті усередину або назад, або багаторазово розгалужуються, тоді як найбільш ефективним знаряддям нападу були б короткі загострені роги, спрямовані прямо вперед.

Всебічне вивчення рогів у копитних тварин дозволило канадському дослідникові В. Гейсту побудувати дуже цікаву й правдоподібну гіпотезу щодо еволюції цих загадкових органів. Насамперед, він дійшов висновку, що роги не відіграють істотної ролі у захисті від хижаків, і тому їх еволюцію треба розглядати виходячи із взаємин окремих особин у межах виду (тобто з погляду соціальної поведінки). В. Гейст виділив чотири основні стадії в еволюції рогів і відповідно в еволюції демонстративної поведінки копитних.

Перша стадія – це короткі, гострі, спрямовані вперед роги, як у американської сніжної кози. Зустрічаючись, самці стають боком один до одного, головами у різні боки. Спочатку кожний з них демонструє перед суперником свій бічний контур, характерні обриси якого зумовлені довгою бахромою шерсті на підборідді, грудях, передніх ногах і череві. Подібна демонстрація боку, на думку В. Гейста, – вихідна, примітивна форма ритуальної поведінки. Вона спостерігається у видів, у яких «де-

монстративні органи» (у цьому випадку – подовжена бахрома шерсті) розосереджені по всій поверхні тіла.

Треба сказати, що до відвертої бійки справа доходить у край рідко й, як правило, тварини обмежуються взаємними погрозами: вони буцають куцці, люто ринуть землею копитами. Але на випадок можливої бійки у сніжної кози існують спеціальні пристосування, які зводять до мінімуму небезпеку від удару гострого рога. Шкіра цих тварин дуже товста – ескімоси здавна використовували її для виготовлення щитів. До того ж, тіло покрите густою вовною, що сильно пом'якшує удар.

Три наступні стадії в еволюції рогів пов'язані із зосередженням «демонстративних органів» у передній частині тіла (грива й борода бізонів і зубрів), а потім – на голові (роги антилоп, оленів, баранів). В останньому випадку подовжені гіллясті або кручені роги й стають головним «демонстративним органом». Відповідно змінюється й демонстративна загрозна поведінка. Зустріч «біч-о-біч» у ході еволюції поступово змінюється зустрічно «голова до голови». Перехід від першого типу демонстрацій до другого ми бачимо, спостерігаючи агресивну поведінку бізона або зубра. Два бики спочатку стають боком один до одного, а потім уже сходяться «віч-на-віч». Короткі і гострі роги цих тварин, хоча й загнуті трохи усередину, все-таки служать досить небезпечною зброєю. Але їм протидіє потужний волосяний щит, що покриває груди й плечі бика.

Третю стадію еволюції можна спостерігати в антилоп й оленів, роги яких уже важко розглядати як чисту зброю. У момент зустрічі суперників вони слугують «демонстративним органом», у першу чергу приваблюючи увагу недруга й змушуючи його наблизитися не збоку, а спереду. У подальшій сутичці роги виконують роль інструмента, що захоплює роги суперника і відводить можливий удар. Бійка в антилоп й оленів – це не буцання, а боротьба. Два самці газелі Гранта у момент територіального конфлікту переплітаються рогами й прагнуть повалити один одного додолу, що може загрожувати вивихом ший.

Але такого роду травмам звичайно протидіє та обставина, що у бійку, як правило, вступають тварини однакової сили. Ще замолоду, у «холодятьській череді», кожен самець навчається за зовнішнім виглядом визначати потенційні силові можливості опонента й уникати серйозних і тривалих зіткнень зі свідомо найсильнішим супротивником. Той же самий поведінковий механізм відіграє найважливішу роль у попередженні зіткнень між самцями диких овець. Їхні величезні кручені роги характеризують іншу лінію в еволюції цих органів. В. Гейтс переконливо довів, що роги канадського дикого барана слугують не тільки як демонстративний орган, що спричинює зустріч ворожих самців голо-

ва до голови. Величина й форма рогів служать також показниками соціального рангу й фізичної сили їх власника. При зустрічі двох тварин кожна відразу ж оцінює можливості опонента, і це вберігає слабкіших від скалічення, що принципово не виключене. Легко уявити собі величезну силу, з якою баран з розгону обрушує на супротивника удар свого лоба, увінчаного парю товстих кручених рогів. У цьому випадку їх можна розглядати як зброю лише остільки, оскільки вони збільшують масу черепа, самі ж по собі вони абсолютно безпечні.

Подібні ж ритуальні органи ми легко можемо виявити у представників будь-якої іншої групи тваринного світу. Такі, зокрема, помітні, яскраві мітки й екстравагантні, подовжені, розширені або вигадливо виразні пера багатьох птахів, видозмінені плавці риб, забарвлення шкіри рептилій. Всі ці «прикраси» явно демонструються перед іншими особинами свого виду, перед самкою або суперником за рахунок специфічних форм демонстративної поведінки. Очевидно, у ході еволюції й самі прикраси, і способи їх показу розвивалися паралельно. Демонстрування цих сигнальних структур несе життєво важливу інформацію, що вказує іншим особинам на статево приналежність тварини, демонструє її вік, силу, право власності на дану ділянку місцевості тощо.

■ Як приклад можна навести спостереження М. Салмона й Дж. Стоута з упізнанням статі в одного з видів крабів. Самці мають великі клішні, яких немає у самки. Кожен самець охороняє невелику територію навколо своєї нори, куди він запрошує самок, але не допускає інших самців. Досліди показали, що великі клішні самця відіграють роль важливого «демонстративного органа». Самець, що охороняє територію, однаково вороже реагує як на живого самця, так і на мертвого, а також на мертву самку із прикріпленою до неї самцевою клішнею. Навпаки, і живий, і мертвий самець із вилученими клішнями викликали у власника території таку ж «доброзичливу» реакцію, як і поява нормальної самки. Модель з однією великою й з однією малою клішнею хазяїна ділянки бентежила – він або не реагував на неї зовсім, або ж поводився агресивно.

Всі ці приклади показують, наскільки тісно еволюція поведінки пов'язана з еволюцією будови тіла та з морфологічними структурами. Зовнішні риси будови, що виникають паралельно з формуванням демонстративної поведінки, утворюють сигнальну систему, якою тварини можуть успішно керуватися при спілкуванні між собою. Ця сигнальна система, заснована на чисто зовнішніх ознаках, особливо важлива в популяціях, де особини досить нерівноцінні. Прикладом таких популяцій служать, зокрема, череди копитних тварин. Самці, що конкурують через «гареми», мають неоднакову силу. Фізична міць самця визначається перш за все його віком. Природно, що у череді північних оленів десятилітній бик має всі переваги над трирічним. Зовнішнім же показником

потенційних можливостей бика служать його роги. Поважний вигляд цієї прикраси вже сам по собі змушує молодших самців триматися на достатній відстані від патріарха. У результаті останній здатний утримувати біля себе максимальне число самок і зробити найбільший генетичний внесок у наступне покоління. Ця зовнішня сигнальна система, в основі якої лежить «ієрархія рогів», зводить до мінімуму кількість бійок і тим самим заощаджує масу енергії, втрата якої могла б різко негативно позначитися на існуванні всієї череди, а також виду в цілому. Подібна сигнальна система ніби створює обстановку «соціальної передбачуваності» для кожного члена популяції.

6.7. КОНКУРЕНЦІЯ

У біології говорять про конкуренцію між особинами одного виду (внутрішньовидова конкуренція) або між особинами різних видів (міжвидова конкуренція) через обмеженість ресурсів зовнішнього середовища – їжі, світла, води, притулків і т. д.

Суть міжвидової конкуренції полягає у тому, що в особин одного виду зменшується плодючість, виживання або швидкість росту через використання ресурсу або інтерференцію з боку особин іншого виду. Проте за цим простим формулюванням криється велика кількість найрізноманітніших нюансів. Міжвидова конкуренція значно впливає на динаміку чисельності популяції – видів конкурентів. Динаміка, в свою чергу, може впливати на розподіл видів і їх еволюцію.

Прикладом внутрішньовидової конкуренції з використанням хитрощів можуть бути стосунки у приматів. Загальновідомо, що мавпи здатні до обману – вони навмисно піднімають тривогу, щоб відвернути увагу конкурентів-родичів і «під шумок» заволодіти їжею (B. Wheeler). Автор дослідження зазначає, що використання «тактичного обману» є важливим показником розвитку пізнавальних здібностей приматів, прості систематичні дослідження навмисної хитрості у мавп дуже рідкісні.

Уїлер в експериментах з південноамериканськими мавпами – бурими чорноголовими капуцинами (*Cebus apella nigrinus*) перевіряв, чи можуть ці примати використовувати крик, що сигналізує про наближення хижака, для обману родичів. Він припустив, що якщо помилкова тривога здіймалася не випадково, а була частиною «воєнної хитрості», то повинен виконуватися ряд умов. Зокрема, сигнал небезпеки повинен подаватися в ситуаціях, коли реакція на нього давала можливість заволодіти їжею. Крім того, ці ситуації повинні частіше виникати, коли кількість їжі обмежена або існує вища конкуренція за неї. Експеримен-

ти проводилися в аргентинському національному парку «Ігуасу». На дерева були підвішені платформи, на які експериментатор поміщав різну кількість бананів. Спостереження за поведінкою капуцинів у цілому підтвердили гіпотезу Уїлера. Зокрема, помилкова тривога примушувала тікати в 10 з 25 випадків (40 %), при цьому в семи з цих десяти випадків той, хто подав сигнал небезпеки, збільшував свої шанси заволодіти їжею.

6.8. НАСЛІДУВАННЯ

Наслідування у поведінці – повторення одним індивідом (людиною або твариною) зразків поведінки іншого. Відтворення чужих дій може мати різні причини й особливості. На ранній стадії розвитку психології наслідування вважалося природженою властивістю, а не такою, що виникає в процесі навчання. Так, Ч. Дарвін і У. Джемс без жодних пояснень говорили про природне, або «інстинктивне», наслідування. Часто наводилися такі приклади: відтворення дитиною звуків мови дорослого; здатність горобця, що виріс разом із канарейкою, видавати звуки, схожі на її спів; звуконаслідування, властиве папугам, тощо. Багато психологів підкреслюють важливість навчання через наслідування в процесі розвитку дитини і дитинчат тварин, проте спроби лабораторних вимірювань чисто імітаційного навчання не дають надійних результатів; мало що вдалося з'ясувати і про природу наслідування, що не є результатом навчання. З одного боку, щоб мати нагоду наслідувати, тварина повинна одержати зовнішній слуховий або зоровий приклад для наслідування і добитися відповідності йому за допомогою певного набору своїх власних моторних інструкцій.

З іншого боку, той факт, що імітаційна поведінка може бути наслідком навчання, не викликає сумнівів. Навчання засноване на підкріпленні, або, інакше кажучи, на отриманні винагороди. Унаслідок матеріального або соціального заохочення і людина, і тварини вчаться наслідувати, тобто повторювати за «лідером» те, що він зробив або робить. Для підлітків і дорослих копіювання одягу, зачіски, манери мови відомої людини може бути способом добитися привабливості й успіху в соціальній сфері.

Імітаційна поведінка може бути несвідомою, виражаючись, наприклад, у мимовільному наслідуванні манер іншої людини; вона може бути і надмірною, як у разі ідентифікації, тобто ототожнення себе з кимось, коли людина наслідує свого героя настільки повно, що відмовляється від незалежних дій і власних думок. У таких випадках насліду-

вання саме по собі не є пояснювальним принципом (як уважали перші соціальні психологи, зокрема Ж. Тард і Е. Росс), швидше, саме наслідкування вимагає пояснення в термінах навчання.

6.9. КООПЕРАЦІЯ

Кооперація – об'єднання і взаємодія двох або більше особин заради виконання того або іншого завдання. Кооперація пом'якшує собою жорсткість ієрархічних структур, наприклад, у приматів. Вона набуває форми спільного полювання або збирання плодів, колективного виховання дитинчат. Кооперація, проте, зустрічається не тільки у вищих тварин: вона спостерігається навіть у мікроорганізмів. Так, міксобактерії координовано переміщуються по поверхні живильного середовища, спільно переслідуючи «здобич» (інших бактерій). А. Захаров зазначає на прикладі суспільних комах, що «однією з визначальних основ прогресивного розвитку співтовариств... є розвиток системи взаємодії і взаємодопомоги особин». Подальше вивчення кооперації на різних рівнях біологічної еволюції, поза сумнівом, принесе користь при розробці проєктів удосконалення структур людського суспільства.

Кооперація виникає навіть «у світі егоїстів» і здатна подолати агоністичні відносини, якщо: 1) партнери припускають взаємодіяти тривалий час, причому майбутні перспективи взаємодії істотні для кожного з партнерів; 2) при взаємній кооперації вииграш кожного партнера стає більшим (А. Олексин). Подібна кооперація не вимагає ні соціальних зв'язків, ні дружніх взаємостосунків. У системі «бактерія – господар» обом вигідно кооперувати, тобто просто давати одне одному жити. Відмовляючись від кооперації (вбиваючи господаря), бактерія ризикує загинути сама через відсутність джерела живлення.

6.10. СОЦІАЛЬНЕ ПОЛЕГШЕННЯ

Соціальне полегшення (соціальна фасилітація) – один з ефектів групи, який полягає тому, що активність особини підвищується в умовах її існування в групі порівняно зі звичним рівнем цієї активності при індивідуальному існуванні. Соціальне полегшення можна спостерігати у зграї пташок: коли одна з них починає чиститися і купатися, то решта поруч незабаром починають робити те ж саме. Як у щурів, так і у домашніх курей прояв харчової реакції полегшується тоді, коли вони бачать іншу особину, що поїдає корм (С. Толман).

Поняття «соціальне полегшення» було введено Р. Зайонцом. Автор поділяє явища соціального полегшення на дві категорії: 1) *ефект*

аудиторії, коли «полегшуючі» особини є пасивними спостерігачами, і 2) *ефект спільної дії*, коли обидві особини беруть участь в одній і тій же поведінці.

За класифікацією Ю. Плюсна, вони відповідають в основному за «підтримку стабільності біосоціальної системи». Ступінь впливу інших осіб на поведінку залежить від цілої низки чинників. По-перше, необхідно зазначити, що зі зростанням числа присутніх збільшується вплив. Крім того, має значення безпосередність контакту: аудиторія, яка перебуває в безпосередній близькості, впливає сильніше, ніж група особин на деякому віддаленні. Особливу роль виконує і соціальний статус присутніх: чим вище ієрархічне положення, тим сильніший вплив.

Соціальна фасилітація – це універсальний феномен, властивий не тільки тваринам, а й людям. У деяких випадках присутність аудиторії може позитивно вплинути на діяльність людини, в інших – привести до погіршення діяльності. Термін «соціальне полегшення» означає позитивний вплив аудиторії на діяльність, а «соціальне пригнічення» – негативне. Р. Зайонц вважає, що присутність інших є джерелом загальної активації, вона викликає в індивіда відчуття невизначеності, оскільки поведінка інших людей недостатньо передбачена. Коли діяльність добре освоєна, відбувається її поліпшення за присутності інших людей, коли ж, навпаки, вона освоєна недостатньо, присутність аудиторії призводить до погіршення діяльності. Ця гіпотеза одержала підтвердження у ряді експериментів.

Іноді присутність іншої особини не полегшує прояву даної реакції, а ускладнює. Наприклад, тарганам за присутності іншої особини потрібно більше часу на освоєння складного лабіринту, ніж тоді, коли вони навчалися наодинці (Р. Зайонц). Пояснюючи ці результати, автор стверджує, що присутність іншого організму підвищує рівень «активації» тварини. Передбачається, що підвищення рівня активації полегшує домінуючі реакції, які виникають часто, і гальмує другорядні реакції, вірогідність прояву яких нижча. Незалежно від того, наскільки правильне це пояснення, полегшення поведінкових реакцій під впливом однієї лише присутності іншого організму цікаве саме по собі.

6.11. ПРАГНЕННЯ ТВАРИН ПЕРЕБУВАТИ РАЗОМ (АФІЛІАЦІЯ)

Афіліація полягає у взаємному тяжінні особин одного виду, групи, сім'ї одне до одного. А. Еспінас у класичній праці «Соціальне життя тварин» писав про афіліацію: «Спільне життя приносить тваринам за-

доволення, тому що немає іншого такого уявлення для живої істоти, як уявлення бути разом». Афіліація усередині групи часто припускає ізоляцію або навіть агресію до всіх «чужаків» або конкретних груп чужаків. Група консолідується перед появою ворога.

У досліді із тваринами, наприклад, із собаками, було встановлено, що вони готові справитися зі складним експериментальним завданням заради єдиної винагороди – можливості бачити особину свого виду (групи), спілкуватися з нею. Двоє собак долають задану відстань швидше, ніж кожний з цих собак окремо – це феномен соціального полегшення (соціальної фасилітації), тісно пов'язаного з афіліацією. «За присутності інших особин свого виду мурашки швидше риють пісок, а курчата скльовують більше зерен» (Майерс). Численні приклади соціального полегшення різних видів діяльності (наприклад, рішення проблемних питань) є і в людини, але описані й ситуації протилежного типу. Присутність інших індивідів іноді гальмує рішення проблем. Складається враження, що «компанія» сприяє роботі з простими завданнями і гальмує роботу із складнішими. Вірогідне пояснення – контакт з іншими індивідами викликає стан збудження, в якому, через психологічні закони, полегшується виконання простих стереотипних завдань, але ускладнюється виконання складних, які потребують спокійної самоти.

Подібно ізоляції, афіліація являє собою еволюційно стародавню форму поведінки, що проявляється вже на рівні одноклітинних істот у вигляді когезії (зчеплення, злипання) клітин одного клону, при відторгненні клітин «чужих» клонів. Афіліація й ізоляція перебувають у стані делікатного, динамічного балансу, підвладного певному тимчасовому ритму. Наприклад, бабаки вранці активно спілкуються між собою, включаючи вітання, взаємні ласки (грумінг) й ігри. У післяобідній час така афіліативна поведінка змінюється ізоляцією в індивідуальних норах.

Афіліація набуває соціально важливої форми дружніх відносин між індивідами високого соціального рангу (аж до формування тісно спаяних коаліцій), що уявляється особливо важливим для консолідації співтовариства. Афіліація та ізоляція можуть виявлятися в різних просторових зонах. Так, місцепроживання піщанок та інших гризунів частково обороняється від інших особин («зона недоторканості»), частково відкрите для контакту з ними («зона контакту»). Мурашки запобігають конфлікту між мурашниками, об'єднуючи їх у вторинні федерації, що забезпечує інтенсивний обмін личинками і дорослими особинами між мурашниками (Захаров).

Дослідження останніх десятиліть підводять фізіологічну базу під деякі аспекти афіліації. Так, у тварин і, ймовірно, у людей є природже-

ні механізми розпізнавання ступеня схожості фенотипу, включаючи запах поту й інших виділень; спираючись на фенотипічні критерії, індивіди можуть відрізнити генетично споріднених індивідів. Від схожості або незбігу, які підсвідомо сприймаються і порівнюються із власними, тією чи іншою мірою залежать взаємостосунки між людьми. Є дані стосовно кореляції між ступенем схожості чинників крові (були узяті 7 поліморфних маркерів – АВ0, резус-чинник та ін.) і вірогідністю дружніх або сімейних стосунків між двома індивідуумами. Ці тенденції пов'язані з рядом специфічних політичних феноменів, до числа яких належать харизматичне лідерство і етноцентризм. Афіліація має як позитивне (афіліація як чинник консолідації групи, основа для соціальних технологій), так і негативне (афіліація як чинник, що сприяє націоналізму, неприйняттю «чужих») біополітичне значення.

Суспільний спосіб життя можна вивчати або намагаючись зрозуміти структуру співтовариства в цілому, або досліджуючи окремі взаємодії, з яких складається життя співтовариства. Суспільна поведінка – одна з найважливіших форм видоспецифічної поведінки, вивчення якої складає обширний розділ етології з моменту її виникнення і до теперішнього часу. Завдяки численним дослідженням типи організації співтовариств (або соціодемографічних систем) і характер внутрішньогрупових відносин описані досить детально у великого числа видів. Найбільша увага при цьому була надана структурі співтовариств у ссавців і птахів.

Багато співтовариств організовані за принципом ієрархії з домінуванням або за принципом територіальності. Про комунікацію (передачу інформації) можна говорити в тих випадках, коли одна тварина здійснює деяку дію, що викликає зміну в поведінці іншої особини. Агресію, мабуть, не можна вважати єдиною формою поведінки, що відображає якусь одну спонуку. Взагалі це досить складна форма взаємодії, що має як природжену, так і набуту основу.

Соціальне полегшення, наслідування, кооперація, конкуренція і афіліація – різні форми суспільної поведінки, що вивчаються у лабораторних умовах.

7. РОЗВИТОК ПОВЕДІНКИ ОСОБИНИ

Вивчення механізмів формування поведінки тварин і птахів в онтогенезі є одним із найважливіших розділів етології та науки про поведінку в цілому. У цій галузі проведено безліч досліджень, серед котрих роботи Ц. Куо, в яких він дослідив розвиток основних рефлекторних реакцій ембріона курчати.

Найбільшу увагу етологів привертає формування різних типів поведінки: зокрема, якою мірою ті або інші елементи поведінки є природженими, тобто виявляються без спеціального навчання, а які є результатом навчання або тренування (індивідуального досвіду).

Як і будь-які реакції організму, поведінкові акти зумовлені генетичною програмою при більшому або меншому впливі зовнішніх факторів. Досліди утримання тварин в ізоляції від впливу певних факторів зовнішнього середовища, наприклад, без контакту з родичами, встановили, що інстинктивні дії розвиваються у них незалежно від індивідуального досвіду, або ж вимагають впливу середовища лише у певний чутливий період індивідуального розвитку.

Вивчаючи суспільну поведінку тварин, етологи встановили, що різноманітні та складні інстинкти забезпечують їх розосередження у просторі й підтримують певну гармонію існування у співтоваристві.

Поведінка тварин у процесі еволюційного розвитку не залишається незмінною. Еволюцію поведінки вивчають шляхом зіставлення інстинктивних дій у різних видів. Іноді виявляється, що поведінкові реакції охоплюють більш широку групу тварин.

Всі форми поведінки відбираються і зберігаються у ході природного добору, оскільки вони сприяють виживанню даного виду тварин. Ця теза найбільш очевидна стосовно репродуктивної поведінки, інакше тварини приречені на вимирання, але вона характерна й для інших форм поведінки, таких як пошук їжі та рятування від хижаків.

Тварини існують у безперервному потоці світлових, звукових та інших стимулів. Адаптивні поведінкові форми створюють можливість реагувати на істотні, з погляду виживання й розмноження, стимули шляхом утворення певних поведінкових актів. Механізми, що забезпечують реакцію на відповідні стимули, є невід'ємною частиною адаптивної поведінки будь-якої тварини.

7.1. ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДІНКИ В ЕМБРІОНАЛЬНИЙ ПЕРІОД

Вивчення онтогенезу поведінки включає аналіз змін, що відбуваються до виходу птаха із яйця або народження, під час вилуплення або народження та впродовж усього наступного розвитку. Найбільш вивчене це питання на прикладі домашніх птахів.

Багато типів рухів розвиваються за очевидної відсутності тренувань. Однак результати вивчення деяких форм поведінки в ембріогенезі дозволили припустити, що до них фрагментарно й неповно включені рухи, які, можливо, впливають на процес розвитку. У своїй праці Ц. Куо розглядав поведінку курячих зародків. Дослідник робив «віконця» у шкаралупі яйця й безпосередньо спостерігав за поведінкою зародка. Він виявив, що зародок постійно піддається впливу різних сигналів, які виникають як усередині яйця внаслідок власної активності зародка, так і зовнішніх подразників.

Можна було спостерігати різні рухи, у тому числі початкові пасивні рухи голови, викликані скороченнями серця. Активні рухи голови розвиваються протягом декількох днів і супроводжуються відкриттям і закриттям дзьоба. До сімнадцятого дня спостерігаються рухи, схожі на дзьобання. Деякі дослідники вважають, що у такий спосіб курча вчиться кльовати. Немає сумніву в тому, що зародок, який розвивається, відповідає на різні сигнали, що надходять як ізсередини яйця, так і ззовні, і що ці сигнали впливають на ембріональний розвиток. Так, М. Провіні показала, що сигнали, які виходять від зародка, можуть впливати на розвиток інших яєць у гнізді, синхронізуючи вилуплення. Г. Готліб виявив, що зародки починають реагувати за п'ять днів до вилуплення й що такий досвід може впливати на наступне поведіння курчат або каченят. Г. Готліб установив, що у курчати розвиток чутливості починається з тактильної модальності, а потім послідовно включаються вестибулярна, слухова і зорова системи. Вражає те, що у такому ж порядку, мабуть, йде розвиток сенсорних систем і у різних ссавців. Він дійшов висновку, що позбавлення сенсорного входу або його збагачення відносно лише однієї модальності навряд чи змінить порядок розвитку сенсорних систем у курчати, але може вплинути на відносну швидкість розвитку різних систем.

Однак інші дослідники одержали дані, які свідчать, що рухи у курячих зародків розвиваються за відсутності сенсорної стимуляції, і що на типи рухів, які проявляються пізніше в онтогенезі, не обов'язково впливають рухи раннього зародка.

7.2. ПОВЕДІНКА ПТАШЕНЯТ, ЯКІ ЩОЙНО ВИЛУПИЛИСЯ, ТА НОВОНАРОДЖЕНИХ ТВАРИН

Відомі дві великі категорії видів птахів і ссавців, що розрізняються за типом розвитку. У птахів це: «пташині» та «виводкові» види, а у ссавців – незрілі й ті, що народжуються повністю сформованими (зрілими). Дитинчата перших характеризуються великою залежністю від батьків у перший період після народження, тоді як потомство других – відразу достатньо самостійне і володіє значним числом «готових» поведінкових реакцій вже у перші години після появи на світ. Наприклад, якщо каченята й козенята здатні бігати відразу ж після появи на світ, то пташенята чорного дрозда та деяких інших птахів (рис. 7.2.1) й кошенята у цьому віці безпомічні. Постнатальний розвиток залежить як від спадковості, так і від досвіду. Тварина, що перебуває у яйці або в утробі матері, проходить однакові етапи загального розвитку, піддається впливу певних сигналів. Очевидно, немає принципової різниці між захисними пристосуваннями, що оточують каченят у яйці, і захистом молодих чорних дроздів у гнізді. Так само, очевидно, невеликі принципи розходження між впливом середовища в тому та в іншому випадку. Для нормального розвитку нащадків кожного виду важливі певні типи життєвого досвіду. Наприклад, доросла кішка не матиме нормального зору, якщо протягом перших місяців життя у неї виникають якісь порушення у координації зору обома очима, наприклад, при штучній косоокості або при виключенні очей по черзі (через день), так щоб два ока не функціонували разом. Досвід, необхідний для нормального розвитку тварин, різний у різних видів.



Рис. 7.2.1. Пташенята у гнізді

У більшості новонароджених найважливішим «сигнальним подразником», що пов'язує новонароджених із матір'ю, є її тепло. Для них характерні дві форми поведінки – сон та сосання.

До моменту народження разом зі сформованою руховою діяльністю тварини утворюється і рецепція, що дозволяє новонародженому орієнтуватися у навколишньому середовищі. Під природним розрізненням розуміють здатність новонародженого організму до специфічного реагування на елементи зовнішнього середовища, які складають природну обстановку розвитку молодяку даного виду. Ці реакції можна спостерігати при першому контакті новонароджених із певними агентами. Така форма поведінки властива тваринам, що розвиваються у стаді.

У ссавців шляхом природженого розрізнення здійснюється перший контакт новонародженого з матір'ю і це розрізнення у часі передує появі будь якої форми пам'яті.

У птахів контакт менше диференційований, дзюбальні рухи викликаються екзогенними й ендогенними чинниками. У виборі об'єкта важливі колір і форма даного об'єкта. Наприклад, у курчат бімодальний розподіл переваги кольорів: помаранчева і блакитна області. У качат унімодальний розподіл із піком у зеленій і жовто-зеленій областях. Із плоских предметів вони кліпали круг і тим частіше, чим його розміри були ближчими до розмірів зерен і насіння.

Зорова рецепція у новонароджених ягнят забезпечує дві яскраво виражені після народження реакції: реакцію слідування за об'єктом, що віддаляється, піднімання голови і смоктальні рухи при затемненні над головою. Реакція слідування недиференціальна, тобто ягнята йдуть за кожним предметом, що віддаляється від них. Через два дні ця реакція замінюється слідуванням за членами стада або за матір'ю. Слідування супроводжується слиновиділенням із підщелепної залози.

У цуценят дистантних природжених реакцій не виявляється. Спостерігаються вибіркові контактні реакції на дотик мордочки до теплої поверхні і на подразнення мордочки шерстю. Дистантні позитивні реакції на нюховий подразник можуть бути сформовані у цуценят дуже рано (на другий день після народження), але тільки шляхом утворення натурального харчового рефлексу.

7.3. ПОСТНАТАЛЬНИЙ ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДІНКИ

Ступінь подібності поведінки молодих і дорослих тварин різний у різних видів. У деяких, наприклад в антилопи гну (*Connochaetes*), дитинчата починають слідувати за стадом уже через кілька хвилин після

народження; у цьому випадку спосіб життя молодих тварин дуже схожий на спосіб життя їхніх батьків. В інших, наприклад, у метеликів і жаб, що проходять у своєму розвитку лялечкову стадію, спосіб життя молодих особин відрізняється від способу життя дорослих.

Життєвий цикл тварини служить матеріалом для природного добору, тому для кожного виду характерна своя життєва стратегія. І якщо вплив одних генів на поведінку проявляється із самого початку розвитку, то дія інших здійснюється із затримкою.

Ранній період життя молодих хребетних – це час, коли у поведінці відбуваються дуже різкі зміни, звичайно вони є значнішими, ніж ті, що проявляються впродовж життя. Можна виділити три категорії таких змін.

По-перше, деякі форми поведінки, наявні при народженні, зникають по мірі дозрівання організму. Ця поведінка, як правило, призначена для задоволення потреб молоді тварини. Наприклад, стан тривоги у пташенят сріблястої чайки проявляється зовсім інакше, ніж у дорослих птахів. Перелякані пташенята відбігають недалеко від гнізда, ховаються у рослинності, завмирають на одному місці. Дорослі ж особини летять геть від гнізда, видаючи сигнали тривоги. Злякані пташенята є легкою здобиччю ворон та інших хижаків. Залишаючись же нерухомими, вони підсилюють можливості захисного маскування та зменшують ризик бути здобиччю.

По-друге, це поява нових поведінкових актів. Причому деякі форми поведінки проявляються тільки на певних стадіях розвитку. Іноді така поведінка розвивається без якого б то не було помітного тренування. Наприклад, голуби у певному віці починають махати крилами й непевно літати, але із практикою їхні літальні здібності поліпшуються. Однак

Д. Громан у класичному експерименті вирощував групу голубів у трубах, у яких вони не могли рухати крилами. Інша група такого ж віку розвивалася без обмежень. Коли голуби, що розвивалися на волі, досягли стадії, на якій вони могли задовільно літати, були звільнені голуби із труб. Виявилось, що останні також здатні літати відразу ж після звільнення. У мутантних курчат, позбавлених оперення, розвиваються нормальні вестибулярні рефлекси, що проявляються у рухах крил, хоча ці рефлекси зовсім марні. На перший погляд здається очевидним, що поведінка не залежить від рядових факторів, але не слід вважати, що здатність до польоту розвивається незалежно від онтогенетичних можливостей. Подібний приклад – вокалізація у голубів і домашніх курей, що досить стереотипна й проявляється на певному етапі розвитку. Вона залежить не від слухового досвіду, а від гормонального дозрівання.

І, нарешті, у ході розвитку змінюється відносна частота виконання поведінкових актів, що є у новонародженої тварини. Формування природженої рефлекторної діяльності продовжується у зв'язку з розвитком центральної нервової системи на фоні значного ускладнення цієї діяльності умовними рефlekсами.

Безліч безумовних рефlekсів, складних за протіканням, мають характер ланцюгових реакцій і формуються у порівняно пізні етапи постнатального онтогенезу і мало залежать від умовних рефlekсів.

Для вивчення формування безумовної діяльності у пізні періоди розвитку використовують методичні прийоми, щоб ізолювати у штучному середовищі тварину від дії різних чинників.

Харчування. У багатьох видів дуже важливим аспектом розвитку поведінки є вироблення харчових переваг. Багатьом тваринам доводиться вчитися того, яка їжа для них придатна. Щурята вчать вибору їжі на основі двох механізмів. Смакові особливості материнського молока дозволяють молодим тваринам довідатися, чим харчується мати, і змушують їх віддавати перевагу їжі того ж типу. Крім того, щурята звичайно вперше вживають тверду їжу поблизу дорослих тварин і тому їдять те ж, що й вони.

У цуценят позитивна реакція на роздратування мордочки шерстю виражена на другий день, навіть якщо тварина годується штучно з піпеток. Без підкріплення на 3–5-й день ця реакція зникає. Але разом із зниклими реакціями у цуценят зберігаються рухи передніми лапками, що масажують молочну залозу матері. Ця безумовна реакція, незважаючи на даремність при штучному вигодовуванні, не зменшується за своєю інтенсивністю.

У досліджах новонароджені собачата були позбавлені м'ясної їжі до 9-місячного віку. При подразненні цуценят 8–9 місяців виглядом і запахом м'яса не спостерігалось слиновиділення. Ці рефлекси виробляються у процесі індивідуального життя. Цікаво, що у віці 20–21 дня у вирощених на молочній дієті цуценят проявляється позитивна реакція на м'ясо, тобто цей рефлекс у собак як у хижаків виявляється у певний період життя, але якщо він не підкріплюється, то відбувається його ослаблення і заміщення умовними рефlekсами, виробленими при утриманні на молочній дієті.

У копитних реакція на затемнення над головою яскраво виражена на перший–третій дні життя, якщо затемнення не підкріплюється годуванням, вона зникає.

У хижаків період від харчування готовою їжею – молоком, м'ясом тощо до самостійного добування (харчування живою здобиччю) супроводжується стрибкоподібною зміною всієї системи харчових безумов-

них і умовних рефлексів. Натуральні слинні харчові рефлекси у період підкрадання до здобичі або перед їжею зникають, як це має місце у дорослих кішок. Це перетворення кошеняти на хижака відбувається у певному віці, який коливається в широких межах.

Якщо маленьке кошеня годувати спочатку мишею, порізаною на шматки, потім дати надрізану, але ще живу мишу, то можна прискорити це перетворення завдяки утворенню умовних рефлексів на мишу як джерело їжі.

Але ізольоване утримання кошенят у будинках не перешкоджає перетворенню їх на хижаків. Отже, ні наслідувальна реакція, ні вироблення спеціальних рефлексів не визначають формування реакції хижака на живу здобич.

Запасання корму гризунами – зручна модель для вивчення природжених реакцій поведінки, оскільки виникає на певному етапі постнатального розвитку і може бути зареєстрована кількісно. Ця форма діяльності з'являється в окремих видів у різні сезони року.

При відділенні молодняку від матері або при утриманні тварин на рідкому кормі можна спостерігати формування реакції запасання до 65-ї доби життя. Тобто рефлекси мають безумовний характер.

Отже, значна кількість природжених актів розвиваються і зникають незалежно від дії чинників зовнішнього середовища у процесі індивідуального розвитку.

Оборонні реакції. Особливості оборонних реакцій, типові для виду, виявляються на визначених і порівняно пізніх етапах постнатального онтогенезу. Наприклад, відхилення голови або «зжмурювання» у кішок, відхилення або завмирання у шурів, обтрушування або узагальнена рухова реакція у кроликів і морських свинок.

Специфічні особливості терморегуляції. Специфічні особливості хімічної терморегуляції у ссавців (гризунів, хижих, мавп), відсутні не тільки відразу після народження, а й у ранній постнатальний період, відповідний тісному контакту тварини з матір'ю, з'являються під час переходу тварин до самостійного харчування та існування.

Реакція на дію зовнішніх чинників. Специфічна реакція на дію природних чинників зовнішнього середовища (підйом у гори, дію сонячного опромінювання) з'являється у молодняку сільськогосподарських тварин на пізніх стадіях постнатального онтогенезу.

Таким чином, роль природжених і набутих елементів поведінки у різних видів тварин різна. Практично натуральні (тобто ті, що входять в життєвий стереотип тварини) умовні рефлекси можуть бути утворені на будь-який подразник. У природних умовах можна виділити ті з них, утворення яких є обов'язковим для даного виду. Ці явища можна ви-

ділити як особливу форму навчання і пам'яті – форму облігатного навчання.

Спів птахів. Складність взаємодій генотипу з факторами індивідуального досвіду ніде не виступає так ясно, як при вивченні онтогенезу співу в птахів. Чи є пісня вродженою або набутою навичкою?

Голосові звуки, що так дивовижно видають птахи, поділяють на два типи: крики та пісні. Крики – це короткі, досить прості сигнали, які звичайно видають особини обох статей у будь-який час року і які майже однакові у всіх представників виду. На відміну від цього пісні мають більш складний акустичний діапазон. Найчастіше їх «виконують» самці у період залицяння, захисту території або в обох випадках. Вони часто мають сезонний характер і виявляють значну індивідуальну мінливість.

У представників більшості видів птахів онтогенез співу звичайно не вимагає специфічних умов середовища, отож переважає вплив генетичних факторів. Розвиток вокального репертуару в домашніх півнів і кільчастих горлиць належить до цього типу. В обох випадках вокальний репертуар дорослої особини розвивається навіть тоді, коли птахів вирощують у повній ізоляції від інших особин того ж виду. Навіть позбавлення слуху мало впливає на онтогенез співу. У європейських зозул і волячих птахів, що відкладають яйця у гнізда інших видів (гніздовий паразитизм), потомство не має потреби в тому, щоб чути пісню свого виду. Це має великий еволюційний сенс.

Більшість птахів здатні шляхом наслідування навчитися значної кількості різних пісень. Добре відомо, що такі види як пересмішники та австралійські лірохвости імітують голоси інших видів, але тільки у природних умовах. Інші птахи, у тому числі деякі папуги, імітують безліч різних пісень при утриманні у неволі, але, очевидно, рідко роблять це у природі.

Ще одну варіацію на цю тему ми знаходимо у видів, які навчаються своєї пісні від самця, що виховав, – це може бути як рідний батько, так і чужий. Модель визначається «соціальним зв'язком». До таких видів належать снігур і зеброві амадини. Снігурів, яких вигодує людина, можна навчити свистіти, а ті, яких вирощують канарки, співають пісні канарок.

Співочі горобці успадковують свого роду «матрицю». Ця матриця являє собою «систему дізнавання», що дозволяє птахові визначати, яка пісня «правильна». Передбачається, що коли пташеня співає пісню уперше, вона «перевіряється» на відповідність матриці й поступово вдосконалюється при постійному звірянні з нею, доти, поки не вийде нормальна пісня дорослої особини. Птах здатний удосконалювати свою видоспецифічну пісню при утриманні в ізоляції.

Деякі види можуть повністю відтворювати видоспецифічну пісню, ніколи не чувши спів інших особин, а деякі повинні його чути. Наприклад, пісні інших видів майже не впливають на розвиток співу білоголової горобиної вівсьянки. Ці птахи наділені свого роду «матрицею», що нечутлива до пісень інших птахів, але змінюється під впливом видоспецифічного співу. Звуконаслідування у шпака-майни у природних умовах характеризується подібною ж специфічністю. Майни не тільки не успадковують звуки птахів інших видів, а і, як з'ясувалося, вибірково реагують тільки на звукові елементи особин своєї статі.

Пізнавання та розрізнення родичів. Різні види птахів розрізняються відносно розпізнавання інших особин. Очевидно, воно не характерне для денних територіальних співочих птахів. Молоді зграйні птахи, такі як курчата й каченята, здатні добре розрізняти своїх матерів і слідувати за ними.

Індивідуальне розрізнення родичів у дорослих зграйних птахів дуже важливе у зв'язку зі створенням ієрархії домінування. У курей найбільш імовірною основою індивідуального розрізнення служить гребінь разом із дзьобом або сережками.

У деяких випадках поведінкові ознаки служать єдиним критерієм для розрізнення тварин, що належать до різних видів. Один із прикладів ми знаходимо у світляків. Самці різних видів під час польотів приваблюють самок видоспецифічними світловими сигналами, а самки вибірково реагують тільки на спалахи, що виробляються самцями їхнього власного виду.

7.4. ВПЛИВ ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ НА ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДІНКИ

Події, що відбуваються у навколишньому середовищі у певні моменти розвитку, можуть мати величезне значення для подальшої поведінки особини.

Відображення або імпринтинг

Імпринтинг у птахів, його фізіологічні механізми. У ранньому періоді розвитку практично у всіх видів тварин існують так звані критичні періоди, коли молодий організм для нормального розвитку повинен піддаватися певній дії середовища. Найвідомішим прикладом цього феномену є відображення, або імпринтинг. *Імпринтинг* – особлива

спеціалізована форма навчання, що проявляється під час критичного (чутливого) періоду розвитку тварини чи птаха.

На відміну від звичних форм навчання, що відбувається впродовж усього життя тварини, ця форма набуття індивідуального досвіду приурочена до строго визначеного, «чутливого» періоду онтогенезу. У цей період тварина «фіксує», «відображає» подразник, на який згодом здійснюватиметься та або інша природжена реакція. Це явище було відоме досить давно, але К. Лоренц перший повно описав, а головне, визначив його роль у формуванні поведінкового акту. Імпринтинг досліджували головним чином у вивідкових птахів і птахів тих видів, що вилупляються зрілими, оскільки значну кількість елементів поведінки можна оцінювати саме у них. Проте схожі з імпринтингом явища спостерігалися і у незрілонароджених тварин, наприклад, реакція слідування за матір'ю добре відома у копитних, землерийок і навіть у бурого ведмеда.

Відображення вважається специфічним видом навчання, дуже важливим для формування в онтогенезі індивідуальних адаптацій. Воно полягає у тому, що молода тварина або птах починає рухатися за тією твариною (або предметом), які потрапили у поле його уваги у перші години після появи на світ. Як говорить про це Д. Мак-Фарленд, імпринтинг – це «...зовсім нерозбірлива прихильність до рухомих об'єктів». Вважається, що існує імпринтинг двох типів – відображення прихильності і статеве відображення. Хоча такий розподіл дещо умовний, його слід аналізувати за допомогою різних підходів. Класичний приклад відображення – формування реакції слідування за матір'ю у пташенят вивідкових птахів, або, за сучасною термінологією, відображення прихильності. Ця реакція сама по собі природжена. Відображення прихильності звичайно досліджують, аналізуючи етіологічні і фізіологічні закономірності власне реакції слідування. Найчастіше для цього використовують пташенят вивідкових птахів (рис. 7.4.1).

Спеціальні експерименти були проведені американським дослідником Е. Хессом. Поява пташенят з яйця відбувається у темряві. Вперше вони одержують зоровий досвід на експериментальному майданчику, куди їх можна поміщати в тому або іншому віці, і де на спеціальній круглій доріжці їм демонструють той або інший об'єкт. Об'єкт може переміщатися з різною швидкістю, так що реакція слідування за ним у експериментального пташеняти може бути охарактеризована кількісно. Рухомим предметом може бути опудало птаха, коробка або що-небудь ще. Чим яскравіший цей предмет, тим сильнішу реакцію слідування він викликає. Так, наприклад, К. Лоренц, вирощуючи різних представників гусеподібних в ізоляції від родичів у перебігу першого тижня життя, відзначив, що такі птахи краще рухаються за людьми, а не за особина-

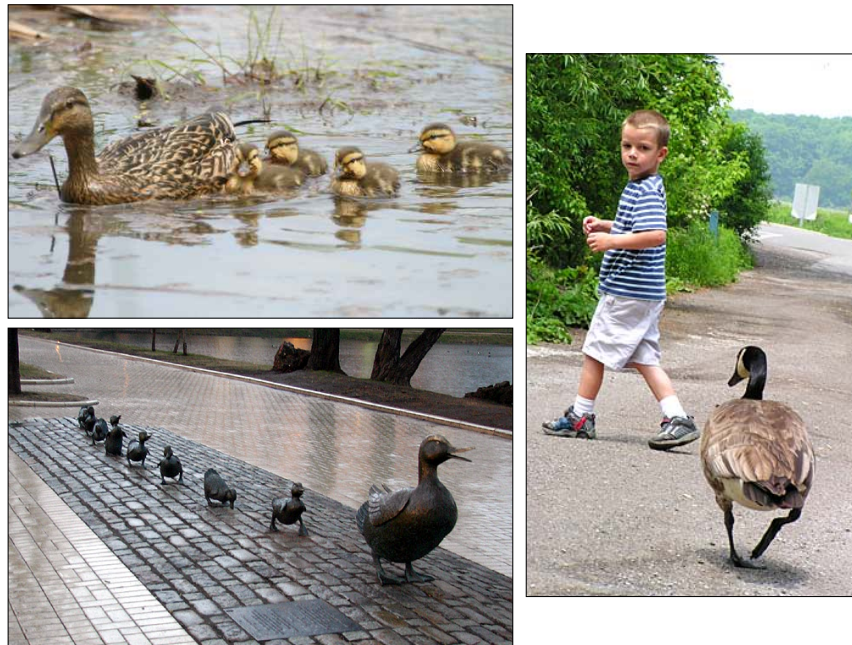


Рис. 7.4.1. Імпринтинг у птахів

ми свого виду. Більшість із них постійно трималася перед дверима його дому і намагалася йти за людьми, що виходять з нього. Зміцненню реакції сприяють також звуки, які супроводжують переміщення предмета.

Більш досконале дослідження показало, що сенсорні подразники, які сприймає молодий птах, викликають відображення, що має різну «стійкість». Так, відображення «природних» подразників, або «стимул-об'єктів», тобто тих об'єктів, з якими даний вид взаємодіє у природному середовищі, відбувається швидше, ніж штучних. Це примушує припускати існування генетично детермінованої «передготовності» до відображення певних стимулів. Крім того, відображення штучних, лабораторних об'єктів іноді виявляється неміцним. Досліди Е. Хесса показали, що каченята, у яких відбулося відображення на людину (контакт тривав 20 годин безперервно), все-таки скоріше рухалися за живою качкою навіть після короткого періоду (1,5 години) контакту з нею.

Дослідження поведінки качок показало, що активний обмін акустичними сигналами між зародками і матір'ю є одним із чинників, завдяки якому імпринтинг природних стимул-об'єктів виявляється міц-

нішим: маленькі каченята виявляються вже «налаштованими» на певні аудіометричні характеристики материнського сигналу. Аналізуючи явище відображення і його роль у формуванні поведінки, К. Лоренц звертає увагу на його схожість із процесом диференціювання органів у ембріонагу. В обох випадках наявність чутливого періоду – необхідна умова для здійснення певної реакції формоутворення.

Дані лабораторних експериментів підтвердили первинні положення К. Лоренца про те, що існує певний період після вилуплення пташеняти (або народження дитинчати), в перебігу якого відображення може відбутися. У каченят готовність до відображення досягає максимуму в період від 13 до 16 годин життя. У раніші і у пізніші терміни пред'явлення такому пташеняті стимул-об'єктів виявляється менш ефективним. Подібні періоди підвищеної чутливості, які мають важливу роль у формуванні поведінки дорослої особи, виявляються у ссавців.

В успішності відображення істотну роль виконує специфічна зорова активація. В лабораторних експериментах було показано, що у курчат, підданих дії світла відразу після вилуплення, реактивність на пред'явлені їм предмети вища, ніж у курчат, що перебували у темноті. При утриманні курчати в ізоляції реактивність його відносно об'єктів відображення зберігається довше. Цей феномен пояснюють тим, що у групі курчат відбувається відображення одне одного. Спостереження у природі підтверджують, що, наприклад, у деревної крякви пташенята покидають гніздо у момент піку чутливого періоду, а взаємне «імпринтування» забезпечує їх безпеку. Якщо безпосередньо за матір'ю слідує тільки частина виводка, то решта пташенят біжить одне за одним.

К. Лоренц вказував, що за своїми властивостями відображення істотно відрізняється від звичного асоціативного навчання, перш за все тим, що воно відбувається у визначений, достатньо вузько обмежений період онтогенезу. Друга відмінність полягає у тому, що ефект відображення є незворотним і в звичних умовах не згасає. У зв'язку з цим відображення птахом особи чужого виду може повністю дезорганізувати його суспільну поведінку в майбутньому. Характерно також, що реакція слідування проявляється не тільки при появі конкретної особи (або предмета), яку відобразив у відповідний період молодий птах, але і будь-яких особин того ж виду або предметів того ж типу, що і об'єкт відображення.

У досліджах англійського ученого П. Бейтсона було показано, що імпринтинг у курчат проходив успішніше, якщо об'єкт відображення мав те ж забарвлення, що і стіни приміщення, де вони утримувалися до початку досліду. Вважають, що у фізіологічному механізмі імпринтингу певну роль виконує здатність пташеняти відрізнити знайоме від

незнайомого. Значна роль в роботі такого механізму належить видоспецифічній та генетичній схильності до відображення, а також, можливо, пренатальному досвіду.

Вважається, що сам факт здійснення відображення веде до закінчення чутливого періоду, яке співпадає не випадково. У молодих тварин і птахів стан страху виникає при їх зустрічі з незнайомими об'єктами, і у протилежність тому, як це буває при відображенні, вони прагнуть уникати нових предметів. Можна вважати, що в основі такої «реципрокності» лежить якась загальна ланка нервових механізмів обох процесів – відображення і реакції уникнення.

Формування здатності до видоспецифічної пісні (популярний об'єкт вивчення відносної ролі генів і середовища у поведінці) у багатьох видів птахів також пов'язане зі сприйняттям певних акустичних сигналів у особливі періоди специфічно підвищеної чутливості до них.

Багато дослідників вважають, що для прояву імпринтингу як особливого виду навчання дуже важливі природжені схильності конкретного виду. Очевидно що, пташеня, яке нещодавно вилупилося, запам'ятовує даний стимул-об'єкт, тобто у нього відбувається фіксація сліду пам'яті. Індивідуальний досвід такого пташеняти (історія його взаємодії із зовнішнім середовищем) піддається експериментальному контролю: наприклад, пташеня можна утримувати у темноті і показувати йому тільки певні предмети протягом фіксованого часу. Експериментально вдалося ідентифікувати ділянку мозку курчати, яка активується у результаті одномоментного «акту імпринтингу», а також визначити умови оптимальної фіксації сліду пам'яті.

В експериментах, детально описаних у монографії англійського вченого Р. Хорна, було показано, що у процесі імпринтингу активується певна ділянка переднього мозку курчати. Як відомо, будова переднього мозку птахів інша, ніж у ссавців. З кіркових структур у них є тільки гомолог старої і стародавньої кори ссавців, а нова кора повністю відсутня. Півкулі переднього мозку птахів зайняті утвореннями ядерного типу, частина з них гомологічна базальним гангліям ссавців, зокрема смугастому тілу, і виконує ті ж функції, а решта розглядаються як функціональні аналоги нової кори.

Стріатум птахів і за морфологічними ознаками, і за функціями чітко поділяється на декілька відділів. Середній (тобто медіальний) відділ і медіо-вентральний гіперстріатум (МВГ) пов'язані з відображенням, що з'ясовано різними методами. По-перше, проводилися дослідження «розщеплення» мозку: та половина мозку, яка вимикалася з роботи і не одержувала інформації про стимул-об'єкт, не показувала ознак активації, тоді як у працюючій півкулі вибірково збуджувався МВГ. По-друге,

вибіркова участь саме МВГ у фіксації сліду пам'яті про одиничну подію – сприйняття об'єкта, що імпринтується, – була доведена методом радіоавтографії. Тварині вводять речовину, мічену радіоактивним ізотопом, наприклад, С-урацилом, а на радіоавтографах (відбитках зрізів мозку) оцінюють включення цієї речовини у РНК.

Інтенсивніша активність клітин, у тому числі й нейронів, супроводжується інтенсивнішим їх міченням. Метод 2-дезоксиглюкози також заснований на накопиченні радіоактивного ізотопу в тканині мозку: в організм вводиться 2-дезоксиглюкоза, яка спочатку використовується клітиною як глюкоза, але не зазнає повного метаболізму і накопичується у ній. Радіоактивний ізотоп дозволяє виявляти таке накопичення, яке зростає із збільшенням інтенсивності енергетичного обміну даної клітини або даної області мозку.

Обидва методи достатньо переконливо показали, що саме МВГ – це ділянка мозку, критично важлива для здійснення імпринтингу в молодих курчат. Традиційний метод руйнування цього відділу також показав, що для відображення необхідна цілісність МВГ. Спонтанна електрична активність нейронів МВГ негативно корелювала з активністю наближення до стимул-об'єкта при відображенні: чим ближче до об'єкта відображення – коробки – перебувало курча, тим нижчою була частота розрядів нейронів, хоча для нейронів інших відділів мозку подібної залежності не знайдено. Р. Хорн показав, що у курчат, які навчилися наближатися до експериментального об'єкта, специфічно змінювалася структура синапсів МВГ, причому характер змін був таким же, як і при інших формах навчання.

Таким чином, з одного боку, аналіз процесу імпринтингу допомагає досліджувати фізіологічні й біохімічні закономірності навчання і пам'яті. З іншого боку, імпринтинг – це феномен, що виконує важливу функцію у житті особини і виду в цілому. Як правило, він спостерігається у видів, для яких прихильність до батьків, до сімейної групи, а також до особини протилежної статі складає істотний аспект соціальної організації. У деяких видів чутливий період для статевої прихильності є пізнішим. У дослідях П. Бейтсона, проведених на вивідкових птахів різних видів, показано, що особина вчиться пізнавати своїх побратимів тоді, коли вони вже набули ознак молодих особин даного виду. Згодом це полегшує взаємне пізнавання особин.

Статевий імпринтинг – явище, яке виражається у тому, що дана доросла тварина адресує свою статеву поведінку особинам, контакт з якими відбувся у неї в ранньому періоді онтогенезу. Експерименти показали, що відображення прихильності і статеве відображення не ідентичні і розрізняються, щонайменше, термінами настання чутливих пе-

ріодів. Статевий імпринтинг досліджують як у вивідкових видів птахів, так і у тих, що народжуються незрілими. Тестування переваги статевого партнера проводять після досягнення піддослідним птахом зрілого віку.

Для дослідження статевого імпринтингу птаха вирощують або з особинами свого виду, але відмінними за забарвленням (такі експерименти проводили зі сніжними гусьми, в'юрками, голубами), або з особинами інших видів. У самців і самок індиків відмічали формування статевого імпринтингу на людину. Німецький дослідник К. Іммельман у дослідях із в'юрками поміщав одне яйце, наприклад, зебрової амадини (рис. 7.4.2), у кладку іншого виду – бенгальської амадини. Вихований таким чином самець зебрової амадини до закінчення гніздового періоду утримувався в ізоляції аж до статевої зрілості.

При тестуванні такий самець усі залицяння адресував самці бенгальської амадини, тобто виду, до якого належали птахи, що виростили його.

Статевий імпринтинг знаходить деяку міру «зворотності». Якщо такого усиновленого самця примусово з'єднати і самками свого виду, то врешті-решт спарування відбудеться, і самець братиме участь у вихованні нащадків. Проте якщо самцю ще раз дати можливість вибрати самку, то він знову вибере ту, що належить до виду його прийомних батьків. Хрестоматійний приклад такого аномального статевого відображення – це випадок, коли



Рис. 7.4.2. Амадина зеброва

самець зебрової амадини адресував залицяння руці людини, яка його «виростила», й ігнорував самок свого виду. У гусей і качок самці й самки видів-вихователів «відображаються» вихованцями по-різному, причому раціонального пояснення цьому феномену поки що немає.

Імпринтинг у ссавців. Феномени, багато в чому схожі з відображенням, знайдені також у ссавців. Найвиразніше їх можна спостерігати у зрілонароджених видів (по аналогії з вивідковими птахами). Це, наприклад, копитні, а серед гризунів – морські свинки. Ягня (або козеня), що тільки народилося, слідуватиме за людиною, якщо та почала поїти його із соски, а дитинча не мало контакту з матір'ю. Навіть у дорослому стані така тварина реагуватиме на цю людину особливим чином – наполегливо ітиме за нею.

Таким чином, поведінка дорослої особини, точніше, її стосунки з родичами, виявляється сильно видозміненою через особливості її контактів у короткий період раннього онтогенезу.

Реакція слідування як одна з найважливіших адаптацій раннього онтогенезу описана у бурого ведмедя в унікальних дослідях В. Пажетнова (рис. 7.4.3).



Рис. 7.4.3. Ведмежата з матір'ю

У формуванні поведінки ссавців важлива роль належить нюху, і в розвитку відображення прихильності важливі нюхові сигнали, одержані у ранньому віці. Вони визначають поведінку дорослої тварини. Показано, наприклад, що для мишей, щурів і свинок привабливіші такі статеві партнери, чий запах більше схожий на запахи їх кубла.

Тваринники знають, що вівця або коза, які не мали хоча б короткого контакту з дитинчам відразу після народження, не проявлять до нього материнської турботи. У деяких випадках це навіть супроводжується гальмуванням лактації.

Відображення прихильності та схожі з ним явища беруть участь у формуванні суспільної поведінки ссавців. Краще за все вивчені особливі чутливі періоди, важливі для подальшої «соціалізації», у хижих, особливо у домашнього собаки. Існування таких періодів давно відомо всім собаківникам-практикам і любителям. Першою узагальнювальною працею з генетики і розвитку поведінки собак була книга американських дослідників Р. Скотта і Дж. Фуллера. Нормальні соціальні контакти молодого собаки формуються у віці від 3 до 10 тижнів. Якщо вирощувати цуценят в ізоляції до 14 тижнів, то надалі вони не зможуть

нормально реагувати на родичів. Якщо пригадати проведені у павловській лабораторії досліди Ф. Майорова та С. Виржиковського з ізольованого виховання цуценят, то очевидно, що у таких випадках порушеною виявляється поведінка у цілому, а не тільки здатність таких тварин до соціальних контактів. Ці тварини вирізнялися крайньою боязкістю, і виробити у них умовні рефлекси, що легко формувалися у нормальних собак, було практично неможливо.

Також існує період і для формування нормальних контактів собаки з людиною, основа яких лежить в особливостях видоспецифічної суспільної поведінки цих тварин.

Біологічні механізми підвищеної чутливості тварин до певного досвіду в ранньому онтогенезі (чутливі періоди для імпринтингу) досліджуються за допомогою різних сучасних методів.

Феномен чутливого періоду є окремим випадком більш загального явища – існування стадій розвитку організму, чутливого до тієї або іншої зовнішньої дії. Слід зазначити, що є значна кількість експериментальних даних, з яких виходить, що дія ряду чинників на онтогенез організму викликає у дорослих особин значні і стійкі зміни поведінки. До них належать подразники, що викликають стрес, зміни (збіднення або збагачення) умов утримання тварин, короткочасна дія фармакологічних речовин. Ці фактори впливають на здатність до навчання, рівень рухової активності та орієнтовно-дослідницьких реакцій тварин. Певні чинники впливають і на розвиток гормональної сфери ссавців, зокрема зміна рівня статевих гормонів у пренатальний період і відразу після народження видозмінює статеву поведінку дорослих. Максимальна чутливість щурят і мишей до введення статевих гормонів буває у віці 1–2 днів. Так, наприклад, якщо в цьому віці самку піддати дії тестостерону, то відбувається так зване маскування поведінки, причому видозміненими по чоловічому типу виявляються не тільки статеві поведінка, а й рівень агресивності таких тварин.

Відповідно до еволюційної теорії, відображення сприяє тому, щоб батьки вирощували тільки власних нащадків, а спаровування відбувалося б лише між особинами одного виду.

7.5. ВПЛИВ РАНЬОГО ДОСВІДУ НА ПОДАЛЬШУ ПОВЕДІНКУ ТВАРИН

При розведенні й утриманні тварин у лабораторних умовах вони з самого народження піддаються додатковому впливу з боку працівників віварію і дослідників. Іноді ці дії з боку людей здаються дуже слабкими,

7.5. Вплив раннього досвіду на подальшу поведінку тварин

але вони мають наслідки у подальшому розвитку організмів. Розглянемо це на прикладі двох, на перший погляд, досить звичних процедур.

«Хендлінг» та «джентлінг»

Приєм дослідження «хендлінг» полягає у тому, що зразу після народження дитинчат (мишей, щурів) прибирають поодиноці з клітки від матері, беруть у руки (рис. 7.5.1) на три хвилини, а потім повертають назад. Повторюють цю процедуру щодня у різні періоди розвитку тварини. Зрілих тварин досліджують, застосовуючи психологічні і фізіологічні прийоми. Встановлюють критичний період, тобто той, коли описані дії найбільше впливають на дорослий організм, особливо на навчання. Навчання уникнення краще вдається у щурів, що піддалися хендлінгу. Цей ефект можна спостерігати у щурів, які підлягали цій процедурі протягом перших трьох тижнів життя, але він відсутній у тварин у віці 50–70 днів.



Рис. 7.5.1. а – перед процедурою; б – звичка залишилася

Щури, що піддалися хендлінгу протягом перших 20 днів, виявилися менш емоційними при віднятті від матері і менш боязкими. Такі тварини у дорослому стані мають тривалішу орієнтовну реакцію, у них посилюється поведінка пошуку стимулу у відповідь на ускладнення навколишнього середовища, вони швидше вступають у боротьбу.

Основним методом короткочасної дії на щурів після відняття їх від матері є процедура «джентлінг», уперше запропонована А. Бернштейном. Експериментатор тримає новонароджену тварину в лівій руці напроти своїх грудей і погладжує спинку правою рукою від голови до хвоста, роблячи приблизно 50 погладжувальних за хвилину. Ця процедура виконується один раз на день і продовжується 10 хвилин. Це є неадекватним методом подразнення і відображення загального явища приру-

чення тварин. У подальшому експериментальні щурята навчаються вирішувати проблеми розрізнення швидше, ніж контрольні. Після навчання тварин перевіряють на закріплення ефекту. Щури, яких продовжували погладжувати, робили менше помилок, ніж ті, яких не гладили.

Обидві ці процедури до відняття від матері сприяють збільшенню ваги тварини і рівня виживання, прискорюють розвиток, послаблюють емоційну реактивність, поліпшують результати навчання. У цих тварин стають більш адекватними реакції на стрес. Наприклад, при переміщенні тварин у нову обстановку вони реагують помірним викидом кортикостероїдів, хоча і в ситуаціях із фізичною загрозою у них виникає інтенсивніша реакція надниркових залоз, ніж у контрольних тварин. Дж. Тепп і Х. Марковіц порівнювали мозок щурів, що піддалися стимуляції, і тих, які у перші десять днів життя ніяким діям не піддавалися. В експериментальних тварин вага підкіркових відділів мозку була більшою, а рівень ацетилхоліну – нижчий. У щурів, вирощених в ускладненому середовищі, відмічалася зміна ряду мозкових показників, зокрема збільшення ваги кори, підвищення активності ацетилхолінергестерази, збільшення товщини кори і сильніше галуження дендритів нервових клітин (M. Rosenzweig, W. Greenough).

Якщо починати проводити процедури «джентлінг» та «хендлінг» після відняття від матері, вони не впливають на подальшу поведінку дорослих тварин, тобто не мають сенсу.

Підводячи підсумок, зазначимо, що онтогенетичні зміни можна простежити упродовж усього життя тварини. В ембріональному розвитку характерна спонтанна рухова активність.

Імпринтинг найбільш ефективний у короткий чутливий період. Ранній досвід суттєво впливає на подальшу поведінку тварин.

8. ПРОЦЕСИ НАВЧАННЯ

У більшості тварин (за винятком примітивних форм, у яких відсутня нервова система) поведінка пов'язана з навчанням. Воно не передається спадково. *Навчання* – це адаптивна зміна індивідуальної поведінки у результаті попереднього досвіду. Більшість етологів в основу визначення поняття «навчання» покладають принцип виключення. *Навчання* – модифікація поведінки, яка виникає у результаті індивідуального досвіду особини, а не є наслідком зростання, дозрівання, старіння організму або наслідком стомлення.

Деякі етологи вважають, що запропоноване визначення навчання («виконання набутої реакції») біхевіористське, і пропонують більш широке визначення поняття «навчання». Припускають, що в організмі може відбутися якась зміна, яка створила потенційну основу для модифікованої поведінки, але ця зміна ніколи не виявиться у зовнішніх умовах. Згідно із запропонованою точкою зору, навчання – це зміна потенційних можливостей поведінки.

Навчання у тварин різних систематичних груп має якісні відмінності. Проте зоопсихологи-біхевіористи сформулювали «загальні закономірності навчання»:

1) **«закон ефекту» Торндайка.** Для реакції, за якою йде винагороду або стан задоволення, вірогідність повторення зростає, а для реакції, що викликає шкідливий або неприємний наслідок, вірогідність повторення знижується;

2) **принцип найменшого зусилля Скіннера.** Тварини прагнуть отримати винагороду найшвидшим і найзручнішим способом;

3) **закон інстинктивного зсуву вивченої поведінки** (сформульований подружжям Бреланд – американськими зоопсихологами). «Вивчена поведінка зміщується у бік інстинктивного завжди, коли сильні природжені інстинкти тварини схожі з умовною реакцією». Закон підкріплення недостатній для того, щоб подолати природжені тенденції до певних видів поведінки;

4) **закон Йеркса–Додсона.** Найбільш успішне навчання відбувається при оптимальній мотивації. Якщо мотивація перевищить оптимум, навчання відбуватиметься повільніше і зросте кількість помилок.

У зоопсихології є два підходи до класифікації навчання.

Перший з них належить Е. Толмену і заснований на усвідомленні того факту, що механізми навчання різні у представників різних

систематичних груп. (Підтвердженням цьому може виступати, наприклад, поведінка голубів, що розрізняють складні фігури швидше за людей і іншими способами).

Другий підхід припускає, що все різноманіття вивченої поведінки можна звести до декількох основних типів. Такі класифікації У. Торпа, Ж. Годфруа, Ж. Фабра. Перша складність полягає у визначенні рівня, на якому повинен проводитися аналіз. Ймовірно, на субклітинному рівні вивчена поведінка найрізніших типів може описуватися одними і тими ж процесами. На фізіологічному рівні різноманіття вивченої поведінки можна так само звести до двох процесів: короткочасного і довготривалого зберігання слідів пам'яті. Можна звести всі види навчання тварин до безумовних і умовних рефлексів.

Воно здійснюється у різних видів і за різних обставин по-різному, але його стійкість залежить від пам'яті – здатності зберігати і «витагувати» інформацію з попереднього досвіду. Без пам'яті навчання неможливе.

Питання про навчання можна розглядати у різних контекстах: у чисто описовому плані, як критичний аспект розвитку, як один із важливих механізмів регуляції поведінки, як продукт еволюційної історії або як адаптацію. Залежно від бажаного акценту матеріал з навчання може бути поміщений у будь-який з основних розділів книги. Він так само стосується всіх тем, розглянутих вище.

8.1. ЕВОЛЮЦІЙНІ ТА ВІКОВІ АСПЕКТИ НАВЧАННЯ

У результаті навчання в поведінці відбуваються суттєві зміни. До них можна віднести появу нових поведінкових актів, появу поведінкових реакцій на нові стимули, зміну вірогідності, або форми відповіді, що не була характерна раніше. Ці зміни відбуваються назавжди, хоча вивчена поведінка може загаснути або гальмуватися, але тварина ніколи не повернеться до свого колишнього стану. На думку Д. Мак-Фарленда, уявна втрата навички насправді є виробленим гальмуванням попереднього навчання. Останнє змінює психологічну структуру тварини і тим самим може, мабуть, змінити її пристосованість. Процеси навчання, піддаючись природному відбору, адаптивні і збільшують пристосованість тварини. При незмінності властивостей середовища реакції мають стереотипний, природжений характер. Наприклад, антигравітаційні рефлекси на земне тяжіння є універсальними, стійкими і стереотипними. Деякі властивості середовища міняються на основі добових, місячних або сезонних циклів, але навчання тварин у цьому випадку не відбува-

ється. Зміни в поведінці тварин здійснюються за рахунок акліматизації або під дією біологічного годинника (тобто за рахунок наперед запрограмованих змін своєї структури).

Зміни протягом життя тварини можуть бути передбачені з погляду еволюційних позицій. В деяких випадках поведінка тварини міняється при дозріванні без участі навчання, проте іноді для цього навчання необхідне, але є наперед запрограмованим (тобто відбувається на певній стадії розвитку тварини). Здібність до навчання з віком підвищується. Наприклад, доросла каракатиця набагато швидше, ніж молода, припиняє напад на недосягну приманку, що міститься у пробірці (M. Wells). Але між віком і здібністю до навчання не існує простої залежності. Численні етологічні дослідження Р. Кірбі і Дж. Кімбл показали, що швидкість навчання простих завдань практично не залежить від віку, тоді як здібність до збереження навички з віком підвищується. Але це не означає, що досвід навчання в ранньому віці менш істотний, ніж у дорослих (Дж. Кімбл). З одного боку, при нормальному розвитку відбувається послідовне вироблення пов'язаних між собою реакцій, отже, невдача при виробленні якоїсь однієї з них може негативно позначитися на подальшому формуванні інших. З іншого боку, випадковий досвід може відіграти роль підкріплення і сприяти збереженню і набуттю в ранньому віці умовної реакції страху або уникнення.

Здібність до навчання складніших завдань з віком помітно змінюється. Подібні відомості із цього приводу були одержані на приматах. Наприклад, Н. Zippelius, W. Schleidt показали, що у макак швидкість розрізнення кольорів і яскравості після 20–30-го дня життя мало змінюється, проте здібності до виконання завдань на диференціювання розміру, форми і глибини продовжують підвищуватися до 90–120-го дня. Формування установки навчання однорічних тварин нижче, ніж дорослих.

Розглядаючи основи вікових змін здібності до навчання, потрібно зазначити, що на ранніх стадіях розвитку вона може бути обмежена зростанням і розвитком нервової системи або ефекторів. Наприклад, розвиток поведінки у кошенят і швидкість формування умовних реакцій у цуценят йдуть паралельно процесу мієлінізації в нервовій системі. В інших випадках швидкість навчання може залежати від розвитку перцептивних здібностей, або від зміни репертуару реакцій організму.

Інша проблема полягає у тому, що з віком відбуваються зміни допитливості і наполегливості. W. Welker знайшов, що молоді шимпанзе (у віці від одного до двох років) проявляють більше зацікавленості до невеликих рухомих предметів, ніж дорослі тварини. Первинна реактивність у 3–4-літніх і 7–8-літніх мавп однакова, але в останніх вона слабшає значно швидше.

Ряд дослідників вивчали вплив умов вирощування тварин на окремі аспекти здібності до навчання у більш пізньому віці. Так, щури і собаки, вирощені в умовах без обмежень, краще навчалися в лабіринті і в інших тестах на навчання, ніж тварини, вирощені в умовах з різного роду обмеженнями. Тут виконує роль безліч чинників, але один із них – велика новизна експериментальної ситуації у тварин, вирощених в умовах обмеження; це викликає у них розвиненішу реакцію страху.

Вплив пошкоджень мозку на здібність до навчання залежить від віку тварини та її раннього досвіду. Y. Tsang знайшов, що операція, зроблена на мозку щура в ранньому віці, позначається менше, ніж та ж операція, але проведена у старшому віці.

8.2. КЛАСИФІКАЦІЯ ФОРМ НАВЧАННЯ

Форми навчання тварин досить різноманітні і тому існує цілий ряд їх класифікацій.

Зокрема, З. Зоріна та І. Полетаєва, на основі даних О. Меннінга, Д. Дьусбері, Р. Томаса, Дж. Пірсу та ін., пропонують таку класифікацію форм індивідуально-пристосувальної діяльності тварин.

1. Неасоціативне навчання:

- сенсифілізація;
- звикання.

2. Асоціативне навчання:

- класичні умовні рефлекси;
- інструментальні умовні рефлекси.

3. Когнітивні процеси:

- латентне навчання;
- вибір за зразком;
- навчання, засноване на уявленнях про простір, порядок стимулів, час, число.

В. Торп виділяє дві групи процесів, пов'язані з навчанням: неасоціативне й асоціативне, при цьому в поняття «асоціативне» він включає і ті типи, які у попередніх авторів розглядаються як когнітивні.

Неасоціативне навчання полягає в ослабленні реакції при повторних пред'явленнях подразника.

Здібність до навчання базується на властивій центральній нервовій системі пластичності, яка виявляється у здатності системи змінювати реакції на подразник, що повторюється багато разів, а також у випадках його спільної дії з іншими чинниками. Пластичність може мати різну спрямованість: чутливість до подразника може підвищуватися (це

явище називається сенсифілізацією) або знижуватися (тоді говорять про звикання).

Звикання і сенсифілізація належать до найпримітивніших видів реакцій, що індивідуально виробляються. *Сенсифілізацією* називається підвищення чутливості організму до дії якого-небудь агента. Як приклад сенсифілізації можна навести алергію, коли підвищується чутливість до певних хімічних стимулів, звичайно нешкідливих, але у сенсифілізованих організмів здатних викликати цілий комплекс патологічних реакцій. Сенсифілізацією називають три типи реакцій, що суттєво відрізняються. Головне, а може і єдине, що їх об'єднує, – це підвищення збудливості організму до певних подразників.

До першого типу реакції відносять модифікацію поведінки, що виникає під впливом будь-якого стимулу. Яскравим прикладом такого роду може служити так зване навчання інфузорій.

У звичних умовах інфузорії-туфельки пересуваються у воді ніби поштовхами. Їх рухи мають хаотичний характер. Ніяких закономірностей і анінайменшої цілеспрямованості у поведінці інфузорій не спостерігається.

Якщо ж інфузорію перенести в невелику ємність, що має форму кола, завбільшки не більше 1 мм і діаметром 3–5 мм, то її поведінка різко зміниться. Спочатку вона хаотично рухатиметься по ємності, зрідка натикаючись на її стінки. Через деякий час рухи інфузорії наберуть упорядкованого характеру і вона рухатиметься по цілком певній траєкторії:

- у круглому акваріумі це буде майже правильним восьмикутником;
- у квадратному – квадрат, розташований криво відносно стінок акваріума;
- у п'ятикутному – п'ятикутник і т. д.

При цьому, при перенесенні організмів у посудину іншої форми, інфузорії протягом деякого часу продовжують рухатися по попередній траєкторії. Подібних дослідів було проведено багато. Майже завжди інфузорії демонстрували високу здібність до навчання. Вироблені у них реакції за своїм характером і способом навчання нагадували умовні рефлекси вищих тварин. Деякі дослідники їх так і називали: «умовні рефлекси одноклітинних». Ретельніше проведені дослідження повністю спростували уявлення про високі здібності інфузорій. Груба помилка відбулася через незнання особливостей природжених форм поведінки туфельок. Спостереження за інфузоріями показали, що хаотичні рухи зберігаються у них тільки до тих пір, поки вони перебувають у культуральній рідині, де завжди багато вуглекислого газу і мало кисню.

Коли ту ж рідину наливають в експериментальну посудину тонким шаром, вона збагачується киснем. У таких умовах рухи інфузорій стають прямолінійними, а при зіткненні з перешкодою туфелька відскакує від неї під кутом 20°. Тому після переміщення інфузорії в широку і мілку посудину шлях інфузорії починає повторювати його конфігурацію. Подібна реакція на зміни зовнішнього середовища є типовою сенсibilізацією першого типу, але ніяк не формою навчання.

Іншим типом реакцій, що належать до сенсibilізації, є здатність організму під впливом одних подразників змінювати чутливість до інших. Багато видів в'їхастих черв'яків-поліхет не люблять яскраве світло і вважають за краще ховатися від нього у нірки. Харчування помітно підсилює їхню «любов» до темноти. Ситі поліхети охочіше і швидше за голодних доповзають до самого кінця нірок. Підвищена чутливість до світла ситих черв'яків має адаптивний характер: тепер поліхетам немає сенсу залишатися на освітленому просторі, де їх легко може помітити будь-який хижак. Реакції подібного типу зустрічаються у будь-яких організмів. Так, світло поліпшує сприйняття людиною музики, от чому у філармоніях під час концертів зал для глядачів залишається освітленим.

Описані реакції сенсibilізації розвиваються екстрено. Часто одноразової дії виявляється досить, щоб на певний відтин часу змінити поведінку організму. Третій тип реакції для свого виникнення потребує систематичної дії подразника: тільки в цьому випадку чутливість до нього підвищується.

Так, наприклад, сильно налякана тварина здригається від будь-якого звуку, від будь-якого раптового подразника. Причина підвищення збудливості – сумація збудження. Удар електричним струмом викликає збудження нервової сітки гідри. Якщо кожна наступна дія обрушується на гідру, коли ефект попередньої ще частково збережений, нова порція збудження підсумовується із залишками старого. Після низки електричних дій збудження у нервових ланцюгах гідри накопичується і додавання навіть невеликої його порції виявляється досить, щоб викликати оборонну реакцію. От чому світло примушує тепер гідру стискатися. Цей тип реакцій називають сумаційним рефлексом.

Цей рефлекс за багатьма ознаками істотно відрізняється від умовного рефлексу, для утворення якого необхідне поєднання у часі мало-значимого для тварини подразника з подразником, що викликає безумовний рефлекс, причому перший повинен діяти раніше другого. Для утворення сумаційного рефлексу такі поєднання необов'язкові, хоча вони і полегшують його виникнення. Причина цього явища полягає у тому, що у нервових клітинах, які сприймають світло, у свою чергу,

розвивається сумація збудження, що значно полегшує виникнення оборонної реакції. Утворення сумаційного рефлексу можливе у будь-яких істот. Він виникає у тварин з абсолютно примітивною нервовою системою і навіть у одноклітинних організмів, що ще не мають на неї і натяку. Сумаційний рефлекс має явно адаптивне значення: організму, що піддається шкідливій дії, вигідно реагувати оборонною реакцією на будь-який новий подразник, оскільки у цій ситуації достатньо велика вірогідність, що і він пов'язаний з небезпекою. При систематичному зіткненні з харчовими подразниками організму доцільно відреагувати на будь-який новий подразник харчовою реакцією, оскільки він може виявитися пов'язаним із присутністю їжі. Утворення сумаційного рефлексу повинне підвищувати пристосованість тварин до умов існування і збільшувати їх шанс на виживання.

Звикання – згасання реакції на стимул, що повторюється і не підкріплюється заохоченням або покаранням. *Звикання* – найпримітивніша форма навчання. Це найелементарніша реакція зниження збудливості. Вона виникає при багатократному систематичному повторенні певного подразника, що не загрожує організму істотними наслідками, і полягає у поступовому достатньо стійкому ослабленні самої реакції або у зменшенні частоти появи аж до повного її зникнення. Іншими словами, тварина «навчається» не реагувати на подразник, що не завдає йому шкоди, і звикання стає ніби «негативним навчанням». Так, наприклад, людина, що живе в безпосередній близькості від залізниці, незабаром абсолютно перестає реагувати на гуркіт потягів, які проходять, хоча спочатку вони її помітно дратують і заважають спати.

Ми звикаємо до цокання годинника, до шуму води, до рекламних щитів і вивісок. Ці подразники перестають доходити до нашої свідомості. Для нас звикання означає виникнення такого стану, коли ми легко визнаємо подразники, з якими постійно доводиться стикатися; сприймаючи ці подразники як цілком буденне явище, ми ігноруємо їх.

Реакція звикання не є втомою тому, що неможливо встановити ані втому м'язів, ані втому рецепторних апаратів – т. н. сенсорної адаптації. Після вироблення звикання умовний подразник продовжує сприйматися тваринами. Якщо його трохи підсилити, він негайно ж викличе реакцію.

Звикання поширене надзвичайно широко: від примітивних істот до людини включно. Воно забезпечує адекватність реакцій організму, усуває всі зайві та необов'язкові та дозволяє економити масу енергії. Тварина здатна притерпітися до будь-яких дій, з якими щодня стикається на своїй території, і не реагувати на них ні орієнтовною, ні оборонною реакціями, адаптуватися до товаришів по стаду й обмежити свої реак-

ції, що виникають за їх присутності, лише дійсно необхідними. Завдяки звиканню відбувається стандартизація суспільної поведінки будь-якого співтовариства тварин, що одночасно призводить до загострення сприйняття найважливіших ключових стимулів.

При асоціативному навчанні у ЦНС формується тимчасовий зв'язок між двома стимулами, причому один з яких спочатку був для тварини байдужий, а другий виконував роль винагороди або покарання. Формування цього зв'язку виявляється у вигляді змін у поведінці тварини, які називаються умовними рефlekсами.

О. Меннінг і Д. Дьюсбері включали у свої класифікації також і «інсайт-навчання». Проте і когнітивні процеси, й інсайт-навчання великою мірою належать до сфери розсудливої діяльності.

Інсайт – це найвища форма навчання. Він не є результатом прямого навчання методом проб і помилок, а заснований на інформації, що отримана раніше за інших подібних обставин. Інсайт можливий лише при достатньому розвитку інтелектуальних функцій (рис. 8.2.1).



Рис. 8.2.1. Вища форма навчання

Він можливий лише при високому рівні розвитку розумових здібностей. Прикладом серед тварин може служити використання мавпами предметів для дістання їжі (зазвичай цьому передують деякий період «роздумів»).

8.3. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ВИВЧЕННЯ УМОВНО-РЕФЛЕКТОРНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ

Умовні рефlekси істотно відрізняються від описаних пристосувальних реакцій. У більшості тварин вони можуть бути утворені на будь-який подразник, для сприйняття якого організм має відповідні рецептори. Як відмічалось вище, вироблення умовних рефlekсів відбувається при поєднанні індиферентного і безумовного подразників з обов'язковим передуванням першого. Для ссавців тривалість передування індиферентного подразника, що здатний забезпечити виникнення умовного рефlekсу, – 100 мс, а оптимальна – 400–600 мс. Головна відмінна властивість умовних рефlekсів – здатність до вгасання і мимовільного відновлення через декілька хвилин або годин після вгасання. Самовідновлення умовного рефlekсу буває таким повним, що важко повірити, ніби ще годину–дві тому умовний подразник не викликав ніякої реакції. Таким чином, умовні рефlekси володіють високою стабільністю, а у вищих тварин вони здатні зберігатися все життя, якщо, звичайно, не виникне серйозних причин для їх повного усунення.

Умовні рефlekси є обширним класом реакцій. Існує безліч принципів їх класифікації:

- за модальністю умовного подразника (зорові, звукові, нюхові, шкірні і т. д.);
- за характером відповіді тварини (рухові або секреторні);
- за їх біологічним значенням (харчові, оборонні, статеві);
- за способом навчання (умовні рефlekси першого, другого, третього і вищих порядків, імітаційні умовні рефlekси та ін.);
- за тимчасовими характеристиками утворюваних умовних рефlekсів (наявні сліди рефlekсів).

Крім того, є умовні рефlekси, що виробляються на прості подразники і на різні види комплексних подразників, натуральні на природні ознаки предметів (наприклад, на запах їжі) і штучні – на випадкові ознаки (наприклад, бринькання миски), класичні, інструментальні та ін.

Експериментальне вивчення умовно-рефлекторної діяльності поділяється на: класичні умовні рефlekси, інструментальні умовні рефlekси (навчання методом проб і помилок), диференційні умовні рефlekси

Асоціативне навчання, що включає класичні й інструментальні умовні рефlekси, інтенсивно досліджувалося впродовж усього ХХ століття.

До *класичних* умовних рефlekсів належать слинні умовні рефlekси, настільки детально вивчені в лабораторіях І. Павлова, що це сприя-

ло зведенню їх у ранг класичних. Їх особливість полягає у тому, що вони точно відтворюють ефект, який викликається безумовним подразником. Якщо їжа, використовувана як безумовний подразник, викликає рясне виділення слини, то і умовний харчовий рефлекс, утворений на основі цього підкріплення, теж виражатиметься в слинотечі. Якщо електричний струм викликає відсмикування лапи, то таким же буде вироблений за його допомогою оборонний умовний рефлекс. При виробленні класичного умовного рефлексу послідовність дій у досліді не залежить від поведінки тварини. Вона встановлюється або експериментатором, або спеціальною програмою, відповідно до якої включаються ті або інші стимули, і у відповідь на них можна спостерігати утворення умовних реакцій.

За іншим сценарієм відбувається утворення *інструментальних* умовних рефлексів. Тут умовно-рефлекторна реакція не є копією безумовно-рефлекторної, що виникає в результаті дії підкріплювального подразника. На тому ж харчовому підкріпленні може бути вироблений інструментальний умовний рефлекс: натиск лапою на педаль – у собак, клювання диска – у голубів або стрибок на полицю – у кішок. До інструментальних умовних рефлексів належить також навчання піддослідної тварини знаходити шлях до їжі або уникати неприємних стимулів у лабіринті. Інструментальним умовним рефлексом є і реакція уникнення – навик переходити у той відсік експериментальної камери, де відсутнє больове підкріплення.

Між класичними й інструментальними умовними рефлексами існують певні відмінності. При класичних – тимчасовий зв'язок між умовним сигналом і безумовною реакцією виникає мимовільно за дії безумовного подразника (підкріплення). При інструментальних умовних рефлексів підкріплення, наприклад, їжа дається тільки після того, як тварина здійснює певну дію, яка не має прямого зв'язку з безумовним подразником.

Початок досліджень інструментальних умовних рефлексів пов'язаний з ім'ям Е. Торндайка. Він створив методику під назвою методу «проблемних ящиків», яка полягає в тому, що тварина, яку посадили у ящик, повинна знайти вихід із нього, відкривши дверцята. Спочатку тварина здійснює багато різних дій (проб), припускаючись при цьому багатьох помилок, поки їй не вдається випадково натиснути на засувку, що замикає дверцята ящика. При подальших пробах тварина звільняється все швидше і швидше. Таке навчання Е. Торндайк і назвав «методом проб і помилок». Надалі навчання тварини подібних дій одержало назву інструментальних, або оперантних, умовних рефлексів. Подальший розвиток методу інструментальних умовних рефлексів набув у в

роботах Б. Скіннера, а потім він став основним у дослідженнях біхевіристів (аналіз зв'язків «стимул – реакція»). При цьому вони вважали, що інструментальні умовні рефлекси настільки відрізняються від класичних, що ці результати не слід навіть і порівнювати. Передбачалося, що інструментальні рефлекси є реакціями вищого рангу, ніж класичні, і тому їх можна використовувати як критерій рівня розвитку вищої нервової діяльності. Проте подальші дослідження не підтвердили дане припущення і показали, що ці рефлекси у деяких безхребетних, починаючи вже з кільчастих черв'яків, а у хребетних – із костистих риб, також можуть бути вироблені.

Б. Скіннер вважав, що будь-яку поведінку, яка належить до категорії «оперантної», можна ефективно модифікувати, якщо при її виконанні давати тварині підкріплення. Наприклад, щура можна навчити натискати на важіль, якщо спочатку супроводжувати підкріпленням будь-якої його дії в тій частині камери, де він пербує. Поступово щур навчається триматися поблизу важеля, і тоді підкріплення дають тільки якщо він торкається важеля мордою або лапкою (для цього іноді на важіль навіть кладуть їжу). Через деякий час підкріплення дається тільки після виконання чітких рухів – натиснень лапкою на важіль.

Така поступова видозміна поведінки тварини внаслідок втручання експериментатора називається методом послідовного наближення або формуванням поведінки. Саме такий підхід Б. Скіннер запропонував як ефективний спосіб аналізу поведінки. Якщо для вироблення класичних умовних рефлексів необхідні поєднання умовних сигналів і підкріплення, то при методиці вільної оперантної поведінки, запропонованій Б. Скіннером, експериментатор супроводжує підкріпленням виконання тваринами тільки визначеної, наміченої ним дії.

За допомогою методу «послідовного наближення» у тварин вдається сформувані найрізноманітніші, складні, а іноді несподівані навички. Цей метод широко використовується при практичному дресируванні тварин.

Утворення інструментальних умовних рефлексів за механізмом «послідовного наближення» виконує важливу роль в організації поведінки тварин не тільки в експерименті, а й у природних умовах.

Дресирування. Всі домашні і дикі тварини, залучені у сферу діяльності людини, більшою чи меншою мірою піддаються дресируванню. Сучасна теорія дресирування ґрунтується на даних багатьох психологічних і фізіологічних шкіл і напрямів. Особлива увага при цьому приділяється значенню мотивацій, потреб і емоцій в поведінці, а також різноманітним формам навчання. Дресирування є складнішим процесом, ніж просте зумовлення або оперантне навчання. Виконувани тва-

ринами дії і рухи, хоча і входять до поведінкового репертуару виду, є часто незвичними або важкоздійсненними в умовах, що задає дресирувальник. Процес дресирування не зводиться до простого вироблення умовних рефлексів, а є складним комплексним навчанням, заснованим на вдосконаленні і видозміні природженої основи психічної діяльності. У процесі дресирування формуються і знання, і уміння, і навички, фактично створюються нові форми і програми поведінки.

М. Герд запропонував поділити дресирування на три стадії:

Наштовхування має завданням уперше викликати у тварини потрібну систему рухів. Це здійснюється декількома способами. *Безпосереднє наштовхування* – проходження тварини або повернення голови вслід за харчовими або іншими актуальними подразниками. *Непрямым наштовхуванням* провокуються рухи, безпосередньо не спрямовані на подразник, але зумовлені загальним збудженням. При *складному наштовхуванні* дресирувальник виробляє у тварини спочатку певний навик, а потім міняє ситуацію, примушуючи тварину застосовувати створені вміння.

Стадія відпрацювання – етап, при якому здійснюється відшліфовування первинної необхідної системи рухів і вироблення зручної сигналізації для подальшого управління твариною. Також на цьому етапі відбувається заміна харчового нагородження позитивною реакцією дресирувальника на сигнал, який він подає.

Стадія зміцнення – зусилля дресирувальника спрямовані на закріплення навиків і надійність його відтворення на сигнал.

Аналіз дресирування вказує на складність, гетерогенність і багатоплановість поведінки тварин при цьому процесі. Аналогічна картина спостерігається і при набуванні тваринами навиків в природних умовах.

Дресирування здійснюється шляхом систематичного тренування тварини, при якому підкріплюються необхідні рухові реакції та їх поєднання і одночасно усуваються небажані. Специфічна складність полягає в тому, щоб дати зрозуміти тварині, які дії вона повинна виконати. Бажані дії тварини при дресируванні завжди виконуються у відповідь на певні сигнали людини. Цікаво відзначити, що досить часто для видресируваної тварини основним сигналом стає не той, який подає дресирувальник, а якась його дія або навіть фізіологічна реакція, що одночасно автоматично здійснюється із сигналом. Подібна поведінка тварини часто абсолютно помилково трактується як уловлювання думок дресирувальника на відстані або самостійне виконання завдання.

■ На початку ХХ ст. (1900–1904) барон В. фон Остен, переконаний у величезних розумових здібностях коней, навчав декількох із них розрізнення ко-

льорів, азбуки і «рахунку». Пізнання кожної букви або цифри кінь позначав відповідним числом ударів копитом. Друг фон Остена художник Редліх навчив таким же чином свого собаку. Найздібнішим учнем виявився орловський ризак Ганс, який робив достатньо складні арифметичні підрахунки, відповідав на різноманітні запитання, а іноді «висловлювався» за власною ініціативою. Так, подружжя Коті, що спеціально приїхало для знайомства з ним у 1913 р., розказувало, що після декількох коротких відповідей на запитання Ганс заявив: «У полі я зустрів милу пані Краль, яка мене годувала».

Поведінка його була такою вражаючою, що вводила в оману не тільки публіку, а й навіть членів спеціальних комісій, включаючи Н. Ладигіну-Котс. Припускали, що господар подає коневі якісь приховані сигнали, проте його обстежували 13 експертів (комісія психолога К. Штумпфа) і не знайшли ніякого обману. Вони засвідчили, що Ганс справді «мислить» і ніяких прихованих сигналів йому не подають. І лише багато пізніше спостерігачі поступово помітили, що Ганс відповідає тільки на ті запитання, відповідь на які знає сам експериментатор. Спеціальний аналіз, проведений психологом О. Пфунгстом, показав, що тварина реагує на найдрібніші мимовільні (ідеомоторні) рухи експериментатора, наприклад на відхилення корпусу на 2 мм, мікроруки брів, міміку і т. п. Ця мимовільна подача сигналів відбувалася, мабуть, через емоційну напругу людини, у міру того як число ударів копитом наближалось до шуканого. Навіть картонний щит, яким пробував відгородитися від Ганса експериментатор, не допомагав: тварина все одно уловлювала якісь тільки їй зрозумілі знаки для визначення правильної відповіді.

Для перевірки свого припущення О. Пфунгст спеціально навчив Ганса реагувати на мікроруки, які він здійснював уже свідомо, і продемонстрував комісії механізм і природу «математичних здібностей» цього коня.

Як указують З. Зоріна й І. Полетаєва (2001), історія «розумного Ганса» залишила помітний слід у розвитку науки про поведінку тварин:

– вона показала, наскільки складна поведінка могла бути результатом навчання методом проб і помилок;

– продемонструвала справедливість «канону Ллойда – Моргана» і актуальність його застосування, оскільки в основі поведінки цього «мислячого коня» лежали чисто умовно-рефлекторні, а не пов'язані з мисленням, механізми;

– вперше привернула увагу до проблеми чистоти експерименту з поглядом на можливість неусвідомленого впливу експериментатора на його результати;

– примусила по-новому поглянути на можливість сприйняття тварин: можливість уловити ледве помітні рухи людини свідчила про їх велику спостережливість і здатність концентрувати увагу.

Диференційовані умовні рефлекси. Кожна тварина і людина постійно стикається з необхідністю диференціювання схожих подразників. Так, наприклад, перший час після придбання мобільного телефону

людина гостро реагує на будь-яку мелодію дзвінка, а також на будь-якій дзвінок, що віддалено нагадує його звук. Із часом орієнтовна реакція на дзвінки чужих телефонів притупляється, і людина починає чути тільки свій дзвінок. Собака, що вперше вийшов на прогулянку в новому місці, спочатку просто знаходить пахучі мітки, залишені саме собаками, а пізніше навчається визначати їх індивідуальну приналежність.

Експерименти з вироблення диференційних умовних рефлексів часто проводяться в лабораторних умовах з різними науковими цілями.

Такий експеримент проводиться у декілька етапів. Насамперед у тварини виробляють потрібний умовний рефлекс. Як відомо, на початку формування умовного рефлексу тварина реагує не тільки на строго конкретний умовний стимул, наприклад звук певної частоти, а і на схожі з ним звуки, хоча і не повністю йому ідентичні, наприклад, звуки близьких частот. Після того, як умовний рефлекс вироблений, експериментатор продовжує підкріплювати (іжею або позбавленням небезпеки) умовну реакцію тільки на певний сигнал і не підкріплює відповідей на схожі, і в результаті вони поступово згасають. Наприклад, собака одержує підкріплення тільки при позитивній реакції на спалах лампочки 60 Вт. Позитивні реакції на спалах лампочок іншої яскравості не заохочуються. Врешті-решт собака навчається диференціювати вельми схожі сигнали.

Як було показано Л. Вороніним, при комбінації окремих умовних рефлексів виникають нові властивості, що не зводяться до властивостей суми початкових рефлексів. Відбувається утворення так званих *систем диференційованих умовних рефлексів*, або просто «систем». Такі системи Л. Воронін вважав цілісними функціональними одиницями, з яких складається психічна діяльність.

В основі формування диференційованих умовних рефлексів лежить диференційоване гальмування – один із видів внутрішнього гальмування.

Вироблення різноманітних диференційованих широко використовується для оцінки когнітивних здібностей тварин і довербального мислення. З даною метою можуть використовуватися різні способи вироблення подібних умовних рефлексів.

Експериментальні дані, одержані за допомогою методу диференційованих умовних рефлексів, створили основу для порівняльної оцінки здатності тварин до навчання і показали, що у процесі такого навчання, разом з асоціативними, беруть участь і механізми іншого рівня – когнітивні.

Модифікація поведінки в сенсорній сфері значно розширює можливості орієнтації тварини унаслідок придбання нових груп сигналів із

зовнішнього світу. Таким прикладом є випадки, коли сигнал, біологічно не важливий для тварини, в результаті особистого досвіду в поєднанні з біологічно важливим набуває того ж ступеня важливості. І цей процес не є лише простим утворенням нових умовних рефлексів.

Основою навчання у цьому випадку є складні динамічні процеси в центральній нервовій системі, особливо у її зовнішніх відділах, де здійснюється аферентний синтез різноманітних реакцій, зумовлених зовнішніми і внутрішніми чинниками. Потім ці подразнення зіставляються з раннім індивідуальним досвідом, і в результаті формується готовність до виконання варіабельних дій у відповідь на ситуацію. Наступний за цим аналіз результатів є пусковим механізмом нового аферентного синтезу і т. д. Так, на додаток до видових програм формуються індивідуальні програми, на яких ґрунтуються процеси навчання. Важливо помітити, що тварина у цьому процесі не пасивна, а сама бере активну участь, володіючи «свободою вибору» взаємодії.

8.4. НАВЧАННЯ ТВАРИН У ПРИРОДНИХ УМОВАХ

Лабораторне вивчення умовних рефлексів проводиться в умовах, максимально захищених від дій зовнішніх подразників, які можуть втручатися у проведення досліду і впливати на його результати. Експериментальні камери роблять звуконепроникними, сюди не потрапляють сторонні запахи, камери захищені від вібрації, в них підтримується постійна температура, вогкість, освітленість і т. п. Для вироблення умовних рефлексів звичайно підбирають найпростіші і нехитрі подразники: дзвінки, свистки, світло електричної лампочки, стукіт метронома, чисті тони, тактильну дію на певні ділянки шкіри. Таким чином створюються суто штучні умови.

У той же час світ, у якому мешкають усі живі істоти, перенасичений подразниками. До нас постійно доносяться якісь звуки; міняються картини перед очима; завжди чимось пахне; шкірні рецептори передають у мозок інформацію про подихи теплого вітерцю, пощипування морозу, неприємне відчуття від стікаючої по обличчю краплі поту. Надзвичайно рідко створюється ситуація, коли про явища навколишнього світу нас інформують прості одиночні подразники. Для вовка олень не тільки комплекс зорових стимулів; про його присутність хижак повідомляють запах, рев оленя, стукіт копит, тріск гілок, що ламаються при розсовуванні кушів тілом звіра, шелестіння трави і тривожний крик птаха, що вилетів при його наближенні. От чому умовні рефлекси тварин, які мешкають у звичному для них середовищі, звичайно виробля-

ються на цілі комплекси подразників. Формування поведінки тварин у природних обставинах є синтезом поведінкових актів, типових для виду (наприклад, відображення або імпринтинг) та індивідуального досвіду тварини, що накопичується у процесі життя в складних, постійно змінних умовах.

Процес накопичення індивідуального досвіду кожною твариною починається практично з самого народження. Природжена поведінка, як сніжна грудка, обростає набутими компонентами, які гармонійно вбудовуються в інстинктивну поведінку. При цьому необхідно зазначити, що навик, які протягом життя опановує тварина, утворюються з різною швидкістю, мають різну міцність і виникають під впливом різних стимулів.

Розглядаючи поведінку як процес, можна помітити, що основним компонентом є утворення навик. *Навик* – автоматична дія, що здійснюється без помітної участі свідомості, раціонально, достатньо швидко і правильно, без зайвих витрат фізичної і психічної енергії.

Навик є найважливішою формою факультативного навчання. Розглянемо декілька основних особливостей навиків.

У процесі формування навиків застосовується природжена рухова реакція або нова на ситуацію, що пред'являється вперше. В останньому випадку з'являється нова, генетично не фіксована поведінка.

Незалежно від якості одержуваного навиків, вирішальним для закріплення його є позитивне підкріплення досконалої дії.

У формуванні поведінкових реакцій велике значення має здатність переймати досвід шляхом наслідування своїм товаришам по зграї і навіть тваринам іншого виду. Така здатність інакше зветься *опосередкованим навчанням*, спостерігається майже у всіх видів ссавців і птахів, а також у багатьох видів риб. Опосередковане навчання є взаємонавчанням тварин, придбання ними при спілкуванні нових елементів поведінки, що підвищують стійкість, «надійність» популяції у боротьбі за існування. Опосередковане навчання звичайно відбувається на основі природженої здатності тварин до наслідування, часто підкріплюється певною сигналізацією і закріплюється пам'яттю. Найголовніше значення опосередкованого навчання полягає у тому, що при цьому необхідний для життя тварини в тих або інших умовах зовнішнього середовища набір елементів поведінки, що набувається, створюється без безпосередньої дії на дану тварину безумовного подразника. Це дуже важливо для тварини у природних умовах. Вона засвоює, наприклад, оборонні реакції до даного хижака, не випробувавши на собі його прямої дії, без болювого подразника. Тварині достатньо лише бачити, як хижак схопив

сусіда по групі, а у ряді випадків спостерігати, як сусіди прагнуть уникати небезпечної тварини, або просто сприймати їх сигнали небезпеки.

Те ж можна сказати і відносно отруйної їжі: необов'язково твариною самим випробувати її отруйну дію. Цілком достатньо стежити, що їдять або чого уникають його «досвідченіші» сусіди. При отриманні досвіду індивідуальним шляхом кожна тварина повинна на собі безпосередньо випробувати шкідливу дію хижака або отруйної їжі, що звичайно в природі спричиняє її загибель. У групі цей небезпечний безумовний подразник замінений прикладом досвідченіших особин, а також їх сигналами, які передають інформацію про небезпеку, що насувається. Таким шляхом необхідні особливості поведінки (досвід) передаються у спілкуванні з собі подібними в природних умовах із невимірно меншим числом помилок, а отже, і з меншою втратою чисельності популяції. У цьому полягає величезне адаптивне значення опосередкованого навчання. Л. Орбелі вказував, що імітаційна поведінка – «це головний охоронець виду», оскільки величезна перевага полягає у тому, що «глядачі», присутні при акті пошкодження члена їх же стада або їх співтовариства, виробляють рефлекторні захисні акти і таким чином можуть у майбутньому уникнути небезпеки».

Прекрасний американський натураліст і письменник Е. Сетон-Томпсон наголошує, що у кожної дикої тварини є три джерела пізнання. Перше джерело – це досвід предків, інстинкт, переданий йому у спадок. Цей досвід накопичився у цілому ряду поколінь за довгі століття боротьби з небезпеками. Друге джерело пізнання – приклад батьків та інших дорослих тварин того ж виду. Дитинча переймає всі звичаї і звички свого племені. Третє джерело пізнання – власний досвід.

У минулому вміння наслідувати розглядали як показник високого рівня розвитку. Проте здатність до утворення імітаційних рефлексів пов'язана не з рівнем розвитку мозку, а зі ступенем досконалості систем аналізаторів, в першу чергу зорового аналізатора, зі стадним способом життя, з характером сімейних стосунків. У багатьох риб (карасів, тріски, сайди, пікші) імітаційні рефлексії, харчові й оборонні, утворюються краще, ніж у щурів. У собак вони легше піддаються дії зовнішніх гальмівних факторів, ніж у паванів; зате в останніх на основі наслідування можливе згасання рефлексів. Особливо добре розвинене наслідування у молодих тварин. Можна знайти істотні відмінності лише відносно складності й кількості імітаційних рефлексів, що одночасно виробляються.

Подібно морфологічним ознакам, поведінка є своєрідною «візитною карткою» кожного виду. Видоспецифічна поведінка є складним переплетенням природжених і набутих елементів. Для нормального іс-

нування кожного біологічного виду кожен його представник повинен освоїти цілком певний комплекс навиків, що становлять особливості характерної для нього поведінки. Існують такі форми навчання, які зовні дуже нагадують інстинктивну поведінку, проте є не чимось іншим як результатом накопичення індивідуального досвіду, правда, в жорстких, типових для даного виду рамках. Це, перш за все, форми так званого *облігатного* навчання, яким, за Р. Темброком, позначається індивідуальний досвід, необхідний для виживання всіх представників даного виду незалежно від приватних умов життя особини. Реалізація видового досвіду в індивідуальній поведінці великою мірою потребує процесів навчання на ранніх етапах пошукової стадії інстинктивного акту, оскільки реакції на поодинокі, випадкові ознаки кожної конкретної ситуації не можуть бути запрограмовані в процесі еволюції. І оскільки без включення елементів, що знову набуваються, в інстинктивну поведінку реалізація видового досвіду нездійсненна, а значить, ці включення спадково закріплені, діапазон навчання є суворо типовим для виду. Іншими словами, представник біологічного виду навчається тільки тих форм поведінки, які ведуть до завершальних фаз видоспецифічних поведінкових актів. Так, наприклад, для формування нормальної мисливської поведінки кішки кошеняті необхідне навчання різноманітних прийомів лову і вбивання здобичі. Проте, незважаючи ні на яке навчання, в процесі полювання кішка використовує тільки ті прийоми, які типові для даного виду.

На противагу облігатному, *факультативне навчання*, згідно з Р. Темброком, включає всі форми суто індивідуального пристосування до особливостей тих конкретних умов, в яких живе дана особина. Абсолютно природно, що ці умови не можуть бути однаковими для всіх представників даного виду. Сприяючи, таким чином, максимальній конкретизації видової поведінки у приватних умовах існування у даному середовищі, факультативне навчання є найгнучкішим, лабільним компонентом поведінки тварин.

Конкретизація видового досвіду шляхом додавання в інстинктивну поведінку індивідуального досвіду присутня на всіх етапах поведінкового акту. Так, американський етолог Р. Хайнд вказує на зміну інстинктивної поведінки навчанням через зміну поєднання подразників, виділення їх із загального фону, посилення тощо.

Підводячи підсумок, можна сказати, що основою навчання є формування ефektorних програм майбутніх дій, у процесі яких відбувається зіставлення й оцінка зовнішніх і внутрішніх подразників, видового й індивідуального досвіду, реєстрація параметрів і перевірка результатів дій, що виконуються.

Рамки диспозиції до навчання у вищих тварин є значно ширшими, ніж потрібні у реальних умовах життя, тому вони володіють великими можливостями індивідуального пристосування до екстремальних ситуацій. Рівень пластичності поведінки тварини в реалізації інстинктивного досвіду може слугувати показником загального психічного розвитку.

Ці поняття є взаємозв'язаними, оскільки ускладнення інстинктивної поведінки в процесі еволюції вимагає розширення діапазону здібності до навчання; посилена ж у результаті включення елементів навчання інстинктивна поведінка стає пластичнішою, тобто піднімає його на вищий рівень, що призводить до еволюції поведінки як єдиного цілого. І, як ми бачимо, такі еволюційні перетворення охоплюють як природжені поведінкові програми, так і можливості збагачення їх навчанням. У цьому процесі різницею у поведінці між нижчими і вищими тваринами є не зміна простої поведінки на складнішу, як може здаватися на перший погляд, а те, що до простих форм додаються складніші, що зумовлює підвищення варіабельності поведінки.

9. СЕНСОРНІ СИСТЕМИ, ВЗАЄМОПОВ'ЯЗАНІ З ПОВЕДІНКОЮ

Сенсорні системи не тільки впливають на поведінку організму, а й змінюються внаслідок взаємодії організму з навколишнім середовищем.

Розглянемо деякі сенсорні системи та їх функціонування у різних тварин.

9.1. ЗОРОВА СЕНСОРНА СИСТЕМА

Згідно з літературними даними (С. Кравков, Ч. Педхем, Ж. Сондерс, Р. Хайнд, Л. Мілн, Н. Тінберген, Г. Цоллінгер), кольорове бачення трапляється на великих ранніх ступенях еволюційних сходів: ним володіють вже комахи (джмелі, бджоли, мухи, метелики). Це виходить і з дослідження їх поведінки, і з наявності у кольорах цілого ряду пігментів, що привертають комах у період запилення. Разом із тим з'ясовано, що діапазон чутливості комах зсунутий в ультрафіолетову область, це означає, що нам недоступні багато видимих ними кольорів, а їм – червоний, який, імовірно, вони сприймають як «інфражовтий» (по аналогії з нашим інфрачервоним), або чорний. Краще за все комахи реагують на жовті, сині та фіолетові відтінки, причому доведено, що на їх поведінку в даному випадку впливає не ультрафіолетове або інфрачервоне проміння, а саме відмінності кольору (Н. Тінберген).

■ Комахи оснащені найрізноманітнішими очима (Т. Жданова). Вони можуть бути складними, простими або додатковими очками, а також личинковими (рис. 9.1.1). Найскладніші – фасеткові очі, які складаються з великого числа омаатидіїв, що створюють на поверхні ока шестигранні фасети. Омаатидії за своєю суттю – це крихітний зоровий апарат, забезпечений мініатюрною лінзою, системою, що проводить світло, і світлочувливими елементами. Кожен фасет сприймає лише невелику частину предмета, а всі разом вони забезпечують мозаїчне зображення предмета цілком. Фасеткові очі властиві більшості дорослих комах. В окремих комах, наприклад, у метелика-мисливця, очі займають половину голови і швидко реагують на пересування здобичі. Кожне його око побудоване з 28 000 фасетів. Для порівняння: у метеликів їх 17 000, у кімнатної мухи – 4 000. Очок на голові у комах може бути два або три на лобі або тім'ячку, і рідше – по її боках. Личинкові очка у жуків, метеликів, перетинчастокрилих у дорослому стані замінюються на складні.

9.1. Зорова сенсорна система



Рис. 9.1.1. Фасеткові очі комах

Цікаво, що комахи під час відпочинку не можуть закривати очі і тому сплять з відкритими.

Саме очі сприяють швидкій реакції комахи-мисливця, наприклад богомола. Це, до речі, єдина комаха, яка здатна обернутися і подивитися собі за спину. Крупні очі забезпечують богомолу бінокулярний зір і дозволяють точно розрахувати відстані до об'єкта їх уваги. Ця здатність у поєднанні зі швидким викиданням передніх ніг у бік здобичі роблять богомолів чудовими мисливцями.

А у жуків вертячків-жовтоногів, що бігають по воді, очі дозволяють одночасно бачити здобич і на поверхні води, і під нею. Для цього зорові аналізатори жука мають здатність вносити поправку на коефіцієнт переломлення води.

З часу проведення дослідів Фіша і Кюна, пов'язаних із поведінкою комах, доведено, що бджоли добре розрізняють чотири області спектра: жовту, синьо-зелену, синю і ультрафіолетову (Панкова). Досліди Даумера показали, що їх чутливість до відтінків у середині цих областей різна. У спектрі кольорів, що сприймаються бджолами, є три порівняно широкі області (жовта, синя, ультрафіолетова), усередині яких відтінки змінюються повільніше, ніж у двох вузьких проміжних: синьо-зеленої і розташованої на межі фіолетової й ультрафіолетової частин спектра. У зв'язку з цим жовта, синя й ультрафіолетова прийняті за основні кольорові області спектра, що сприймаються бджолами. При змішуванні жовтого кольору (588 нм) з ультрафіолетовим (360 нм) у комах виникає нове сприйняття, яке відрізняється від сприйняття жовтої, синьо-зеленої, синьої й ультрафіолетової частини спектра. Ця область, що включає суміші з умістом ультрафіолету від 2 до 50 %, по аналогії з пурпурною областю людини названа пурпурною областю бджіл. У ній вони розрізняють два відтінки добре і п'ять помірно. Достатньо додати до жовтого лише 2 % ультрафіолетового, щоб відтінок жовтого для бджіл помітно змінився.

Виявилася ще одна кольорова якість зору бджіл – сприйняття сумішей синьо-фіолетового променя (440 нм) з ультрафіолетовим (360 нм) – бджолина фіолетова область. У ній вони розрізняють дуже добре три відтінки і сім помірно. При додаванні до синьо-фіолетового променя 3 % ультрафіолетового для комах виникає новий відтінок, який вони добре відрізняють.

Отже, можна вважати доведеним, що бджоли розрізняють шість головних кольорів: жовтий, синьо-зелений, синій, ультрафіолетовий, пурпурний і фіолетовий.

Існують додаткові кольори, тобто ті, які при додаванні до якого-небудь кольору або суміші кольорів дозволяють одержати білий колір. Так, для жовтого додатковим є синій, а для синьо-зеленого – ультрафіолетовий. Це доводить той факт, що після дресирування бджіл на білий колір, але без включення ультрафіолету, вони не можуть відрізнити його від синьо-зеленого.

Часто результати дослідження зору бджіл механічно переносять і на маток, швидше за все це неправильно (Ю. Луценко).

Матки і робочі бджоли мають неоднакову будову тіла і виконують різні функції. Так, Таранов вважав, що матка, яка не відвідує квітів, не має такої ж здатності розрізняти колір і запах, як робочі бджоли.

Виходячи з важливості знання кольорового бачення маток, Ю. Луценко та співавтори вирішили провести ряд дослідів з його вивчення. Головна мета – з'ясувати, чи існують відмінності між зором маток, бджіл і трутнів. Установили, що матки відрізняли всі запропоновані їм кольори від синього, але з великою кількістю помилок. Темно-зелений ані бджоли, ані трутні від синього не відрізняли. Також бджоли не відрізняли синій колір від білого.

Відомо, що медоносні бджоли сприймають невидиме для людини ультрафіолетове проміння. Більше того, вони відчують навіть невелику його наявність. А як сприймають ультрафіолетове світло матки? Для з'ясування цього питання поставили досліди, які також проводили в порівняльному аспекті з робочими бджолами. Встановили, що робочі бджоли розрізняли всі досліджувані кольори (довжина хвиль від 450 до 350 нм), матки реагували по-різному. Деякі з них розрізняли всі запропоновані кольори, інші не реагували на ультрафіолетову область спектра. Поведінкові досліди не дали переконливих результатів. Тому автори вирішили провести вивчення кольорового зору медоносної бджоли на електрофізіологічному рівні.

Як відомо, бджоли володіють трихроматичною системою зору. У них існує три кольоросприймачі: зелений з максимумом поглинання 530 нм, синій – 420 нм і ультрафіолетовий – 340 нм (Н. Autrum). Наявності ультрафіолетового кольоросприймача у маток медоносної бджоли дотепер не виявлено. Досліди проводили в лабораторії Інституту зоології АН України.

Якщо один мікроелектрод помістити на рогівку ока, а другий укріпити на якій-небудь іншій частині тіла, то при зміні освітлення виникатиме електричний потенціал. За допомогою підсилювача постійного струму його можна збільшити і зареєструвати на осцилографі у вигляді так званої електроретинограми (ЕРГ). Безумовно, сумарна електрична відповідь, якою є ЕРГ, не може дати ту інформацію, яку одержують при вимірюванні спектральних характеристик одиночних фоторецепторів. Але цей спосіб є менш трудомістким і дозволяє оцінити межі спектра випромінювань, яку сприймає зорова система, а при дослідах із селективною адаптацією встановити і число кольоросприймачів, їх спектральні характеристики (Мазохін-Поршняков).

У дослідах використовували метод селективної адаптації. У маленький отвір рогівки ока вставляли один мікроелектрод, другий розміщували в груд-

ному відділі тулуба. Закріплену комаху опромінювали опорним оранжевим світлом, яке має проміння в діапазоні видимого бджолиного спектра, окрім ультрафіолетового. Виникало звикання ока, і при повторному опромінюванні зменшувалася реакція, що реєструвалося на осцилографі. При опромінюванні ультрафіолетовим кольором, до якого око не адаптувалося, відмічалася збільшення реакції у бджіл. У маток такого явища не спостерігали, що побічно говорить про відсутність у них ультрафіолетових приймачів. На рівно-квантове проміння решти видимого бджолами діапазону спектра реагували як матки, так і робочі особини.

Можливо, що рецептори, які сприймають ультрафіолетовий колір у маток, малочутливі або їм заважають якісь інші, не враховані чинники, але очевидно, їх зір відрізняється від зору бджіл. Проте ці досліди вимагають додаткового вивчення. Можна припустити, що маткам і трутням, які не вилітають у погану погоду, немає необхідності бачити ультрафіолетове світло і мати такий же гарний зір, як у робочих бджіл.

Хорошим кольоровим баченням володіють багато денних птахів, які, на відміну від комах, розрізняють і колір у червоної області спектра. Доведено, що червоне забарвлення багатьох ягід і червоні плями на тілі (дзьобах, оперенні) служать природженими *релізерами* (програмами дій) поведінки ряду видів птахів (срібляста чайка, європейська малиновка, деякі папуги) (Р. Хайнд, Н. Тінберген). Сиви, проте, ведучи нічний спосіб життя, не бачать кольорів у червоній частині спектра (Л. Мілн). Доведено природжений характер кольорових ключових подразників при харчовій і статевій поведінці для деяких видів птахів. Зяблики, наприклад, віддають перевагу самкам із червоними грудками, пташенята сріблястої чайки охоче випрошують корм у батьків із червоною позначкою на дзьобі, каченята вважають за краще клювати зелений корм, а курчата – помаранчевий і синій. Хесс, пропонуючи пташенятм різнокольоровий корм, вважав за можливе поділити всі види птахів на три категорії відповідно з диференціальною чутливістю до кольору: 1) крива чутливості має дві вершини: у синій і червоній областях спектра; 2) одна вершина – в жовто-зеленій частині; 3) відсутність переваги якої-небудь частини спектра. Автор зазначає, що відсутність природженої переваги кольору корму не свідчить про відсутність кольорового бачення. Тут слід зауважити, що птахи не входять у людську еволюційну гілку. Це – рептилії, що освоїли повітряний простір. Тому очі птахів – це навіть потенційно – аналоги, а не гомологи людського ока.

Різнманітність відтінків зовнішності не тільки досягається як комахами, так і птахами і рибами за рахунок кольорових пігментів, а й зумовлена інтерференційними і дифракційними явищами (луски крил метеликів або «ока» на хвості павича). Для цих живих істот кольорове бачення виконує важливу роль при розмноженні, пошуку їжі і збереженні

життя (маскування, мімікрія). В огляді Р. Хайнда наводиться зведена таблиця диференціальної реактивності 17 різних біологічних видів на «ключові подразники». У восьми випадках колір виділяється як головна ознака, що викликає реакцію, в чотирьох – як другорядна. Цікаво, що такою ж важливою для існування роль колір виконує і для рослин, що «співробітничують» із комахами і птахами.

Собаки і кішки мають слабкий кольоровий зір. Гризуни (кролики, миші), а також копитні не розрізняють кольору. Слабкий кольоровий зір знайдений у білок і гризунів із сімейства білячих (бабаки, ховрахи); він відсутній або майже відсутній у більшості сучасних тварин (морських свинок, корів, коней, собак, свиней, овець тощо) (Л. Мілн).

Людиноподібні мавпи і більшість приматів володіють кольоровим баченням подібно до людини (О. Орлов). У нижчих приматів (напівмавп, лемурів) кольорового бачення немає, оскільки це нічні тварини. У хвостатих мавп знайдено кольорове бачення за типом протанопії: розрізняють тільки синій і жовтий, сірий замість голубого, червоні відтінки відсутні (С. Кравков).

Із сказаного виходить, що кольорове бачення – дуже стародавня здатність, що з'явилася раніше завоювання життям суші, і вже тоді кольори мали сигнальну функцію. Відсутність розрізнення кольору у більшості ссавців пояснюється його подальшою втратою: впродовж еволюції наземних теплокровних кількість видів, що володіють кольоровим баченням, постійно скорочувалася через нічний спосіб життя. Така часткова втрата кольорового бачення у зв'язку з нічним способом життя (сови, хвостаті мавпи та ін.) викликає протанопію, нерозрізнення кольорів червоної ділянки спектра. «Подібно до інших властивостей, втрачених спадковою речовиною, колбочки, чутливі до кольору, не відновлюються, – такий один із непорушних законів еволюції» (Ліндبلاد). У сутінках кольори червоної частини спектра стають відтінками сірого і коричневого, а сині стають яскравішими й більш насиченими. Ймовірно, саме такими бачать кольори тварини із залишковим кольоровим баченням.

Із зіставлення будови і фізіології сітківки, а також із колориметричних досліджень понад 30 представників п'яти класів хребетних (риб, амфібій, рептилій, птахів, ссавців) О. Орлов робить висновок, що в основі розрізнення кольорів можуть лежати дуже різні поєднання кольорових приймачів (кольоросприймальних апаратів). «Звертає на себе увагу той факт, що риси схожості і відмінності систем мало корелюють зі ступенем систематичної близькості або віддаленості відповідних груп. Такі далекі систематичні групи, як риби і примати, мають вельми схожі системи кольорового бачення, тоді як у межах класу ссавців (при-

мати, білка, кішка) і особливо серед рептилій (черепаха, агама, гекони, змії) різноманітність дуже велика» (О. Орлов). Тобто органи кольорового бачення нижчих хребетних (виключаючи риб) сильно відрізняються своєю будовою навіть у близьких видів!

Для пояснення цього факту Орлов приєднується до теорії трансмутатції Уоллса, яка полягає в тому, що при переході від денного до нічного способу життя і назад сітківка то втрачала, то отримувала знов колбочковий або паличковий апарат шляхом перетворення (трансмутатції) рецепторів одного виду на інший. «Таким чином, мабуть, кольорове бачення сучасних хребетних розвинулося в результаті незалежного і неодноразового виникнення його серед декількох груп, що пояснює відсутність спадкоємності між різними групами» (О. Орлов).

Але це – тільки припущення, здатне пояснити *відмінність*, але не *схожість*. Вражаюча схожість між сітківкою риб і приматів тут пояснюється через гіпотезу конвергенції далеких форм у ході еволюції, тобто випадковістю.

Ніщо не заважає висунути інше пояснення схожості між будовою аналізатора розрізнення кольорів риб і людини: *вона пояснюється безперервною лінією спадкоємності будови сітківки від риб до приматів*. Тоді факт наявності кольорового бачення у людини і приматів свідчить про те, що жоден із біологічних предків сучасної людини не вів достатньо тривало нічного способу життя. Це пояснення не менш правдоподібне, ніж те, згідно з яким примати випадково «відтворили наново» аналізатор кольорів той, що існує у риб.

Навряд чи коли-небудь вдасться одержати прямі докази цієї гіпотези. На відміну від кісток, м'які тканини не зберігаються мільйони років.

Таким чином, факти свідчать на користь того, що еволюція аналізатора кольорового бачення йшла паралельно з розвитком анатомічних і функціональних відділів центральної нервової системи (проміжного, середнього мозку, кори), по «вертикалі», а не у бік диференціації клітин периферичного відділу аналізатора (колбочок сітківки). Збереження (навіть невелике розширення) діапазону чутливості при удосконаленні структури аналізатора кольорового бачення в ході наземної еволюції вищих хребетних, а також багаторазове відновлення кольорового бачення при «тимчасовій» втраті в ході еволюції решти класів хребетних свідчить, що колір виконував істотну роль в їх життєдіяльності. Про центральне значення розрізнення кольорів для людини свідчить хоча б той факт, що всі 6,5 мільйона колбочок, як у коропа, так і у людини, розташовуються у центральній зоровій ямці, області максимально чіткого зору.

Отже, поки кольорове бачення в інших теплокровних деградувало, у наших предків воно еволюціонувало. Це також означає, що людському оку, у принципі, стільки ж мільйонів років, скільки очам риб.

9.2. СЛУХОВА СЕНСОРНА СИСТЕМА

Слух – функція організму тварин і людини, що забезпечує сприйняття звукових коливань. Реалізується діяльністю механічних, рецепторних і нервових структур, що становлять слухову систему, або слуховий аналізатор. Залежно від рівня еволюційного розвитку, території існування і особливостей біологічно значущих для даного організму сигналів характеристики слуху в різних видів тварин істотно розрізняються (див. табл. 9.2.1).

Таблиця 9.2.1

Верхні та нижні межі слуху в різних організмів

Організм	Верхня межа слуху, Гц	Нижня межа слуху, Гц
Гусінь	1 000	–
Ящірка	10 000	–
Жаба	10 000	–
Слон	10 000	17
Голуб	12 000	–
Людина	20 000	20
Співочі птахи	20 000	–
Шимпанзе	33 000	110
Кінь	33 500	55
Корова	35 000	23
Курка	38 000	–
Собака	45 000	60
Щур	60 000	650
Цвіркун	90 000	–
Летючі миші	12 000	3 000

У процесі еволюції сформована система слуху виникає вперше у комах, є у всіх хребетних і найбільш розвинена у ссавців, які сприймають звуки внаслідок послідовної обробки сигнальної інформації у слуховій системі. Звукові коливання, проходячи через зовнішній слуховий прохід (зовнішнє вухо), викликають коливання барабанної перетинки, що передаються через систему зчленованих між собою кісточок (серед-

нє вухо) на рідинні середовища (перилімфу й ендолімфу) внутрішнього вуха. Гідромеханічні коливання, що виникають, викликають коливання перегородки равлика (основної, або базилярної, мембрани з розташованим на ній рецепторним апаратом (Кортіїв орган). Через градієнт механічних властивостей базилярної мембрани по довжині при високих частотах стимуляції спостерігаються коливання максимальної амплітуди в основі равлика внутрішнього вуха, при низьких – біля її вершини. На рівні Кортієвого органа механічна енергія перетворюється на збудження рецепторів, яке, у свою чергу, викликає збудження волокон слухового нерва. Потенціали дії (біоелектричні потенціали), що виникають при подразненні рецепторів, передаються у центральні відділи слухової системи. Крім сприйняття за допомогою повітряного проведення, звукові сигнали можуть сприйматися також за допомогою кісткової провідності, тобто через кістки черепа.

Оцінка слуху проводиться як при обстеженні діяльності слухової системи в цілому (психоакустичні методи, при яких про сприйняття звуків судять за мовною відповіддю руховими або вегетативними реакціями організму), та і її окремих частин (дослідження біоелектричних потенціалів рецепторних і нервових елементів слухової системи, дослідження характеристик механічних до рецепторних структур). При обстеженні слуху психоакустичними методами (найбільш поширені як стимули чисті тони) чутливість слуху оцінюється за абсолютним слуховим порогом, що визначається як мінімальна інтенсивність звуку, при якій даний звук може бути уловлений. Слух дозволяє також визначати просторове положення джерела звуку, що відбувається, як правило, при взаємодії двох симетричних половин слухової системи (бінауральний ефект). Основними параметрами звуків, що забезпечують просторову локалізацію при зсуві джерела звуку від середньої лінії голови, є головним чином інтерауральні (міжвушні) відмінності звукових сигналів за часом їх приходу і за інтенсивністю (останнє за рахунок «тіньового ефекту» голови).

■ Чим чують комахи? У багатьох випадках теж своєрідними «вухами», але у комах вони розташовані на незвичних для нас місцях: на вусах – наприклад, у самців комарів, мурашок, метеликів; на хвостових придатках – в американського таргана. Гомілками передніх ніг чують цвіркуні і коники, а животом – сарана. Деякі комахи не мають спеціальних органів слуху. Але вони здатні сприймати різні коливання повітряного середовища, зокрема звукові коливання і ультразвукові хвилі, недоступні для нашого вуха. Органами чуття у таких комах виступають тонкі волоски або найдрібніші чутливі палички. Вони у великій кількості розташовані на різних частинах тіла і пов'язані з нервовими клітинами. Так, у волохатих гусениць «вухами» є волоски, а у голих – весь шкірний покрив тіла.

Звукову хвилю утворює розрядка, що чергується, і згущення повітря, яке розповсюджується у всі боки від джерела звуку – будь-якого тіла, що коливається. Звукові хвилі сприймаються і обробляються слуховим аналізатором – складною системою механічних, рецепторних і нервових структур. Ці коливання перетворюються слуховими рецепторами на нервові імпульси, які передаються по слуховому нерву в центральну частину аналізатора. У результаті відбувається сприйняття звуку й аналіз його сили, висоти і характеру.

Слухова система комах забезпечує їх вибіркоче реагування на відносно високочастотні вібрації – вони сприймають щонайменші струси поверхні, повітря або води. Наприклад, комах, що дзижчать, викликають звукові хвилі швидкими рухами крил. Таку вібрацію повітряного середовища, наприклад, писк комарів, самці сприймають своїми чутливими органами, розташованими на вусиках. Таким чином вони уловлюють повітряні хвилі, які супроводжують політ інших комарів, і адекватно реагують на одержану звукову інформацію. Слухові системи комах «налаштовані» на сприйняття слабких звуків, тому гучні звуки впливають на них негативно. Наприклад, джмелі, бджоли, мухи деяких видів не можуть при сильних звуках піднятися у повітря.

Різноманітні, але строго визначені сигнальні звуки, які видають самці цвіркунів кожного виду, виконують важливу роль в їх репродуктивній поведінці – при залицянні і залученні самок. Цвіркун забезпечений чудовим інструментом для спілкування з подругою. При створенні ніжної трелі він потирає гострою стороною одного надкрилля об поверхню іншого. А для сприйняття звуку у самця і самки існує особливо чутлива тонка кутикулярна мембрана, яка виконує роль барабанної перетинки. Був виконаний цікавий експеримент, коли самця, що цвірчить, садили перед мікрофоном, а в іншій кімнаті біля телефона поміщали самку. При включенні мікрофона самка, зачувши видотипове цвірчання самця, прямувала до джерела звуку – телефону.

Ряд тварин (комахи, кажани, дельфіни, деякі птахи) володіє особливим видом слуху – ехолокацією, що дозволяє визначити просторове положення об'єктів, їх форму, розміри, матеріал унаслідок сприйняття відображених від об'єктів звукових сигналів, що видають самі тварини.

■ Нічні метелики забезпечені пристроєм для виявлення кажанів, які для орієнтації і полювання використовують ультразвукові хвилі (Т. Жданова).

Хижачи сприймають сигнали з частотою до 100 000 герц, а нічні метелики і золотоочки, на яких вони полюють, – до 240 000 герц. У грудях, наприклад, метелика совки розташовані спеціальні органи для акустичного аналізу ультразвукових сигналів. Вони дозволяють уловлювати ультразвукові імпульси (УЗ) полюючих кажанів на відстані до 30 м. Коли метелик сприймає сигнал від локатора хижача, включаються захисні поведінкові дії. Почувши ультразвукові крики нічної миші на порівняно великій відстані, метелик різко міняє напрям польоту, застосовуючи обманний маневр – «пірнання». При цьому він починає виробляти фігури вищого пілотажу – спіралі і «мертві петлі», щоб уникнути погоні. А якщо хижак опиняється на відстані менше 6 м, метелик складає крила і падає на землю. І кажан не знаходить нерухому комаху.

Але стосунки між нічними метеликами і кажанами, як недавно встановлено, виявилися ще складнішими. Так, метелики деяких видів, відчувши сигнали кажана, самі починають видавати ультразвукові імпульси у вигляді клацань. Причому ці імпульси так діють на хижача, що він, ніби лякаючись, відлітає геть. На рахунок того, що примушує кажанів припинити переслідування метелика і «втікати з поля бою», існують лише припущення. Ймовірно, ультразвукові клацання – це пристосовані сигнали комах, схожі з тими, які посилає сам кажан, тільки набагато сильніші. Чекаючи почути слабкий відображений звук від власного сигналу, переслідуючач чує приголомшливий гуркіт – немов надзвуковий літак пробиває звуковий бар'єр.

Виникає запитання: чому кажана приголомшують не власні ультразвукові сигнали, а метеликові? Виявляється, кажан добре захищений від власного крику-імпульсу. Інакше такий могутній імпульс, який в 2 000 разів сильніший відображених звуків, що приймаються, може оглушити мишу. Щоб цього не сталося, у її організмі виробляється і цілеспрямовано застосовується особливе стремінце. Перед відправленням ультразвукового імпульсу спеціальний м'яз відтягує стремінце від вікна равлика внутрішнього вуха, при цьому коливання механічно уриваються. По суті, стремінце теж робить клацання, але не звукове, а антизвукове. Після крику-сигналу воно негайно повертається на місце, щоб вухо було готове прийняти відображений сигнал. Важко уявити, з якою швидкістю може діяти м'яз, що вимикає слух миші у момент послання крику-імпульсу. Під час переслідування здобичі – це 200–250 імпульсів за секунду!

А небезпечні для кажана сигнали-клацання метелика лунають точно в той момент, коли мисливець включає вухо для сприйняття своєї луни. Значить, щоб примусити оглушеного хижача перелякано відлетіти геть, нічний метелик посилає сигнали, які гранично підібрані до його локатора. Для цього організм комах запрограмований на прийом частоти імпульсу мисливця, що наближається, і точно в унісон з ним посилає у відповідь сигнал.

Такі взаємини між нічними метеликами і кажанами викликають багато питань. Яким чином у комах з'явилася здатність сприймати ультразвукові сигнали кажанів і миттєво розуміти небезпеку, яку вони в собі несуть? Як міг у метеликів поступово утворитися в процесі відбору і вдосконалення ультразвуковий пристрій з ідеально підібраними захисними характеристиками? Зі сприйняттям ультразвукових сигналів кажанів теж розібратися не просто. Річ у тому, що вони пізнають свою луну серед мільйонів голосів та інших звуків. І ніякі крики-сигнали одноплемінників, ніякі сигнали, які видаються за допомогою апаратури, не заважають полювати рукокрилим. Тільки сигнали метелика, навіть штучно відтворені, примушують мишу відлетіти геть.

Живі істоти підносять нові і нові загадки, викликаючи захоплення досконалістю і доцільністю будови свого організму.

Богомолу, так само, як і метелику, разом із прекрасним зором дані й особливі органи слуху для уникнення зустрічі з кажанами. Ці органи слуху, що сприймають ультразвук, розташовані на грудях між ногами. А для деяких видів богомолів окрім ультразвукового органа слуху характерна наявність другого вуха, яке сприймає набагато нижчі частоти. Функція його поки що не відома.

Органи слуху у дельфіна добре розвинені, і мозкові відділи, що відповідають за слух, у нього набагато більші, ніж людські. Слух його тонший, розрізняє тварину і ультразвук. Орган слуху залежно від особливостей будови розрізняє звуки, і чим складніша будова вуха, тим точніше відчуватимуться коливання. Звук звичайно нерівномірний, він посилюється і слабшає, і будова вуха повинна уловлювати всі щонайменші зміни. Це дозволяє чути звук з усіма відтінками і тонами. Щоб одержати відомості про гостроту слуху, треба провести експеримент – спершу на предмет того, чи доступний дельфіну сигнал звуку, чи ні. Для експерименту звуки підбираються різної частоти, тривалості і сили. Перевірка ведеться за допомогою вимірювання активності мозкової діяльності, яка при появі звуку створює електричний стрибок, що реєструється приладом. Для точнішого дослідження звук глушиться перешкодами, до тих пір, поки тварина не перестане видавати необхідний звук. Якщо порівнювати зі звичним для нас звуком, то слух дельфінів не дуже гострий. Проте здатність розрізняти зміни звуку у цих тварин у 100 разів краща, ніж у людини. Вони уловлюють, наскільки сильно змінився звук, навіть за тисячну частку секунди. На запитання, чому ця тварина має такий гарний слух, можна відповісти: річ у тім, що якщо істота дуже добре чує, вона може погано розрізняти пульсацію звуку, і навпаки. У дельфіна ж все перебуває в рівновазі – очевидно, розвиток слуху може бути саме таким.

За допомогою лунки дельфіни навіть із закритими очима можуть знаходити їжу не тільки вдень, а і вночі, безпечно плавати на мінних полях, визначати глибину дна, близькість берега, занурені предмети. Дія ехолокаційного апарату у цих морських ссавців добре вивчена в океанаріумах. Їх ехолокаційні імпульси людина сприймає як скрип дверей, що повертаються на іржавих петлях. Чи властива ехолокація вусатим китам, які видають сигнали частотою лише до декількох кілогерц, поки не з'ясовано. Звукові хвилі ці представники родини ссавців посилають направлено. Жирова подушка, що лежить на щелепних і міжщелепних кістках, і увігнута передня поверхня черепа діють як звукова лінза і рефлектор: вони концентрують сигнали і у вигляді звукового пучка спрямовують їх на об'єкт.

■ Зір китоподібних – представників сімейства ссавців – монокулярний, при якому не буває загального поля зору, оскільки очі розташовані з боків голови і не бачать предметів попереду рила. Краще всього, проте, розвинений слух, незважаючи на відсутність зовнішнього вуха і дуже звужений слуховий прохід. Звук для цих морських ссавців – найважливіше джерело інформації: у воді звукові коливання розповсюджуються у 5 разів швидше, ніж у повітрі, і можуть сприйматися з далекої відстані. Китоподібні сприймають не

тільки звуки, а й інфразвуки і ультразвуки, недоступні людському слуху. Точно орієнтуватися по звуку у воді морським ссавцям допомагає те, що їхні вуха надійно ізольовані від кісток черепа і коливання зліва і справа можуть сприйматися незалежно одне від одного. Ізоляція досягається тим, що середнє і внутрішнє вуха оточені повітряними камерами, заповненими піною з жирової емульсії. Піна поглинає всі звукові коливання, які безперешкодно проводять кістки черепа, м'язи і сало, і вони не доходять до внутрішнього вуха цих представників сімейства ссавців. Недавно висунута гіпотеза передачі звуку не тільки через вузький зовнішній слуховий прохід і слухові кісточки середнього вуха, а також і через витягнуту нижню щелепу, що близько підходить своїм заднім кінцем до області внутрішнього вуха та іннервується сильною гілкою трійчастого нерва.

Тиск звукової хвилі, що передається за допомогою вушних кісточок середнього вуха, у воді збільшується порівняно з тим, що буває в повітрі, в 60 разів. Слуховий прохід морських ссавців, іноді сліпий або перегороджений вушною пробкою, виходить до барабанної перетинки, яка нагадує складену парасольку. Барабанна кістка – яйцеподібної (у вусатих китів) або напівциліндричної форми (у зубастих китів). Будова внутрішнього вуха у них дуже складна. Равлик порівняно з маленькою вестибулярною частиною лабіринту сильно збільшений, і в ньому розвивається вторинна спіральна пластина. Слуховий нерв добре розвинений.

Відповідно до добре розвинутого слуху китоподібні видають звукові сигнали в тих же частотах, які вони сприймають (від декількох десятків до 150–200 кГц). Звуки у морських ссавців – дельфінів виробляються за допомогою трьох пар повітряних мішків, пов'язаних із носовим каналом, а у вусатих китів – могутнім горловим мішком, сполученим із гортанню. Не виключено, що у виробленні деяких звуків бере участь і глотка.

Сигнали, що видають ці представники родини ссавців, використовуються як для зв'язку, так і для орієнтації по звуках, що відбиваються від предметів. Наразі записано на плівку голоси вже 25 видів дельфінів і китів. Сигнали у одного і того ж виду морських ссавців досить різноманітні. Наприклад, у каліфорнійському океанаріумі у дорослої афаліни встановлено 17, а у дитинчат – шість різних комунікаційних сигналів. З віком звукові сигнали стають більш різноманітними.

9.3. НЮХОВА СЕНСОРНА СИСТЕМА

Ольфакторна комунікація – сприйняття тваринами відповідних органів певної властивості (запаху) хімічних сполук у навколишньому середовищі. Пахучі речовини, що сприймаються за допомогою нюху, звичайно присутні в невеликих концентраціях. Вони служать лише сигналами, що вказують на певні предмети або події в зовнішньому середовищі. Наземні тварини сприймають пахучі речовини у вигляді пари, що

доставляється до органа нюху зі струмом повітря або шляхом дифузії, а водні – у вигляді розчинів. Для дуже багатьох тварин – комах, риб, хижаків, гризунів – нюх виявляється важливішим за зір і слух, оскільки дає їм більше інформації про навколишнє середовище.

Ступінь розвитку нюху може досить сильно розрізнятися навіть у межах однієї таксономічної групи тварин. Так, ссавців поділяють на макросматиків, у яких нюх розвинений добре (до них належать більшість видів), мікросматиків – з відносно слабким розвитком нюху (тюлені, вусаті кити, примати) і аносматиків, у яких типові органи нюху відсутні (зубасті кити). Нюх служить тваринам для пошуку і вибору їжі, вистежування здобичі, порятунку від ворога, для біоорієнтації і біокомунікації (мічення території, відшукання і пізнання статевого партнера тощо). Риби, земноводні, ссавці добре розрізняють запахи особин свого та інших видів, а загальні групові запахи дозволяють тваринам відрізняти «своїх» від «чужих».

Число пахучих речовин величезне, причому запах кожної унікальний: немає двох різних хімічних сполук з абсолютно однаковим запахом. За дією запахів на організм собаки їх можна поділити на привертальні і збудливі, відштовхувальні і байдужі. Привертальні і збудливі запахи мають позитивне фізіологічне значення для організму тварини. До таких належать: запах їжі, запах виділень самки в період розмноження, запах господаря для собаки та ін.

Відштовхувальні запахи викликають в організмі реакції, спрямовані на те, щоб звільнитися від їх дії. Прикладом можуть бути різкі запахи парфюмерії, тютюну, фарби. Для деяких тварин це буде запах хижака.

Орган нюху хребетних розташовується в носовій порожнині і займає відносно невелику ділянку в області верхнього носового ходу і задньої частини носової перетинки. Слизова оболонка нюхової області покрита нюховим епітелієм, що є безпосередньо рецепторним апаратом нюхового аналізатора.

У риб органи нюху представлені парними носовими ямками, або мішками, розташованими на голові поряд з ротовим отвором і складеними з численних пластинок зі сполучної тканини, покритих нюховим епітелієм. Гострота нюху (абсолютний поріг) вимірюється мінімальною концентрацією пахучих речовин, що викликає нюхову реакцію. Чутливість нюху до одного і того ж запаху у тварини може мінятися залежно від її фізіологічного стану. Вона знижується при загальному стомленні, нежиті, а також при стомленні самого нюхового аналізатора, при тривалій дії досить сильного запаху на нюхові клітини тварини.

Запах є своєрідною «візитною карткою» тварини. Він суто індивідуальний. Але в той же час запах видоспецифічний, за ним тварини чіт-

ко відрізняють представників свого виду від будь-якого іншого. Члени однієї групи або зграї за наявності індивідуальних відмінностей мають і загальний специфічний груповий запах.

Індивідуальні запахи тварини формується з цілої низки складових: її статевої приналежності, віку, функціонального стану, стадії статевого циклу тощо. Ця інформація може кодуватися рядом пахучих речовин, що входять до складу сечі, їх співвідношенням і концентрацією. Індивідуальний запах може мінятися під впливом різних причин протягом усього життя тварини. Величезну роль у створенні індивідуального запаху виконує мікробний пейзаж. Мікроорганізми, що мешкають у порожнинах шкірних залоз, беруть активну участь у синтезі феромонів. Перенесення бактерій від однієї особини до іншої може здійснюватися у процесі взаємодії членів групи: спаровуванні, годуванні молодняку, пологах і т. д. Таким чином, усередині кожної популяції підтримується певна загальногрупово мікрофлора, що забезпечує схожий запах.

Нюх має винятково велике значення в житті тварин багатьох таксономічних груп. За допомогою нюху тварини можуть орієнтуватися щодо деяких фізіологічних станів, властивих у даний момент іншим членам групи. Наприклад, переляк, хвилювання, ступінь насичення, хвороби супроводжуються у тварин і людини зміною звичного запаху тіла.

Особливо велике значення ольфакторна комунікація має для процесів, пов'язаних із розмноженням. У багатьох як хребетних, так і безхребетних тварин знайдені специфічні статеві феромони. Феромони самців деяких риб прискорюють дозрівання самок, синхронізуючи розмноження популяції. Величезне значення для статевої поведінки мають феромони, що виділяються самками для залучення самців. У період тічки у самок ссавців посилюється секреція багатьох шкірних залоз, що особливо оточують аногенітальну зону, у складі секрету яких у цей час з'являються статеві гормони і феромони. У ще більшій кількості під час тічки ці речовини містяться і в сечі самок. Вони сприяють створенню запахів, що привертають увагу самців.

Оскільки статеві гормони і феромони всіх ссавців у принципі однакові, то подібні явища можливо спостерігати і у тварин інших видів.

Нюх є одним із найранніших відчуттів, що «включаються» в онтогенезі. Дитинчата вже у перші дні після народження запам'ятовують запах матері. До цього часу у них уже цілком розвиваються нервові структури, що забезпечують сприйняття запаху. Запах дитинчат виконує важливу роль для розвитку нормальної материнської поведінки. У період лактації самки продукують особливий, материнський феромон, який додає специфічного запаху дитинчатам і забезпечує нормальні стосунки між ними і матір'ю.

Специфічний запах з'являється і тоді, коли тварина відчуває страх. При емоційному збудженні різко збільшується секреція потових залоз. Іноді у тварин при цьому відбувається мимовільний викид секрету пахучих залоз, сечовипускання.

■ Швейцарські вчені опублікували у серпні 2008 року наукову статтю про те, що ссавці здатні відчувати хімічні сигнали тривоги, які подаються їхніми побратимами у разі небезпеки.

За словами вченого Жюльєна Брехбюля, детектором феромонів є так звані ганглії Грюнберга – невелике щільне скупчення круглих клітин, розташованих недалеко від кінчика носа. Вони були відкриті ще у 1973 році, але їх функція досі залишалася неясною. Тільки тепер учені вирішили провести експеримент на мишах, щоб визначити призначення цих клітин. У дослідженні брали участь дві групи лабораторних мишей – нормальні і без грюнбергових клітин.

Виявилось, що тоді, коли поряд знаходилася перелякана миша, тварини з першої групи різко міняли свою поведінку, припиняли пересуватися по клітці і ховалися в куток. А ось миші, позбавлені гангліїв Грюнберга, ніяк не міняли свою поведінку, оскільки, напевне, не одержали хімічного сигналу тривоги.

Велике інформаційне значення мають пахучі мітки, якими тварини маркують свої володіння.

Величезну роль виконує нюх у територіальній поведінці тварин. Мічення території, як було вказано вище, – надзвичайно важлива форма поведінки для багатьох видів наземних тварин: залишаючи пахучі речовини в різних точках своєї ділянки, вони сигналізують про себе іншим особинам. Завдяки пахучим міткам відбувається більш рівномірний, а головне, структурований розподіл особин у популяції, супротивники уникають прямих контактів, які могли б привести до каліцтва, одержують достатньо повну інформацію про «господаря», а статеві партнери легше знаходять одне одного.

По запаху води орієнтуються риби і морські черепахи, що також здійснюють далекі міграції до місць розмноження.

Основна маса птахів майже повністю позбавлена нюху. Проте деякі види є винятком, наприклад, новозеландський ківі має хороший нюх. Очевидно, ця особливість ківі пов'язана з його наземним способом життя в чагарниках тропічного лісу. Цей птах має абсолютно унікальну будову дзьоба, що відрізняє його від інших таксономічних груп птахів. Так, ніздрі у ківі розташовані не в основі дзьоба, а на його кінці. Під час пошуку здобичі птах дзьобом винює в землі черв'яків і комах.

Добре розвинений нюх мають американські грифи, поширені в лісах Північної Америки від Канади до Патагонії. Густі крони дерев не дозволяють їм видивлятися падаць, подібно до азійських грифів, що

живуть на відкритих просторах. Вижити крупному пернатому хижаку-падацьчику в подібних умовах дозволяє те, що він винює «пахучу» здобич у чагарниках. Експериментально доведена наявність нюху у деяких видів качок, а також деяких видів синиць.

У тваринному світі найрозвиненіші нюхові здібності мають ссавці з їх високорозвиненим головним мозком. Слизова органів нюху у собак містить в тисячі раз більше чутливих клітин, ніж ніс людини, краще розвинені у них і нюхові ділянки мозку. За допомогою свого носа собака може розпізнавати безліч як природних, так і синтетичних пахучих речовин (рис. 9.3.1). За щонайменшими нюансами він здатний розрізняти індивідуальні запахи людей і тварин.



Рис. 9.3.1. Собака принюхується

■ У собаки нюхова область займає 250–400 мм² і складається з 125–224 млн. нюхових клітин. Доведено, що собака здатний відчувати наявність однієї молекули пахучої речовини в одному літрі повітря, може сприймати запах однієї молекули в одному мілілітрі води.

Аналітична функція кори головного мозку виявляється в чіткій диференціації запахів за щонайменшими ознаками. Собака розрізняє до 2 мільйонів запахів. Мабуть, він відчуває суміш запахів не узагальнено, а окремо. Дуже важливо і те, що собака здатний запам'ятовувати запахи і пов'язувати свої нюхові відчуття з різноманітним досвідом минулого. Це дозволяє стверджувати, що нюх у нього «аналітичний». Можна навіть сказати, що собака сприймає навколишнє середовище через якусь «призму запахів».

Собаці під силу розрізняти найслабкіші запахи навіть на фоні інших, надзвичайно сильних. Більшість собак мисливських порід, придатних для облоги, володіє дивовижною здатністю швидко розпізнавати, в який бік ведуть, наприклад, сліди зайця. Досвідченому собаці достатньо обнюхати слід упродовж усього декількох метрів, щоб з'ясувати для себе ситуацію. Ця дивовиж-

на нюхова здатність наших собак дісталася їм від їхніх далеких диких предків. Здається, що вовк велику й основну частину потрібної інформації сприймає на слух, доповнюючи її зором. Але остаточно перевіряє, «хто є хто» і «що є що», чуттям, відчуваючи через метрову товщу снігу капкан із запахом іржі або рук людини. За сприятливих обставин вовк може почути жертву на відстані 65–100 м.

Ось декілька маловідомих даних про використання високої нюхової чутливості собак у житті людини. Це відкриття належить шведам. У країні існують спеціальні комісії, які займаються перевіркою будинків на наявність цвілі. У Швеції заражені нею 70 % споруд, з них 80 % – бактеріями, що є дуже великою санітарною проблемою, беручи до уваги, що через тридцять років після осушення шкідливі карбогидратні сполуки продовжують виділятися, тому доводиться замінювати всі заражені матеріали. Якість роботи залежить від наявності культур. Під час перевірки провідник із добре навченим собакою працюють разом із фахівцями – мікробіологами і хіміками. При навчанні використовують порівняння чистих культур грибів і паразитарних бактерій зі зразками із зараженого будинку. Через декілька місяців собака вже приступає до справжньої роботи. Небагато собак відповідають високим вимогам цієї складної професії. Число паразитів величезне, незрозуміло, як собака запам'ятовує їх. Приблизно 200 собак несуть цю службу в Швеції.

У цій країні кожні вісім років перевіряють телеграфні стовпи теж на наявність цвілі і бактерій. Контролерам до недавнього часу вдавалося перевірити по двадцять стовпів за день. Тепер це робиться за допомогою спеціально навчених собак, тому викопувати доводиться лише один стовп із десяти після того, як собака обстежить його. Робота стала набагато раціональнішою і простішою. Навчання собаки займає шість місяців, обходиться в 200 000 шведських крон, що повністю окупляється за шість років роботи. Як показала перевірка, чотириногі контролери помиляються надзвичайно рідко.

Ось уже близько 10 років як Каліфорнійське товариство захисту дерев використовує собак для виявлення комах-паразитів. Собаки легко відшукують заражені ними дерева і уражені ділянки, що дозволяє проводити місцеве лікування дерева.

Вчені з Університету імені Рокфеллера й Університету Токіо вважають, що нюх комах не тільки функціонує не так, як у інших тварин, а ще і розвинувся альтернативним шляхом (А. Мінор).

Ці членистоногі використовують швидкі іонні канали, на відміну від хеморецепторів. У всіх тварин процес хеморецепції починається з поєднання активної речовини (молекули запаху) з рецептором на клітині, пов'язаним із G-білком, який потім відкриває іонний канал, різні іони надходять до клітини, мембрана деполяризується і формується нервовий імпульс, що спрямовується відповідний нервовий вузол.

У двох працях, прийнятих до публікації в журналі Nature, ентомологи роз'єднали каскад реакції, що починається активацією G-білків і закінчується деполяризацією клітини. Це роз'єднання не вплинуло на чутливість комах. В іншому експерименті виміряли час реакції від поєднання молекули запаху

з рецептором до деполяризації, і він виявився значно меншим, ніж потрібен на весь G-каскад. Виходячи з цього, вчені припустили, що відчуження запаху в комах забезпечується поєднанням речовин безпосередньо зі швидкими іонними каналами.

Але це кардинально вибивається з усього ряду – від черв'яків до ссавців, що і дозволило авторам говорити про альтернативний шлях виникнення цього процесу у комах. Тим паче, що високоорганізованість комах уже давно не дає спокою багатьом біологам і еволюціоністам.

Комахи наділені загальною хімічною чутливістю, яку забезпечують різні сенсорні органи (Т. Жданова). У хімічному відчутті комах найзначнішу роль виконує нюх. А термітам і мурашкам, на думку вчених, дано об'ємний нюх. Що це таке – нам важко собі уявити. Органи нюху комах реагують на присутність навіть дуже малих концентрацій речовини, деколи вельми віддаленої від джерела. Завдяки нюху комаха знаходить здобич і їжу, орієнтується на місцевості, дізнається про наближення ворога, здійснює біокомунікацію, де специфічною «мовою» служить обмін хімічною інформацією за допомогою феромонів.

Сприйняття за допомогою системи нюху і розшифровка «послання» викликає в одержувачів певну форму поведінки або фізіологічний процес. До теперішнього часу відома значна група феромонів комах. Одні з них призначені для залучення особин протилежної статі, інші, сліди – вказують шлях до домівки або харчового джерела, треті – служать сигналом тривоги, четверті регулюють певні фізіологічні процеси і т. д.

Справді унікальним повинне бути «хімічне виробництво» в організмі комах, щоб випускати в потрібній кількості і в певний момент усю гаму необхідних їм феромонів. Жуки забезпечені головним чином нюховими вусиками. Вони дозволяють не тільки уловлювати сам запах речовини і напрям його розповсюдження, а й навіть «відчутти» форму пахучого предмета. Прикладом прекрасного нюху можуть служити жуки-могильники, що займаються очищенням землі від падалі. Вони здатні відчутти запах за сотні метрів від неї і збиратися великою групою. А сонечко за допомогою нюху знаходить колонії тлі, щоб залишити там кладку. Адаже тлею харчується не тільки воно само, а і його личинки.

Не тільки дорослі комахи, а й їхні личинки часто наділені відмінним нюхом. Так, личинки хруща здатні рухатися до коріння рослин (сосни, пшениці), орієнтуючись на ледве підвищену концентрацію вуглекислого газу. В експериментах личинки зразу ж прямують до ділянки ґрунту, куди ввели невелику кількість речовини, що створює вуглекислий газ.

Незбагненною здається чутливість органу нюху, наприклад, метелика сатурнії, самець якої здатний уловлювати запах самки свого виду на відстані 12 км. При зіставленні цієї відстані з кількістю феромону, що виділяється самкою, отриманий результат здивував учених. Завдяки своїм вусикам самець безпомилково відшукує серед багатьох пахучих речовин одну-єдину молекулу спадково відомої йому речовини в 1 м³ повітря!

У деяких перетинчастокрилих настільки гострий нюх, що вони не поступаються відомому чуттю собаки. Так, самки наїзників, бігаючи по стовбурі

дерева або коряці, посилено ворушать вусиками. Ними вони «внюють» личинок рогахвоста або жука-дроворуба, що сховався в деревині на глибині 2–2,5 см.

Завдяки унікальній чутливості вусиків крихітний наїзник геліс одним тільки їх дотиком до коконів павуків визначає, що в них міститься – недорозвинені яйця, чи малорухливі павуки, що вже вийшли з них, або яйця інших наїзників свого виду. Яким чином геліс робить такий точний аналіз, поки не відомо. Найімовірніше, він відчуває якнайтонший специфічний запах, але, може бути, при постукуванні вусиками наїзник уловлює який-небудь відображений звук.

Говорячи про нюх комах, не можна не сказати про запах. У науці поки немає чіткого розуміння того, що таке запах, і щодо цього природного феномену існує безліч теорій. Згідно з однією, аналізовані молекули речовини є «ключем». А «замком» є рецептори органів нюху, включені в аналізатори запаху. Якщо конфігурація молекули підійде до «замка» певного рецептора, то аналізатор одержить від нього сигнал, розшифрує його і передасть інформацію про запах у мозок тварини. Згідно з іншою теорією запах визначається хімічними властивостями молекул і розподілом електричних зарядів. Найновіша теорія, що завойовувала багато прихильників, головну причину запаху бачить у вібраційних властивостях молекул і їх складових. Будь-який аромат пов'язаний з певними частотами (хвильовими числами) інфрачервоного діапазону. Наприклад, тіоспирт цибуляного супу і декаборан хімічно абсолютно різні. Але вони мають одну і ту ж частоту і однаковий запах. У той же час існують хімічно подібні речовини, які характеризуються різними частотами і пахнуть по-різному.

9.4. ІНШІ СЕНСОРНІ СИСТЕМИ

Органи дотику. Відчуття дотику – один з основних видів відчуттів (рис. 9.4.1). Вони допомагають тваринам і людині орієнтуватися в темноті, дають можливість визначити не тільки наявність предмета, а і його форму, розміри, температуру, вогкість, характер поверхні (гладка, шорстка і т. д.). Відчуття дотику складається з цілого комплексу сигналів, що надходять у головний мозок від нервових закінчень (рецепторів), розташованих у м'язах, суглобах, на поверхні шкіри і слизових оболонках, що сприймають дотик і тиск, температуру і біль, зміну положення тіла в просторі тощо.

Більшість тварин, відчуття дотику у яких розвинене більше, ніж у людини, покладається у своїй поведінці саме на нього. Павук знає, що в його павутину потрапила муха, сприймаючи вібрацію, яка виникає

від рухів мухи. Морські тварини, які живуть на великих глибинах, де панує вічний морок, тварини, що мешкають під землею, дізнаються про наближення ворога або здобичі за допомогою високочутливих антен – довгих вусів, щупалець та інших органів дотику.



Рис. 9.4.1. Дотик

■ У комах теж існують аналізатори, що визначають температуру, тиск тощо, але багато що в механізмах їх дії залишається невідомим. Дотик є одним із найважливіших органів чуття для безпеки польоту багатьох літаючих комах, щоб відчувати повітряні потоки. Наприклад, у двокрилих усе тіло покрите сенсилами, які виконують дотикові функції. Особливо їх багато на дзиччальцях, щоб сприймати тиск повітря і стабілізувати політ.

Завдяки дотику муху не так легко прибити. Її зір дозволяє помітити загрозливий об'єкт тільки на відстані 40–70 см. Зате муха здатна відреагувати на небезпечний рух руки, що викликає навіть мале переміщення повітря, і миттєво злетіти. Ця звичайна кімнатна муха ще раз підтверджує, що у світі живого немає нічого простого – всі істоти від малої до великої забезпечені прекрасними сенсорними системами для активної життєдіяльності і власного захисту.

Рецептори комах, що реєструють тиск, можуть мати вигляд виступів і щетин. Вони використовуються комахами для різних цілей, зокрема для орієнтації у просторі – за напрямом сили тяжіння. Наприклад, личинка мухи перед перетворенням на лялечку завжди чітко рухається вгору, тобто проти сили тяжіння. Адже їй потрібно виповзти з рідкої харчової маси, а там немає ніяких орієнтирів, окрім тяжіння Землі. Навіть вибравшись із лялечки, муха ще якийсь час прагне повзти вгору, поки не обсохне, щоб здійснити політ.

У багатьох комах добре розвинене відчуття гравітації. Наприклад, мурашки здатні оцінити нахил поверхні на 20 %. А жук-стафілін, який риє вертикальні нори, може визначити відхилення від вертикалі на 10 %.

Вібриси ссавців (рис. 9.4.2) – це рецептори, що видозмінилися в процесі еволюції. Найдовші і найчутливіші з них розташовані над верхньою губою (з двох боків у чотири ряди). Значно коротші, ніж вуса, розташовуються на підборідді, в області щік і над очима. Є вібриси на хвості і на щиколотках – вони допомагають хижаку полювати на рухоми здобич, а також між подушечками на лапах.



Рис. 9.4.2. Вібриси котів

На відміну від звичайних волосків, які виконують теплоізолювальну функцію, вібриси виконують функцію тактильну. Вони сприймають найменші зміни навколишнього середовища, зокрема зміну атмосферного тиску.

Повітряні потоки відбиваються від предметів, що стоять поблизу, і вловлюються вібрисами. Ця властивість дозволяє тварині, незалежно від зору, визначати розташування предметів і ухилитися від перешкод, не торкаючись їх навіть в повній темноті!

■ Щоб «познайомитися» з новим предметом, кішка підходить до нього з направленими вперед вусами. Широко розставивши вібриси, вона визначає розміри отвору, через який збирається пролізти – можливо, кінці розчепірених вусів відповідають ширині тулуба кішки і дозволяють їй зорієнтуватися, чи пройде все тіло вслід за головою.

Ворушінням вусів ваша улюбленка визначає швидкість і напрям вітру, щоб відповідно до одержаної інформації скоректувати положення тіла і силу поштовху в стрибку.

Коли кішка полює, її вуса витягнуті, адже з їх допомогою вона фіксує будь-який шерех. А тримаючи в зубах спійману здобич і не маючи нагоди її бачити, вона за допомогою вусів контролює поведінку жертви, яка в цей час перебуває поза увагою (рис. 9.4.3).

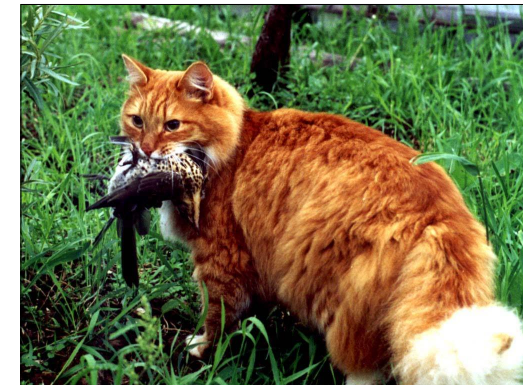


Рис. 9.4.3. Контроль за обставинами

Вібриси не тільки дають вашій вихованці ту або іншу інформацію про навколишній світ, а і є індикатором її настрою. Якщо вуса кішки стирчать уперед, це часто означає цікавість або дружелюбність. Агресивно налаштована кішка притискує їх до мордочки.

Вібриси розкидані по всьому тілу кішки. Уважно подивившись на котячу шкурку, можна побачити окремі волоски, що стирчать з рівної поверхні шерсті. Ці волоски м'якші і не володіють такою досконалою чутливістю, як вуса, але вони також допомагають кішці визначити, в якому місці тіла і яким чином до неї торкаються. Так кішка легко виявляє небезпечні або, навпаки, приємні для неї контакти. Недаремно вашій вихованці подобається, коли її гладять по шерсті – адже ваша рука ковзає по вібрисах. І не подобається, коли ви гладите її проти шерсті – такі погладження створюють дискомфортні відчуття, викликані електростатичними розрядами.

Основа вібрисів міститься в поверхневому шарі шкіри. Вони добре забезпечуються кров'ю. До вібрисів підходять гілки лицьового нерва. Щонайменші коливання навколишнього середовища не залишаться непоміченими для кішки – навіть найлегший дотик до вібрисів передається на коріння, де нервові закінчення, що оточують його, миттєво посилають інформацію в головний мозок.

Вуса кішки навіть беруть участь у формуванні сенсорних ділянок мозку, в яких кожний вібрис має своє представництво як орган чуття. Здатність порушитися вібриси одержали завдяки скороченню поперечно-смугастої мускулатури. Вібриси, що стерлися або зламалися, замінюються по одному у міру необхідності, незалежно від загального линяння.

Вібриси були розвинені у предків ссавців, і можна припустити, що вони стародавніші сенсорні системи, ніж волосся. Те, що вібриси дуже важливі для кішки, підтверджує і такий факт: першими волосками, які розвиваються у майбутніх кошенят в утробі матері, є саме вуса. Якщо кішці обрізати вуса, вона не зможе орієнтуватися не тільки в темноті, а й навіть при світлі – такі експери-

менти можуть спричинити загибель кішки. Отже, ганьба тим господарям, які для «поліпшення» зовнішнього вигляду свого вихованця обрізають або висмикують викривлені вібриси.

Правда, на світі існує порода безшерстих кішок – сфінксів. У них вібриси можуть бути короткими і скрученими або ж зовсім відсутніми, і що цікаво, відсутність вусів ніяк не відбивається на поведінці таких кішок та їх умінні полювати. Чергова загадка, яку нам задала кішка.

Шкіра у кішок теж дуже чутлива. Вони здатні відчувати подушечками лап структуру покриття, по якому ступають. Кішки люблять теплу і м'яку матерію, і часто відмовляються сидіти у того, хто одягнений у холодний або в одяг із грубого тканого полотна. Чутливо реагуючи на зовнішні подразники, кішки трясуть лапками, наступивши на воду або бруд.

«Установка радіолокації» комах. Як було сказано, комахи наділені прекрасними органами нюху і дотику – антенами (вусиками). Вони дуже рухомі і ними легко керувати: комаху може розводити їх, зближувати, обертати кожен окремо на його осі або разом на загальній. У цьому випадку вони і зовні нагадують і за своєю суттю є установкою «радіолокації». Нервово-чутливим елементом антен є сенсилії. Від них імпульс зі швидкістю 5 м за секунду передається у «мозковий» центр аналізатора для розпізнавання подразнення. І далі сигнал реагування на одержану інформацію миттєво надходить до м'яза або іншого органа.

У більшості комах на другому членіку вусика міститься джонстонів орган – універсальний пристрій, призначення якого ще повністю не з'ясоване (Т. Жданова). Як вважають, він сприймає рухи і струси повітря і води, контакти з твердими об'єктами. На диво високою чутливістю до механічних коливань наділені сарана і коник, здатні зареєструвати будь-які струси з амплітудою, що дорівнює половині діаметра атома водню!

У жуків на другому членіку вусика теж є джонстонів орган. Якщо у жука-вертячки, що бігає по поверхні води, його пошкодити або видалити, то він стане натикатися на будь-які перешкоди. За допомогою цього органа жук здатний уловлювати відображені хвилі, що йдуть від берега або перешкоди. Він відчуває водяні хвилі заввишки 0, 000 000 004 мм, тобто джонстонів орган виконує функцію ехолота або радіолокатора.

Мурашки відрізняються не тільки добре організованим мозком, а і такою ж досконалою тілесною організацією. Найбільше значення для цих комах мають вусики, деякі служать прекрасним органом нюху, дотику, пізнання навколишнього середовища, взаємних пояснень. Позбавлені вусиків мурашки втрачають здатність відшукувати дорогу та їжу, відрізнити ворогів від друзів. За допомогою антен комахи здатні «розмовляти» між собою. Мурашки передають важливу інформацію, торкаючись антенами до певних членіків вусиків одне одного. В од-

ному з поведінкових епізодів дві мурашки знайшли здобич у вигляді личинок різних розмірів. Після «переговорів» із побратимами за допомогою антен, вони попрямували до місця знахідки разом із мобілізованими помічниками.

Живі «синоптики». Багато комах наділені прекрасною здатністю передчувати погодні зміни і робити довгострокові прогнози. Втім, це характерно для всього живого – будь то рослина, мікроорганізм, безхребетна або хребетна тварина. Такі здібності забезпечують нормальну життєдіяльність у призначеному їм середовищі. Бувають природні явища, що спостерігаються рідко – засухи, повені, різкі похолодання. І тоді, щоб вижити, живим істотам необхідно наперед мобілізувати додаткові захисні засоби. І в тому і в іншому випадку вони використовують свої внутрішньоорганізмені «метеорологічні станції» (Т. Жданова).

Постійно й уважно спостерігаючи за поведінкою різних живих істот, можна взнавати не тільки про зміни погоди, а й навіть про майбутні природні катаклізми. Адже понад 600 видів тварин і 400 видів рослин, відомих ученим, можуть виконувати своєрідну роль барометрів, індикаторів вогкості і температури, провісників таких явищ як гроза, смерч, повінь, а також прекрасної безхмарної погоди. Причому живі «синоптики» є скрізь, де б ви не були: біля водоймища, на лузі, в лісі. Наприклад, перед дощем, ще при ясном небі, перестають цвірігати зелені коники, мурашки починають щільно закривати входи в мурашник, а бджоли припиняють польоти за нектаром, сидять у вулику і гудуть. Прагнучи сховатися від негоди, що насувається, мухи й оси залітають у вікна будинків.

Спостереження за отруйними мурашками, що мешкають у передгір'ях Тибету, виявили їхні прекрасні здібності робити більш далекі прогнози. Перед початком періоду сильних дощів мурашки переселяються на інше місце з сухим твердим ґрунтом, а перед настанням засухи заповнюють темні вологі западини. Крилаті мурашки здатні за 2–3 дні відчутти наближення бурі. Крупні особини починають кидатися до землі, а дрібні рояться на невеликій висоті. І чим ці процеси активніші, тим сильніша очікується негода. Виявлено, що за рік мурашки правильно визначили 22 зміни погоди, а помилилися тільки в двох випадках. Це склало 9 %, що виглядає зовсім непогано порівняно з середньою помилкою метеостанцій в 20 %.

Доцільні дії комах часто залежать від довгострокових прогнозів, і це може надавати людям велику послугу. Досвідченого пасічника достатньо надійним прогнозом забезпечують бджоли. На зиму вони закладають вічко у вулику воском. За отвором для провітрювання вулика можна судити про майбутню зиму. Якщо бджоли залишать великий

отвір – зима буде теплою, а якщо маленький – чекай суворих морозів. Також відомо, що якщо бджоли починають рано вилітати з вуликів, можна чекати ранньої теплої весни. Ті ж мурашки, якщо зима не очікується суворою, залишаються жити поблизу поверхні ґрунту, а перед холодною зимою розташовуються глибше в землі і будують вищий мурашник.

Окрім макроклімату, для комах важливий і мікроклімат їхнього середовища. Наприклад, бджоли не допускають перегріву у вуликах і, одержавши сигнал від своїх живих «приладів» про перевищення температури, починають вентиляцію приміщення. Частина робочих бджіл організовано розташовується на різній висоті по всьому вулику і швидкими помахами крил приводить в рух повітря. Утворюється сильний повітряний потік, і вулик охолоджується. Вентиляція – процес тривалий, і коли одна партія бджіл стомлюється, настає черга іншої, причому в строгому порядку.

Поведінка не тільки дорослих комах, а і їхніх личинок залежить від свідчень живих «приладів». Наприклад, личинки цикад, що розвиваються в землі, виходять на поверхню тільки за гарної погоди. Але як узнати, яка погода вгорі? Для визначення цього над своїми підземними притулками вони створюють спеціальні земляні конуси з великими отворами – свого роду метеорологічні споруди. У них цикади через тонкий шар ґрунту оцінюють температуру і вологість. І якщо погодні умови несприятливі, личинки повертаються у нірку.

Феномен прогнозування злив і повеней. Спостереження за поведінкою термітів і мурашок у критичних ситуаціях можуть допомогти людям у прогнозуванні сильних злив і повеней. Один із природодослідників описав випадок, коли перед повінню індіанське плем'я, що проживає у джунглях Бразилії, квапливо покинуло своє поселення. А про біду, що наближається, індіанцям «повідали» мурашки. Перед повінню ці суспільні комахи починають сильно хвилюватися і терміново покидають разом із лялечками і запасами продовольства обжите місце. Вони прямують у ті місця, куди вода не дійде. Місцеве населення навряд чи розуміло виточки такої дивовижної чутливості мурашок, але, підкоряючись їх знанням, люди йшли від біди вслід за маленькими синоптиками.

Чудово уміють прогнозувати повінь і терміти. Перед її початком вони всією колонією покидають свої житла і прямують до найближчих дерев. Передбачаючи розмах біди, вони підіймаються саме на ту висоту, яка буде вищою за очікувану повінь. Там вони перечікують, поки підуть на спад каламутні потоки води.

Величезна кількість метеостанцій веде спостереження за погодою. Вони розташовані на суші, зокрема в горах, на спеціально обладнаних

наукових суднах, супутниках і космічних станціях. Метеорологи оснащені сучасними приладами, апаратами і комп'ютерною технікою. Фактично вони роблять не прогноз погоди, а розрахунок, обчислення погодних змін. А комахи в наведених прикладах справді прогнозують погоду, використовуючи природжені здібності і вбудовані в їх організм спеціальні живі «прилади». Причому мурашки-синоптики не тільки визначають час наближення повені, а й оцінюють її розмах. Адже для нового притулку вони займали тільки безпечні місця. Учені поки так і не зуміли пояснити цей феномен. Ще більшу загадку піднесли терміти. Річ у тім, що вони ніколи не розташовувалися на тих деревах, які при повені виявлялися знесеними бурхливими потоками. Так само, за спостереженнями етологів, поводитися і шпаки, які весною не займали небезпечні для поселення шпаківні (надалі ті були зірвані ураганим вітром). Але тут ідеться про відносно велику тварину. Птах, можливо, за гойданням шпаківні або іншими ознаками оцінює ненадійність її кріплення. Але яким чином і за допомогою яких пристроїв подібні прогнози можуть робити зовсім маленькі, але дуже «мудрі» тварини? Людина поки не тільки не в силах створити щось подібне, а й не може відповісти на численні запитання. Це завдання майбутнім біологам!

Наведений короткий огляд природи і функції деяких сенсорних систем тварин – це далеко не весь перелік різноманітності сенсорно-перцептивних можливостей у тваринному світі. Ми сподіваємося, що викладений матеріал спонукає студентів до детальнішого дослідження та вивчення унікальних можливостей різних представників фауни.

10. НЕРВОВІ МЕХАНІЗМИ ПОВЕДІНКИ

10.1. ЩО СПІЛЬНОГО МІЖ НЕРВОВОЮ СИСТЕМОЮ ХРЕБЕТНИХ І БЕЗХРЕБЕТНИХ?

Нервова система – комплекс структур і органів, що складаються з нервової тканини, де центральним відділом є головний мозок. Головною структурною і функціональною одиницею нервової системи є нервова клітина з відростками (по-грецьки – нейрон).

Нервова система і мозок комах забезпечують: сприйняття за допомогою органів чуття зовнішнього і внутрішнього подразнення; миттєву переробку сигналів системою аналізаторів, підготовку і здійснення адекватної відповідної реакції; зберігання в пам'яті в закодованому вигляді спадкової і надбаної інформації, а також миттєве витягання її при необхідності; управління всіма органами і системами організму для його функціонування як єдиного цілого, урівноваження його з середовищем; здійснення психічних процесів і вищої нервової діяльності, цільну поведінку.

Організація нервової системи і мозку хребетних і безхребетних тварин настільки різна, що їх зіставлення на перший погляд уявляється неможливим. І в той же час для найрізноманітніших видів нервової системи, що належать, здавалося б, і зовсім «простим» і «складним» організмам, характерні однакові функції.

Зовсім крихітний мозок мухи, бджоли, метелика або іншої комахи дозволяє йому бачити і чути, відчувати смак, пересуватися з великою точністю, більше того – літати, користуючись внутрішньою «картою», на значні відстані, здійснювати комунікаційну взаємодію з іншими особинами і навіть володіти своєю «мовою», навчатися і застосовувати в нестандартних ситуаціях логічне мислення (Т. Жданова). Так, мозок мурашки набагато менший за шпилькову голівку, але цю комаху споконвіку вважали «мудрецем». При порівнянні не тільки з його мікроскопічним мозком, а і з незбагненними можливостями однієї нервової клітини, людині варто соромитися своїх найсучасніших комп'ютерів. А що про це може сказати наука, наприклад, нейробіологія, яка вивчає процеси народження, життя і смерті мозку? Чи змогла вона розгадати таємницю життєдіяльності мозку – цього найскладнішого і найтаємничішого з явищ, відомих людям?

Перший нейробіологічний досвід належить давньоримському лікарю Галену. Перерізавши у свині нервові волокна, за допомогою яких мозок управляв м'язами гортані, він позбавив тварину голосу – вона зразу ж оніміла. Це було тисячоліття тому. Але чи далеко з тих пір пішла наука в своїх пізнаннях про принцип роботи мозку? Виявляється, незважаючи на величезну працю учених, принцип роботи навіть однієї нервової клітини, так званої «цеглинки», з якої побудований мозок, людині так і не відомий. Нейробіологи багато що розуміють із того, як нейрони живляться; як одержують необхідну для своєї життєдіяльності енергію; як нейрон посилає сусіднім різну інформацію у вигляді сигналів, зашифровану або в певній серії електричних імпульсів, або в різноманітних комбінаціях хімічних речовин. А що потім? Ось одержала нервова клітина конкретний сигнал, і в її глибинах у співдружності з іншими клітинами (що формують головний мозок) почалася унікальна діяльність. Йде запам'ятовування інформації, що надійшла, витягання з пам'яті потрібних відомостей, ухвалення рішень, віддавання наказів м'язам і різним органам і т. д. Як усе відбувається? Це ученим точно дотепер не відомо. Ну, а оскільки незрозуміло, як діють окремі нервові клітини та їх комплекси, то не ясний і принцип роботи цілого мозку, навіть такого маленького, як у комахі.

10.2. НЕЙРОЕТОЛОГІЯ

Появу нейроетології як наукового напрямку пов'язують з ім'ям відомого німецького нейрофізіолога Еріха фон Хольста, праці якого лягли в основу головних положень цієї науки. Фон Хольст, разом з іншими ученими, може вважатися одним із прабатьків кібернетики. Нейроетологія, що іменувалася спочатку «фізіологією поведінки» (*verhaltenphysiologie*), досліджувала конкретні фізіологічні процеси, які забезпечують даний поведінковий акт.

Вчені З. Зоріна та І. Полетаєва виділяють основні цілі і завдання нейроетології:

- ідентифікація клітин, зв'язків і патернів імпульсів, «задіяних» у даному поведінковому акті;
- виявлення правил, за якими працюють нервові мережі;
- ідентифікація тих принципів у механізмах роботи ЦНС, які можна виявити при дослідженні реакцій на природні стимули;
- вивчення еволюції анатомічних, фізіологічних і хімічних основ поведінки.

У цілому завданнями нейроетології можуть вважатися дослідження неврологічних основ «природженого реалізуючого механізму», фіксованих комплексів дій, змін реактивності, мотивацій, поведінки кон-флікту і т. д.

10.3. АКТУАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ ВИВЧЕННЯ НЕРВОВИХ МЕХАНІЗМІВ ПОВЕДІНКИ ССАВЦІВ

У хребетних гіпоталамус є головним нервовим центром, що відповідає за регуляцію внутрішнього середовища організму.

Філогенетично – це досить старий відділ головного мозку, і тому у наземних ссавців будова його відносно однакова, на відміну від організації таких молодших структур, як нова кора та лімбічна система.

Гіпоталамус керує всіма основними гомеостатичними процесами. Тоді як децереброваній тварині можна достатньо легко зберегти життя, для підтримки життєдіяльності тварини з видаленням гіпоталамусом потрібні особливі інтенсивні заходи, оскільки у такої тварини знижені основні гомеостатичні механізми.

Принцип гомеостазу полягає у тому, що при найрізноманітніших станах організму, пов'язаних із його пристосуванням до умов навколишнього середовища (наприклад, при теплових або холодних впливах, при інтенсивному фізичному навантаженні тощо), що різко змінюються, внутрішнє середовище залишається постійним і параметри його коливаються лише в дуже вузьких межах. Наявність і висока ефективність механізмів гомеостазу у ссавців і, зокрема, у людини, забезпечують можливість їх життєдіяльності при значних змінах довкілля. Тварини, не здатні підтримувати деякі параметри внутрішнього середовища, вимушені жити у вузькому їх діапазоні.

Наприклад: здатність жаб до терморегуляції настільки обмежена, що для того, аби вижити в умовах зимових холодів, їм доводиться опускати на дно водоймищ, де вода не замерзає. Навпаки, багато ссавців взимку можуть вести таке ж вільне існування, що і влітку, незважаючи на значні коливання температури.

Звідси ми розуміємо, що у зв'язку зі слабким розвитком механізмів гомеостазу ці тварини менш вільні у своїй життєдіяльності, а якщо видалено гіпоталамус, настає порушення гомеостазу і для підтримки життєдіяльності цієї тварини необхідні особливі інтенсивні заходи.

Електричне подразнення незначних ділянок гіпоталамуса супроводжується виникненням у тварин типових поведінкових реакцій, таких же різноманітних, як і природні видоспецифічні типи поведінки кон-

кретної тварини. Найважливішими з таких реакцій є оборонна поведінка і втеча, харчова поведінка (споживання їжі та води), статеві поведінка і терморегуляторні реакції. Всі ці поведінкові комплекси забезпечують виживання особини і виду, і тому їх можна назвати гомеостатичними процесами в широкому значенні цього слова. До складу кожного з цих комплексів входять соматорний, вегетативний і гормональний компоненти.

При локальному електричному подразненні каудального кільця у активної кішки виникає оборонна поведінка, яка проявляється такими типовими соматорними реакціями як вигинання спини, шипіння, випускання кігтів, а також вегетативними – прискореним диханням, розширенням зіниць і пілоерекцією спини і хвоста. Артеріальний тиск і кровотік у скелетних м'язах при цьому зростають, а кровотік у кишечнику знижується. Такі вегетативні реакції пов'язані головним чином зі збудженням адренергічних симпатичних нейронів. У захисній поведінці беруть участь не тільки соматорна і вегетативна реакції, а й гормональні чинники.

При больовому подразненні каудального відділу гіпоталамуса виникають лише фрагменти оборонної поведінки. Це свідчить, що нервові механізми оборонної поведінки розташовані в задній частині гіпоталамуса.

Харчова поведінка також пов'язана зі структурами гіпоталамуса, але за своїми реакціями майже протилежна оборонній. Харчова поведінка виникає при місцевому електричному подразненні зони, розташованій на 2–3 мм дорсальніше зони оборонної поведінки. У цьому випадку спостерігаються всі реакції, характерні для харчової поведінки тварин. Підійшовши до миски, тварина зі штучно викликаною харчовою поведінкою починає їсти, навіть якщо вона не голодна, і при цьому пережовує неїстівні предмети.

При дослідженні вегетативних реакцій можна знайти, що така поведінка супроводжується посиленням слиновиділенням, підвищенням моторики і кровопостачання кишечника і зниженням м'язового кровотоку. Всі ці типові зміни вегетативних функцій при харчовій поведінці служать ніби підготовчим етапом до їжі. Під час харчової поведінки підвищується активність парасимпатичних нервів шлунково-кишкового тракту.

Області гіпоталамуса, подразнення яких викликає поведінкові реакції, широко перекриваються, тому поки не вдалося виділити функціональні або анатомічні скупчення нейронів, що відповідають за ту або іншу поведінку. Нейронна організація гіпоталамуса, завдяки якій відбувається управління поведінковими реакціями, невідома. Можливо, що

групи нейронів, які відповідають за виконання певної функції, різняться аферентними, еферентними зв'язками, медіаторами, розташуванням дендритів тощо.

Материнська поведінка. Перші докази того, що гормони вагітності викликають у самок ссавців прояв материнських відчуттів, були одержані понад півстоліття тому. Так, у 1940-х роках Ф. Біч з Йельського університету знайшов, що жіночі статеві гормони естроген і прогестерон регулюють агресивну і статеву поведінку щурів, хом'яків, кішок і собак. А через деякий час Д. Лерман і Дж. Розенблат з Інституту поведінки тварин Університету Рутгерса дійшли висновку, що ці гормони просто необхідні для виникнення у самок щурів материнського інстинкту. У 1984 р. Р. Бріджес із Ветеринарної школи Т. Камінгса повідомив, що у гризунів вироблення естрогену і прогестерону посилюється у певні моменти вагітності, і виникнення материнської поведінки залежить від взаємодії цих гормонів і подальшого зниження їх рівня. Пізніше р. Бріджес дійшов висновку, що пролактин (гормон, що викликає лактацію) стимулює виникнення материнських почуттів у самок щурів, яким заздалегідь вводилися прогестерон і естроген.

Проте материнські інстинкти у самок ссавців можуть провокувати й інші речовини, що впливають на нервову систему. У 1980 р. А. Гінцлер з Медичного центру Нью-Йорка при університеті повідомив, що у самок щурів упродовж вагітності (й особливо перед самими пологами) збільшується рівень ендорфінів – білків, які виробляються гіпофізом і гіпоталамусом і здатних пригнічувати біль. Ендорфіни не тільки готують організм самки до родових мук, а і сприяють виникненню материнських почуттів. Таким чином, згідно з даними останніх досліджень, регуляція батьківських емоцій вимагає узгодженої роботи багатьох гормональних і нейрохімічних систем, причому мозок самок ссавців надзвичайно сприйнятливий до змін, які відбуваються в організмі під час вагітності.

Ученим вдалося ідентифікувати і мозкові структури, що управляють материнською поведінкою. Майкл Ньюмен і Мерилін Ньюмен з коледжу Бостона показали, що найважливішу участь в її виникненні бере один із відділів гіпоталамуса – медіальна преоптична ділянка (МПД). Пошкодження цієї структури або введення в неї морфіну пригнічує материнський інстинкт у самок щурів. Впливають на нього і деякі інші області мозку, причому кожна з них містить безліч рецепторів гормонів та інших нейрохімічних сполук. Нейробіолог П. Маклін припустив, що найважливішою частиною системи батьківської поведінки служить нервовий шлях із таламуса (релейна структура головного мозку) в поясну область кори, що відає емоціями. Пошкодження поясної кори у

щурів-матерів спричинює зникнення материнського інстинкту. У своїй книзі «Триєдиний мозок в еволюції» (*Triune Brain in Evolution*, 1990) Маклін припускає, що розвиток нервового шляху багато в чому сприяв еволюційному перетворенню примітивного мозку рептилій на складно влаштований мозок ссавців.

Цікаво відзначити, що хоча статеві гормони і породжують батьківські відчуття, залежність від них головного мозку з часом слабшає: згодом уже самі дитинчата викликають у самки ніжність. Хоча новонароджені тварини – вимогливі і вельми непривабливі на вигляд істоти, ніщо не порівняється з материнською відданістю їм, навіть такі сильні мотивації як статевий і харчовий інстинкт. На думку Джоан Моррел з Університету Рутгерса, винагородою для матері служить сам контакт із дитинчатами. Коли самкам-щурам пропонували на вибір кокаїн або спілкування зі своїми малюками, вони віддавали перевагу щуряткам.

Дослідники вважають, що в процесі лактації в організмі самки може вироблятися деяка кількість ендорфінів. Ці природні опіати і спонукають матір знову і знову тягнутися до свого потомства. Крім того, безпосередній контакт із дитинчатами сприяє виробленню гормону окситоцину, що впливає на материнський організм аналогічним чином. Цілком вірогідно, що миші, щури й інші «примітивні» ссавці, яким, швидше за все, не відомі високі людські почуття любові до дітей, піклуються про своє потомство просто тому, що їм це приносить задоволення.

Що ж можна сказати про мотивацію материнської поведінки у жінок? Дж. Лорбербаум з Медичного університету Південної Кароліни за допомогою методу магнітно-резонансної томографії спробував з'ясувати, що відбувається в мозку матері, яка почула плач своєї дитини. Виявилося, що реакції людського організму в такій ситуації нічим не відрізняються від тих, що відбуваються у гризунів: найбільша активність в обох випадках відбувалася в МПД гіпоталамуса і префронтальній та орбітофронтальній областях кори. А. Бартелз і С. Зекі з Лондонського університетського коледжу виявили ще один цікавий факт: області головного мозку, що відповідають за систему винагороди, активувалися навіть тоді, коли жінки просто дивилися на своїх малюків. Така схожість між реакціями головного мозку людини і тварин наводить на думку, що мозкова нервова мережа, відповідальна за материнську поведінку у тих і інших, має однаково природу.

Сон. Спляча тварина – легка здобич для ворогів. Аналіз літературних даних, проведений А. Соловйовим, показав, що спокійно спати можуть, мабуть, тільки крупні хижаки, яким боятися нікого (рис. 10.3.1). Стадні тварини сплять по черзі, виставляючи «вартових». Птахи, наприклад, звичайно сплять стоячи, обхопивши гілки пальцями. Чому,

розслабившись, вони не падають вниз? Виявляється, розслаблена пташина лапа міцно стискає пальці. На гілках, буває, знаходять навіть мертвих птахів, чії пальці міцно стислі. Температура тіла птахів під час сну знижується інколи удвічі. Захищаючись від холоду, вони розпушують пір'я, засовують голову під крило, а деякі стрижі збираються у велику купу. Тюлені часто сплять під водою. При цьому кожні п'ять хвилин вони, не розплющуючи очей і не прокидаючись, спливають на поверхню, щоб набрати повітря в легені. Оси уві сні часто чіпляються жвалами за край листка або травичку і сплять у такому «висячому» стані. Мурашки після сну «потягуються», зовсім як люди, що прокинулися. Цікаво протікає сон у дельфінів. Виявляється, у них по черзі спить то права, то ліва півкуля мозку! Завдяки цьому дельфіни не перестають рухатися цілу добу і можуть час від часу спливати для дихання.



Рис. 10.3.1. Спокійний сон

Довгий час вважали, що сон – це просто відпочинок для переобтяженої машини мозку, він оберігає мозок від передчасного виходу зі строю. Окрім мозку під час сну відпочивають натруджені м'язи, кістки. Ця проста теорія не узгоджується, проте, з фактами.

Ще у середині ХХ ст. встановили: метаболізм мозку сплячої людини лише на 10–15 % нижчий, ніж під час неглибокої дрімоти. А втомлені м'язи можуть відпочити і просто в стані спокою. Виходить, що організму немає ніякої потреби проводити третину життя беззахисним і

голодним. Тільки ради десятипроцентної ефективності відпочинку природний відбір не став би ризикувати цілою особою.

Ці підрахунки і міркування приводять до висновку, що сон – це не просто відпочинок, а особливий стан мозку, який відбивається у специфічній поведінці тварини. По-перше, спляча тварина має характерну для виду сонну позу, по-друге, її рухова активність різко знижується, по-третє, вона перестає реагувати на зовнішні подразники, проте здатна у відповідь на зовнішню або внутрішню стимуляцію прокинутися.

Сновидіння тварин. Тварини, як і людина, теж бачать сні. У сплячих собак, наприклад, часто можна помітити неспокійне сіпання лап, підгавкування. Довгий час здавалося, що, незважаючи на різноманітні припущення, людям ніколи не вдасться пізнати точно, що ж сниться тваринам. Першим «побачити» сновидіння тварин вдалося французькому біологу Мішелю Жув'є у 1979 р. Уві сні ми часто бачимо власний рух, біг або дії, але в реальності в цей час майже нерухомі. Команди, які мозок дає м'язам, блокуються. М. Жув'є вдалося «відключити» це блокування у дослідних кішок. Кажучи інакше, він зробив кішок «луна-тиками». Під час повільного сну тварини залишалися нерухомими. Але ось починалася «швидка» фаза і кішка вставала, описувала кола, стежачи за неіснуючою жертвою, підкрадалася, кидалася на неї, кусаючи і хватаючи кігтями. На реальних мишей при цьому вона не реагувала. Кішка могла «вступати в бійку» з якимсь «сильним ворогом», хлебтати щось з уявного блюда.

Про механізми сну викладено у працях доктора біологічних наук О. Неймарк. Сон у тварин, як показали численні дослідження останніх років, пов'язаний з циркадними ритмами. Цей годинник «заводиться» спеціальними фотозалежними білками. Денне світло активізує світлочутливі рецептори, збудження передається групі нейронів мозку з працюючими годинниковими генами. Годинникові гени синтезують спеціальні білки, а функція їх – гальмувати роботу годинникових генів! Виходить саморегуляторний зворотний зв'язок: чим більше синтезовано годинникових білків, тим менше працює годинникових генів. І так до тих пір, поки робота годинникових генів не зупиниться і синтез білків не припиниться. З часом ці білки руйнуються, і робота цих генів поновлюється. Циркадний цикл налаштований звичайно на довжину світлового дня.

Проте сон – складніше явище, ніж прояв циркадних ритмів. Адже і тварини, і людина засинають і за відсутності змін освітленості (Ю. Ашоф). Так, тварини Заполярного кола цілком здатні підтримувати добовий ритм сну і під час полярного дня. А дослідники В. Шиблер і М. Менакер показали простий спосіб, як змістити циркадну періодич-

ність. Щурів, які в природній обстановці їдять уночі, почали годувати вдень. В результаті через недовгий час щури – нічні гризуни – змінили свій циркадний ритм. Дослідження людей дали ті ж результати. Отже, якщо необхідно протягом довгого часу інтенсивно працювати ночами, краще всього почати ночами їсти. Тоді організм природним чином перебудується. Механізм цього явища поки невідомий.

Фізіологічний прояв сну. Використання електроенцефалографів зробило революцію в науці про мозок. Якщо рентген не дозволив Едісону спостерігати, що відбувається у мозку, то електроенцефалографія (ЕЕГ) виявилася на це здатна.

На сьогоднішній день детально описані всі фази сну. Перша фаза – «повільний» сон – названа за найтипівшим зрушенням в електроенцефалограмі у вигляді уповільнення ритму коливань потенціалу. Характеризується у людини закономірною послідовністю змін фізіологічних показників, що дозволяє в цій фазі виділити чотири стадії (у тварин диференціація стадій менш виражена). Перша стадія – дрімота – виражається пригніченням основного ритму спокійного неспання (альфа-ритм із частотою 8–13 коливань за 1 с) і заміною його сплющеною ЕЕГ (у вигляді лінії, що трохи коливається), на фоні якої виникають повільні і швидкі коливання невеликої амплітуди, іноді у формі чітких ритмів (у діапазоні частот 5–6 і 18–35 за 1 с). Друга стадія – «сонних веретен» (виникнення власне сну) – виділяється з появою в ЕЕГ веретеноподібних спалахів хвиль у бета-ритмі з частотою 13–16 коливань за 1 с, іноді в комплексі з «гострими» хвилями (двофазні повільні високоамплітудні хвилі – К-комплекс). Третя стадія – до «сонних веретен» приєднуються виражені регулярні повільні хвилі (дельта-ритм із частотою 1–4 коливання за 1 с), четверта стадія – домінують повільні хвилі високої амплітуди з частотою 0,5–2 коливання за 1 с (3-ю і 4-ту стадії нерідко об'єднують під спільною назвою Дельта-С.).

У фазі «повільного» сну знижується тонус скелетних м'язів, сповільнюються дихання і серцевий ритм, що дещо частішає в стадіях Дельта-С. Очі нерухомі або можуть здійснювати повільне гойдання у першій та другій стадіях. При пробудженні з фази «повільного» сну людина звичайно повідомляє про психічну активність типу продумування подій минулого дня. Про переживання сновидінь повідомляється рідко. У стадіях Дельта-С. можуть виникати такі прояви неусвідомлюваної психічної активності як пересування уві сні, говоріння, нічні кошмари у дітей, про які вони після пробудження нічого не пам'ятають.

Друга фаза (РЕМ-фаза) – «швидкий», або «парадоксальний» сон – характеризується своєрідною комбінацією проявів «глибокого» і «поверхневого» сну. Її називають також «активованим» сном із «швидкими

рухами очей». У цій фазі в ЕЕГ спостерігається перехід від повільних ритмів до швидшої низькоамплітудної ритміки, схожої з першою стадією фази «повільного» сну і навіть з неспанням. «Швидкий» сон настає в нормальних умовах після періоду «повільного» сну і характеризується тонічними (стійкими) і фазичними (короткими) проявами. До тонічних відносять описану зміну в ЕЕГ, різке пригнічення тону м'язів шиї і спинномозкових рефлексів, збільшення мозкового кровотоку. У дослідках на тваринах разом з підвищенням температури відмічено виникнення в їх лімбічній системі характерного регулярного ритму. До фазичних проявів належать так звані пілкоподібні розряди в ЕЕГ, швидкі рухи очей, одиничні або згруповані, сіпання м'язів і кінцівок, нерегулярність ритмів серцевої діяльності і дихання, підвищення кров'яного тиску тощо. За допомогою імплантованих у мозок тварини (кішка) електродів установлені особливі прояви його активності у вигляді сплесків потенціалу, так званих понтогенікуло-окципітальних піків, що виникають у ретикулярній формації варолієвого моста і поширюються в підкіркові і кіркові відділи зорової системи. При пробудженнях із фази «швидкого» сну у 80–90 % випадків людина повідомляє про переживання сновидінь, що характеризуються яскравими, живими зоровими образами, пов'язаними у сюжет, звичайно без безпосереднього відношення до подій минулого дня, з елементами нереальності, фантастичності.

Вивчення фаз сну за допомогою ЕЕГ відкрило нову еру в сомнології. З'явилися численні дослідження фаз сну у тварин. Наскільки вони універсальні? Не так просто відповісти на це запитання, оскільки методика досліджень для кожної тварини повинна бути окремою. Адже мозок у всіх тварин різний, значить, відрізнятимуться й ЕЕГ. Але відмінності у вигляді ЕЕГ означатимуть всього лише різницю в зовнішній реєстрації нейрофізіологічних процесів, але не в самих процесах. Так, до останнього часу вважалося, що у китоподібних немає фази швидкого сну. Тільки недавні дослідження фізіолога Л. М. Мухаметова показали, що у них фаза швидкого сну все ж таки існує, хоча і коротка. Джером Сігел, професор Каліфорнійського університету, підтвердив наявність РЕМ-фази у примітивних ссавців качконоситу. Для цього довелося імплантувати тонкий електрод прямо в мозок тварині, оскільки зовнішні електроди, накладені на лобові частини, нічого не показували.

Як з'ясувалося, всі ссавці і птахи сплять за описаним «сценарієм». Тільки у птахів дуже коротка РЕМ-фаза – всього одна–дві хвилини. А ось у черепах та інших рептилій фази парадоксального сну поки не знайшли. Знайшли тільки повільний сон третьої і четвертої фази з дельта-хвилями. При цьому у черепах очі поволі рухаються в очних ям-

ках, але не з боку в бік, а зверху вниз. У нижчих хребетних поки не вдається інтерпретувати ЕЕГ, а у комах важко навіть її зняти.

Як мозок організовує таку складну і впорядковану картину сну? І. Павлов уважав, що в мозку працює єдиний центр сну, який відповідає за гальмування нейронів головного мозку. Проте цього центру великий фізіолог не знайшов. Зате в мозку виявилось п'ять або шість центрів неспання. Вони активізують роботу особливих клітин, що виділяють гамааміномасляну кислоту – основний інгібітор діяльності нейронів. Якщо цієї речовини накопичується багато, настає гальмування всієї системи, у тому числі і центрів неспання. Тобто цикл сон – неспання влаштований за принципом зворотного зв'язку, і особливого центру засинання немає. Правда, це стосується тільки до засинання і фази повільного сну. А швидкий сон має свій власний «штаб». Він міститься в задньому мозку і складається з трьох частин: групи клітин, відповідальних за атонію під час РЕМ-фази, і дві симетричні групи клітин, що відповідають за активацію мозку по типу РЕМ. Мало того, знайшли і спеціальний фермент, що синтезується цими групами клітин і бере участь в організації швидкого сну, – орексин. Поки, правда, не відомо, яку роль виконує ця речовина.

Механізми сну. Стан сну забезпечується розгалуженою системою нейронних утворень, що захоплює практично всі рівні мозку. Проте частини цієї системи виконують неоднакові функції. Так, механізми, що безпосередньо реалізують стан «повільного» сну, представлені на рівні довгастого мозку і зорових горбів (їх називають синхронізуючими). Механізми, що безпосередньо реалізують стан «швидкого» сну, представлені в ретикулярній формації варолеєвого моста. Виникнення фаз як «повільного», так і «швидкого» сну залежить від активності нейронів, які розташовані в стовбурі мозку (ядра шва) і впливають на інші нейрони (зокрема, у вищих відділах мозку) за допомогою хімічної речовини – серотоніну. Особливу роль у механізмах природної зміни неспання і фаз сну відіграють нейронні утворення, розташовані в основі переднього і проміжного мозку. Через описані механізми на сон можуть впливати сигнали з різних відділів мозку, а також із зовнішнього і внутрішнього середовища організму. Активність одиночних нейронів різних зон кори мозку і підкіркових утворень у фазі «повільного» сну майже така ж, як у спокійному неспанні, вища у фазі «швидкого» сну, тобто схожа з такою у діяльному неспанні. Про діяльний стан мозку під час сну свідчить також збільшення мозкового кровотоку і поглинання кисню у фазі «повільного» й особливо «швидкого» сну. Механізми сну і неспання, незважаючи на якісні відмінності між ними, складають єдину саморегульовану функціональну систему організму,

що забезпечує вироблення і здійснення пристосовної поведінки, адаптації до умов існування.

■ **Навіщо потрібен сон?** Поки що ніхто точно не знає відповіді на це запитання. Але до цієї складної головоломки вже є деякі готові фрагменти. На собаках були проведені досить жорстокі експерименти – позбавлення їх сну (М. Манасєїна). Ці тварини через два–три тижні вмирили, всі без винятку. При цьому ніякої явної причини смерті знайти не вдалося – всі системи органів і тканин виглядали цілком нормально. Пізніше подібні експерименти були повторені й на інших тваринах – і з тим же сумним результатом і з тією ж незрозумілою причиною смерті. За твердженням Ральфа Грінспена, навіть мухи і таргани вмирають, якщо їм не давати відпочивати.

Після відкриття фазової картини сну були поставлені на тваринах тонші досліди, що мали відкрити, яка фаза сну яку функцію виконує. Ці експерименти вперше були поставлені у 60-ті роки минулого століття в лабораторії Речшаффена. Піддослідного щура садили на майданчик розміром із денце квіткового горщика, а сам майданчик поміщали в центр мілкого басейну з водою. Майданчик міг вертатися. Коли тварина засинала, столик починав поволи крутитися. Поки тривали фази дрімоти і повільного сну, м'язи залишалися в тонусі, і тварина утримувалася на майданчику. Коли ж наставала фаза швидкого сну, м'язи повністю розслаблялися, і доцентрові сили скидали щура у воду. Тварина негайно прокидалася і починала цикл сну із самого початку. Через 40 днів такого існування тварина вмирала. Контрольні тварини, яких будили в ті ж моменти, але не вибірково відносно фази сну, виживали. Звичайно, якщо сплячу тварину кидати в холодну воду, вона може померти від стресу. Але навіть розбуджені більш щадним способом щури все одно неминуче вмирили.

А що ж трапляється, якщо будити тварину під час повільного сну? Виявилось, що майже нічого. У перші дні після початку експерименту починається адаптація мозку до нових умов, піддослідна тварина стає млявою і дезорієнтованою. А після мозок неначе звикає: різні ділянки мозку починають спати у різний час, і сама фаза повільного сну стає коротшою. Повільний сон розбивається на короткі відрізки, й учасники його сплять по черзі. Ці досліди проводили не тільки на щурах, а і на мавпах, а вже про дельфінів давно відомо, що дві півкулі у них сплять не одночасно. Отже, смертельне для тварини все ж таки позбавлення швидкого сну, а не повільного.

У дослідах із позбавлення сну, як швидкого, так і повільного, у тварин робили найрізноманітніші аналізи. Але ніяких видимих змін не було. Єдине, що вдалося знайти – це різке збільшення кількості вірусів і бактерій у крові тварин, загинувших під час примусового неспання. Оскільки цей симптом спостерігався у всіх піддослідних, з'явилися припущення, що під час сну відбувається настроювання імунної системи. Якщо не спати, імунна система виходить з ладу і перестає боротися з незліченними зовнішніми реагентами: шкідливими речовинами і мікроорганізмами. Ця гіпотеза, проте, справедливо критикується. Адже смерть настає не від тієї або іншої хвороби – це вчені миттєво б знайшли і невимовно зраділи б. Ще б пак! Вони одержали б таку просту

відповідь в заплутаній справі. Втім, ослаблення імунної системи напевно має місце, просто це одна з численних реакцій організму на безсоння, але не причина його загибелі.

Інша гіпотеза пов'язує швидкий сон з еволюцією теплокровності у тварин. Прихильники цієї гіпотези ґрунтуються на тому, що парадоксальний сон є тільки у теплокровних тварин – ссавців і птахів, а у решти він не знайдений. Справді, під час парадоксального сну температура мозку небагато знижується. Це значить, що парадоксальний сон оберігає мозок від перегрівання. Так само діють системи охолодження сучасних комп'ютерних процесорів: ті теж не можуть працювати без вентиляторів, і чим могутніший комп'ютер, тим могутнішим повинен бути вентилятор. Ця гіпотеза також має свої обмеження: справді, важко повірити, що такий складний і активний процес виник тільки для охолодження мозку.

Цікаві експерименти зі з'ясування функцій повільного сну поставлені Н. Пігаревим. Кішці імплантували у мозок електроди, що дозволяють виміряти електричний потенціал стовбурних і кортикальних відділів мозку. Одночасно з цим вимірювали й електричний потенціал різних внутрішніх органів. Виявилось, що під час повільного сну імпульси м'язів шлунку збігаються з імпульсами групи клітин лобової частини кори. Цей відділ у нормі відповідає за переробку сигналів від сенсорних систем, і в основному обробляє зорову інформацію. Результати експериментів означають, що під час повільного сну стимули від рецепторів сенсорних систем перестають надходити у лобові частини, зате туди починають надходити сигнали від травної системи. Виходить, що лобові частки мозку в цих умовах відмовляються від своєї звичної роботи і переключаються на обробку сигналів від внутрішніх органів. Наш мозок уночі, виявляється, займається не зовнішнім світом, а нашим внутрішнім устроєм. Досліди Н. Пігарева повторені на кішках і на мавпах американськими та іспанськими фахівцями і зараз визнаються цілком надійними. Але як відбувається переключення із зовнішнього світу на внутрішній – невідомо; це покажуть тільки наступні дослідження.

А парадоксальний сон займається, найімовірніше, нашим розумом. Так вирішили нейрофізіологи, що вивчали пам'ять і увагу у добровольців, позбавлених парадоксального сну. Фахівцям у численних тестах удалося з'ясувати, що після сну випробовуваний краще за все повторює пройдену вправу, ніж готовий сприймати навчання нового. Якщо ж уві сні відсутня РЕМ-фаза, то відсутній і цей пік уваги і навчання. Про цей феномен відомо кожному школяреві: якщо домашнє завдання повторити перед сном, то на ранок все укладеться в голові найкращим чином і гарна оцінка забезпечена. Вранці після хорошого сну якось самі собою вирішуються всі складні проблеми, знаходиться вихід із становища, яке ще напередодні здавалося безвихідним...

У багатьох лабораторіях вчені намагаються розгадати якнайдавнішу загадку ілюзорного світу – що ж з нами відбувається уві сні? На сьогоднішній день у хід пішли щонайпотужніші, немислимі раніше інструменти дослідження – нейрохімія окремих груп клітин і позитронно-емісійна томографія, що дозволяє реєструвати активність окремих нейронів у самий момент стимуляції. Наскільки дієвим виявиться цей арсенал – покаже майбутнє.

Стрес. Термін «стрес» виник стосовно дослідження вищої нервової діяльності людини, проте основи загальних системних механізмів, у тому числі й етологічних, «реакцій напруги» організму на дію внутрішніх або зовнішніх чинників інформаційного середовища безумовно (А. Князев, В. Іванов, А. Акімов) необхідно шукати і вивчати у тварин, у тому числі й у безхребетних. Дослідження, виконані на вищих безхребетних тваринах – комахах і молюсках, посідають особливе місце у вивченні механізмів поведінки. Саме на цих класичних модельних об'єктах було одержано унікальний експериментальний матеріал і зроблено ряд узагальнень, які склали істотну частину фундаменту сучасної етології. До них належать, наприклад, класичні дослідження гігантського аксона кальмара, механізмів синаптичної передачі, дослідження механізмів фотоперіодизму, метаморфозу, нервової і гормональної регуляції онтогенезу, закономірностей генетики поведінки, природженої і набутої діяльності, механізмів комунікації тощо. Дослідження комах дозволили створити основу генетики популяції і сучасної синтетичної теорії еволюції.

Початок досліджень стресу у комах стосується другої половини минулого століття (Sternburg, 1963; Martignoni, 1964; Perry, Agosin, 1973). Ці дослідження торкаються в основному вивчення спеціальних механізмів захисту від порушень розвитку, точніше морфогенезу в умовах стресу. Дослідження ж механізмів поведінки у подібних умовах практично не відомі. Це визначається такими обставинами. Дослідження механізмів природженої і набутої активності, вищої нервової діяльності – область поза уявленням більшості сучасних фізіологів, що «стосується» винятково людини і деяких ссавців, у крайньому випадку, – вищих хребетних тварин. Проте, як показують дослідники поведінки комах та інших безхребетних, це не так. І. П. Павлов у передмові до книги Б. Н. Шванвича «Комахи та квіти у їх взаємодії» писав: «Автор детально описує надзвичайно цікаві досліди над комахами. Ці досліди торкаються не тільки стереотипної, природженої, так званої інстинктивної діяльності їх, а й діяльності, що має у своїй основі індивідуальний досвід. Таким чином, і у цих тварин два види поведінки: вища і нижча, індивідуальна і видова. Зрозуміло, що механізм першої – найбільша проблема для людського розуму і розширення її дослідження на різноманітних прикладах тваринного світу – істотний ресурс для вирішення цієї проблеми».

Наразі традиційний підхід все ще переважає. Нам здається, що прогрес у вивченні механізмів поведінки не може бути досягнутий без ретельного дослідження поведінки комах, зокрема в умовах дії внутрішніх або зовнішніх чинників інформаційної природи, що викликають

«стрес-синдром». Ще одним аргументом на користь цього твердження можна вважати думку Ч. Дарвіна, висловлену в книзі «Про вираз відчуттів у людини і тварин»: «Усякого роду рухи, якщо вони постійно супроводжують відомий настрій духу, визнаються всіма за виразні. Вони можуть складатися з рухів у будь-якій частині тіла; такі як виляння хвоста у собаки, знизування плечима, підняття волосся дибом, виділення поту, зміна кровообігу у судинах волоссяних цибулин, ускладнене дихання і вживання голосових та інших звукових сигналів. Навіть комахи виражають гнів, жах, ревності, любов особливими звуками». Ці міркування, скоріше за все, доводять правомірність дослідження стресу, у тому числі й емоційного, на таких об'єктах як комахи. Крім того, вони підкреслюють актуальність дослідження механізмів біокомунікації тварин і людини етологічними методами, зокрема дослідження саме комах.

Вивчення механізмів біокомунікації неможливе без аналізу роботи «сенсорного входу» – без комплексного вивчення функціонування сенсорних систем і механізмів їх взаємодії. Етологічні дослідження акустичної комунікації цвіркунів дозволили сформулювати робочу «гіпотезу динамічної нейроендокринної інтеграції», що характеризує функціонування «сенсорного входу», нервової та ендокринної систем у складі регуляторного інтеграційного апарату і до обґрунтування нового наукового напрямку – психонейроендокринології безхребетних (А. Князев).

У результаті комплексного дослідження реакцій дорослих статевозрілих самців і самок (вік 7 діб) на звукові подразники різного біологічного значення у нормі, а також при сенсорній і гормональній патологіях, авторам удалося виявити у цих комах умови і характеристики етологічного прояву стрес-синдрому. У цвіркунів в умовах звукового подразнення стрес-синдром проявляється у вигляді реакції «панічної втечі» (panic escape phonotaxis – PER). Ця реакція має невизначений узагальнений характер – напрям руху тварини відносно джерела сигналу часто і різко міняється – реагуючи на звук, цвіркун біжить «не розбираючи дороги». При пред'явленні здоровим самцям або самкам моделі видоспецифічного призового акустичного сигналу (модель 5 кГц) PER виявлялася у край рідко і лише у самців. Відмінності між реакціями самців і самок на видоспецифічний сигнал цілком з'ясовні, оскільки у тварин різної статі він запускає різні форми поведінки: у самців – територіальну, а у самок – репродуктивну. Територіальна поведінка в нормі характеризується трьома формами реакцій – агресією, пасивною обороною, репродуктивна – позитивним фонотаксисом і комплексом реакцій копулятивної поведінки або реакцією затаювання (пасивної оборони). В одиничних випадках у здорових самців реакція втечі має характер PER. При поданні здоровим самцям або самкам сигналу небезпеки (тон 25 кГц) PER не виявлялася ніколи.

Часткова сенсорна депривація (інактивація церкальних рецепторів – ICR) у деяких самців збільшує тенденцію зростання частки PER на модель видоспецифічного сигналу (модель 5 кГц), а у самок PER з'являються в тому ж обсязі, як у абсолютно здорових самців. Алат- і гонадектомія викликає як у сенсорно здорових, так і у ICR-самців повне зникнення PER. У самок гонадектомія дає такі ж наслідки, що й ICR. Таким чином, ступінь прояву PER пов'язаний, мабуть, із функціонуванням гонад і повноцінністю сенсорного комплексу, тобто порушення одного з цих двох компонентів збільшує ступінь прояву PER. Подвійна патологія у тварин обох статей призводить до повної відсутності PER і переважання пасивної оборонної реакції. При поданні ICR-самцям сигналу небезпеки (тон 25 кГц) PER не виявлялася ніколи, а у ICR-самок спостерігали збільшення частки PER. Достовірна реєстрація появи PER у ICR-самок указує, по-перше, на особливу біологічну значущість для них цього сигналу, і, по-друге, на особливу роль церкальної системи в стабільному прояві нормальних (не PER) реакцій на сигнал небезпеки. Гормональна або подвійна патологія у самок спричиняє повне зникнення PER. В алатектомованих ICR-самців PER знайдені в одиничних випадках. При інших поєднаннях експериментальних патологій PER у них не реєструються.

Найважливішим для тварин обох статей є не тільки чітке розпізнавання сигналу небезпеки (тон 25 кГц), а й можливість однозначного розпізнавання видоспецифічного сигналу. Експерименти показали, що достовірно реакції PER реєструються саме в конфліктних ситуаціях, тобто при поданні сигналів, які за яким-небудь параметром схожі з видоспецифічним. Коли використовували модель 14 кГц і тональні сигнали 5 і 14 кГц, виявилось, що PER в одиничних випадках проявляється в реакціях нормальних самок на тон 5 кГц, а у самців – на модель 14 кГц. Окремі ICR-самці і самки на всі вказані сигнали так або інакше демонструють PER, причому на тональні сигнали 5 і 14 кГц всі ICR-самці – статистично достовірно. У більшості варіантів дослідів гормональна або подвійна патологія повністю виключає прояв PER у тварин обох статей, і лише у двох випадках окремі тварини, реагуючи на модель 14 кГц, її демонструють. Одиничні PER на цей сигнал відмічені в алатектомованих самців і у самок із подвійною патологією.

Автори розуміють, що ці дані поки не дозволяють провести різнобічний аналіз результатів, а одержана феноменологія вимагає подальшого докладного дослідження й аналізу. Проте, виходячи з наведених матеріалів, дослідники вважають, що PER як у самок, так і у самців можна цілком використовувати як просту модель для вивчення загальних механізмів стрес-синдрому етологічними методами. Також слід

зазначити, що в рамках психонейроендокринології безхребетних найперспективнішим уявляється розвиток еволюційної частини цієї нової комплексної науки про поведінку, де дослідження загальних механізмів поведінки хребетних і безхребетних тварин, у тому числі і в умовах стресу, можуть бути особливо продуктивними.

Досить цікавими є експерименти, проведені в інституті ВНД і нейрофізіології РАН (Москва). У щурів ліній MR і MNRA з різним рівнем емоційності викликали два види стресу: емоційно-больовий стрес (ЕБС) викликали введенням внутрішньочеревних ін'єкцій 0,9 % NaCl (1,0 мл), як прийнято у фармакологічних дослідженнях («плацебо») та стрес, викликаний водною депривацією (ВД) протягом 24 годин. У гострому експерименті вивчали EEG-кореляти стресу (С. Середенін, Н. Свідерська, С. Кожечкін, О. Коштоянц, Р. Кожедуб).

В емоційних щурів лінії MR при стресі знайдено збільшення коефіцієнта кореляції і зниження просторової неврегульованості потенціалів при посиленні спектральної потужності біопотенціалів головним чином у низькочастотних піддіапазонах EEG. Автори припустили, що у стресових ситуаціях у емоційних особин ЦНС переходить в режим спрощеного, автоматичного функціонування, що не припускає залучення пошукових операцій, які реалізуються на рівні неокортексу. Тонус кори головного мозку падає, про що свідчить зниження спектральної потужності у високочастотній області EEG. У даному випадку можна припустити переважання у вертикальній ієрархії ЦНС підкіркової, олігосинаптичної, пейсмероподібної активності лінійного типу.

У щурів MNRA спостерігалася протилежна реакція на стрес. Ускладнення просторового патерну кіркових потенціалів (збільшення просторової неврегульованості потенціалів) указує на перехід до нелінійних, складних, полісинаптичних взаємодій, на включення нових нервових елементів (синапсів, нейронів). Цей тип реакції можна назвати умовно «кірковим» і він відповідає типовому виду реакції нормальних людей на емоційні стимули.

У щурів обох ліній фокус максимальних змін EEG при стресі локалізувався у правій півкулі: для MR у правому фронтальному відділі, для MNRA – в акципітальному відділі неокортексу. Раніше С. Б. Середенін та співавтори знайшли, що фокус міжлінійних відмінностей у MR і MNRA, не підданих стресу, міститься в темпоро-парієтальних областях. Припустили, що тім'яно-скронева кора пов'язана з генетичною схильністю до емоційно-стресових реакцій, лобова кора – із здатністю до їх реалізації, потилична – з вегетативним забезпеченням стресу. Відповідно до поглядів W. Heller можна припустити, що локалізація фокусу максимальних змін EEG у MNRA в потиличній області правої

півкулі свідчить про мобілізацію вегетативної нервової і гормональної (симпато-медулярної) систем і внаслідок цього активної стратегії поведінки.

Збільшення у MR співвідношення когерентності до спектрів потужності за рахунок зменшення останніх, максимальне на високих частотах, свідчить про перехід діяльності мозку при стресі на економний режим з мінімальними енергетичними витратами на процеси найскладнішої переробки інформації, відображеними у високочастотній частині EEG. Наслідком цього є пасивна стратегія поведінки, ослаблення дослідницької активності.

Отже, для щурів лінії MR з генетично детермінованою підвищеною емоційністю при стресових ситуаціях характерне підвищення просторової синхронізації і когерентності електричних потенціалів кори головного мозку і спрощення просторової складності біопотенціалів. У щурів MNRA з меншим рівнем емоційності ці показники змінюються при стресі в протилежному напрямі. Таким чином, є якісні відмінності відповіді ЦНС на стрес у тварин із різним рівнем емоційності. Фокуси максимально зміненої електричної активності неокортексу при стресі локалізуються в правій півкулі: у лобовій частині в MR і потиличній у MNRA. Міжлінійні відмінності за інформаційно-енергетичним показником неокортексу (відношення когерентності до спектральної потужності) свідчать про зниження при стресі енергетичних ресурсів у MR порівняно з MNRA.

Агресивна поведінка (рис. 10.3.2). У попередньому розділі ми розглянули природу та причини агресивної поведінки. Наголосимо тільки, що взагалі агресія є важливою соціальною проблемою, яка вимагає розробки нових методів її діагностики і корекції.



Рис. 10.3.2. Агресія

Дослідники В. Павленко, О. Калашник провели ретельне дослідження нейроетологічних механізмів і електрофізіологічних корелятивів агресивності. Вони зазначають, що у ряді праць показана часткова генетична схильність до насильства у тварин і успадкована схильність до агресії у людини. Проте питання про те, чи є агресія інстинктом, що вимагає розрядки, чи справді залежить від генетичного чинника, що більш істотний порівняно з факторами середовища, залишаються дискусійними.

Ключовою мозковою структурою, що запускає агресію, є мигдалеподібне ядро (амігдала). Амігдала, що є частиною лімбічної системи, служить колектором шляхів від лобової частини кори інших частин неокортексу. Її еференти надходять в різні відділи гіпоталамуса. Амігдала займає важливі позиції в інтеграції сенсорної, вісцелярної, когнітивної і емоційної інформації. Саме в цій структурі відбувається перемикавання мотивації від тривожності до агресивності, причому агресивність може варіювати від імпульсної до цілеспрямованої. Базальний і медіальний комплекс амігдали запускають імпульсну агресію, що супроводжується активацією симпатичного відділу нервової системи. Центральні ядра амігдали запускають цілеспрямовані агресивні реакції без вегетативної активації. У тварин обидві форми агресії не можуть розвиватися одночасно.

Основними збудливими медіаторами нервових ланцюгів є ацетилхолін, збудливі амінокислоти, що виконують збуджувальну роль (перш за все, глутамінова), нейропептиди (нейрокініни, субстанція Р, холецистокінін); гальмівну роль виконують опіоїдні пептиди і ГАМК; в ролі модуляторів виступають моноаміни (дофамін, норадреналін, серотонін). Модульовальна роль моноамінів дозволяє припустити, що нейронні системи, в яких вони є медіаторами, виконують ключову роль у формуванні індивідуальних особливостей агресивності.

Участь дофамінергічної (ДА) системи в контролі агресивної поведінки показана при дослідженні впливу різних біологічно активних речовин на захисну агресію і агресію нападу.

Системне застосування агоністів ДА та їх мікроін'єкції в амігдалу, латеральний і медіальний гіпоталамус, центральну сіру речовину полегшують запуск агресивних реакцій. Ключову роль при цьому виконують D_2 -рецептори. Антагоністи D_2 -рецепторів клозапін і респеридон блокують підвищену агресивність. Роль ДА у формуванні індивідуальних особливостей агресивної поведінки показана у дослідженнях, в яких порівнювали функціональну активність ДА-системи сірих щурів, селекціонованих із дикої популяції, на зниження агресивної реакції відносно людини, з лінії, відібраною на виражену агресивність. В ре-

зультаті було знайдено, що рівень ДА в стріатумі, його обмін в мезолімбічній системі, а також щільність і чутливість D_2 -рецепторів можуть служити важливими критеріями агресивності тварин. Лінія, селекціонована на ручну поведінку, характеризувалася достовірно нижчим, порівняно з таким у агресивних щурів, рівнем ДА у стріатумі та у прилеглому ядрі, а також вищою чутливістю постсинаптичних D_2 -рецепторів в мезолімбічній системі.

Дослідження впливу стимуляції вентрального тегментума і чорної субстанції середнього мозку (області розташування тіл ДА-клітин) кішок на цілеспрямовану агресію прихованого нападу виявили і можливість гальмівної ролі ДА-системи в цьому виді поведінки. Агресивна поведінка викликала стимуляцією латерального гіпоталамуса. Одночасна стимуляція середнього мозку в цих умовах викликала пригнічення поведінки нападу.

Останнім часом К. Блумом і колегами висловлюється припущення, що певні генетично приречені варіанти рецепторів ДА-системи можуть лежати в основі «синдрому дефіциту підкріплення». Синдром виявляється при поєднанні низки успадкованих рис із несприятливими діями середовища. Головною особливістю є знижена активність ДА-системи.

Найвиразнішою виявляється роль серотонінергічної (СТ) системи у пригніченні агресії. В період конфронтаційного зіткнення у щурів рівень цього медіатора у префронтальній корі стає на 20 % нижчим початкового. Ці зміни протилежні підвищенню концентрації ДА у вказаній ділянці. Показано також, що з розвитком СТ-системи пов'язані індивідуальні особливості агресивності у щурів і мишей. Виявлена позитивна кореляція між чутливістю 5-НТ1А-рецепторів і рівнем агресії у цих тварин. Підвищену чутливість рецепторів пояснюють компенсацією зниження базального рівня СТ-передачі.

Взаємозв'язок між активністю СТ-системи і рівнем агресії має причинний характер. Показано, що руйнування ядер шва (де локалізовані тіла СТ-нейронів) у щурів призводить до зростання практично всіх відомих різновидів агресії – збільшується рівень агресивності хижака; внутрішньовидової агресії самців; агресивності, викликаного ізоляцією; агресії, викликаного страхом; агресії захисту території; агресії матері, що захищає потомство.

Зниження рівня СТ при застосуванні спеціального харчового раціону також збільшує агресивність. Цей факт був установлений при тривалому годуванні мавп їжею, що не містить триптофану (попередника СТ).

Підвищений вміст СТ інгібує прояв агресії. Так, у ручних сріблясто-чорних лисиць (що утримуються на фермах) і сірих пацюків, які пройшли тривалу селекцію на ручний тип поведінки відносно людини, в

середньому мозку виявлене значне підвищення активності триптофан-гіроксилази – ключового ферменту біосинтезу СТ, порівняно з дикими тваринами. Вважають, що одним із генетичних механізмів селекції на низьку агресивність в одомашнених і ручних тварин є зміна в генах, що контролюють біосинтез СТ. Агресивність у шурів знижується також за дії агоністів і блокаторів зворотного захвату СТ.

Норадренергічна система бере участь у реакціях активації і запуску агресії, виділяючи в навколишньому середовищі стимули, що сигналізують про загрозу й активують нейронні мережі неокортексу.

Дослідники припускають, що основною глибинною причиною дисбалансу процесів збудження і гальмування, порушення обробки інформації в центральній нервовій системі в особин з агресивною поведінкою є дисфункція амінергічних та інших нейромедіаторних систем.

Отже, нейрофізіологічні основи вивчення поведінки тварин, з одного боку, є досить цікавими і перспективними, з іншого – досить складними. Для дослідження функції мозку застосовують метод екстирпації (видалення або враження окремих його структур), метод реєстрації біоелектричної активності, метод електричного подразнення різних ділянок мозку, введення різних хімічних речовин. Останнім часом дуже широко використовується метод ядерно-магнітної томографії. З появою нових методів виникають нові можливості, що проливають світло на це складне питання. І нам здається, що це тільки початок вирішення проблем вивчення фізіологічних механізмів поведінки.

11. ПСИХІЧНІ ПРОЯВИ ПОВЕДІНКИ

Чи здатні тварини до психічної діяльності, подібної до психічної діяльності людини, або вони просто безглузді автомати? Впродовж останніх ста років це питання постійно займало розум психологів і етологів, і панівна думка «металася» від однієї крайності до іншої. Наші знання з фізіології і поведінки тварин значно розширилися, але чим більше ми пізнаємо, тим складнішою уявлялася нам ця проблема. У цьому розділі ми звели воедино деякі системи аргументів, вироблені у межах різних зоопсихологічних шкіл, і спробували сформулювати таку позицію, з якої будь-який студент зміг би скласти власну думку про психічну діяльність тварини.

Мабуть, існує багато аспектів у поведінці людини, які відрізняють її від тварини. Раніше вважали, що тільки людина здатна створювати і використовувати знаряддя, проте тепер ми знаємо, що цією здатністю володіють багато видів тварин. Створюється враження, що у міру того як збільшуються наші знання про поведінку тварин, відмінності між людиною і тваринами починають скорочуватися. Разом з тим деякі здібності, якими володіють люди, знайти у тварин дуже важко. Одна з таких – письмова мова.

Узагалі нам здається, що наявність мови – це унікальна властивість людини. На жаль, визначити поняття мови з об'єктивної точки зору дуже нелегко, оскільки воно характеризується багатьма необхідними ознаками. Існує тенденція визначати мову таким чином, щоб створювалася впевненість, ніби це винятковий привілей людини. Найяскравіші прихильники цих уявлень стверджують, що для мови необхідна свідомість, якою володіє тільки людина. З наукової точки зору такий підхід неприпустимий.

Як зазначено у розділі 6, ми можемо погодитися з тим, що мова – це засіб комунікації, але не всі засоби комунікації є мовою. Людська мова звичайно існує у формі письмової та усної мови, але це не завжди так, наприклад у випадку з азбукою Морзе. Мова використовує символи, але символічні і деякі аспекти комунікації є у тварин. Мабуть, деякі аспекти мови, наприклад правила граматики, виділяють її з інших видів поведінки тварин, але навіть і ця теза достатньо суперечлива. Вивчаючи питання про існування мови у царстві тварин, слід просуватися дуже обережно.

Викладаючи цей розділ підручника, ми звернемося до книги «Поведінка тварин» англійського автора Д. Мак-Фарленда і класичних прикладів з дослідження поведінки приматів.

11.1. НАВМИСНІСТЬ ПОВЕДІНКИ

Етологи вже давно виділяють у тварин рухи наміру як показники того, що саме тварина збирається робити. Ми можемо передбачити майбутню поведінку тварини за її рухами наміру і, ймовірно, нерозумно вважати, що тварини не в змозі прогнозувати найближчі кроки у своїй власній поведінці. Проте, більш вірогідно, що рухи наміру – це просто початкові стадії комплексів поведінки, які залишаються незавершеними або тому, що тварина перебуває у стані мотиваційного конфлікту, або тому, що її увага переключається на інші можливі види поведінки. Справді, важко уявити собі, яким чином тварина, володіючи складним репертуаром активностей, могла б уникнути проявів таких початкових фрагментів поведінки. Хоча деякі так звані рухи наміру і могли стати ритуалізованими у процесі еволюції, це зовсім не означає, що вони є тими, що мають намір у звичному значенні цього слова.

Інша форма поведінки тварин, яка справляє враження навмисності, – це відволікаюча демонстрація, демонстрація гаданого пошкодження організму. Якщо птаха, який сидить на яйцях, наприклад пісочника (*Ereunetes maurf*), потривожить наземний хижак, то він може покинути гніздо і поводитися, ніби поранений, тобто волочити нібито зламане крило, заманюючи подалі від гнізда. Коли птах відведе хижака на безпечну відстань від гнізда, він раптово повертається до своєї нормальної поведінки і відлітає геть. Більшість етологів схильні пояснити цей тип поведінки поняттями ритуалізованої демонстрації, проте деякі дослідники не виключають можливості того, що птахи навмисно поводяться таким чином. Як відзначає Д. Гріффін, наявність у тварин психічних станів або навмисної поведінки часто особливо завзято заперечують у тих випадках, де є менше всього доказових даних. Складність полягає у тому, які саме дані вважати доказовими. На погляд дослідника, такі дані, найімовірніше, повинні бути одержані при дослідженні комунікації у тварин, зокрема у приматів.

Чи прояснюють це питання різні дослідження комунікації у шимпанзе? Г. Вудраф і Д. Пріmek вивчали здатність шимпанзе до навмисної комунікації, створюючи ситуації, у яких людина і шимпанзе могли кооперуватися або конкурувати при добуванні їжі. Вони повідомляли

одне одного за допомогою невербальних сигналів про те, де захована їжа. Коли людина допомагала шимпанзе, віддаючи їй усю знайдену їжу, мавпа успішно посилала й одержувала поведінкові сигнали про місцезнаходження їжі. Коли ж людина і мавпа конкурували і людина забирала собі знайдену їжу, шимпанзе навчилася вводити в оману свого конкурента, не подаючи йому потрібних сигналів і не враховуючи поведінкових знаків, що подаються людиною, якими вона намагалася збити її з пантелику. Така поведінка шимпанзе змушує припустити, що ці тварини здатні розгадати цілі або наміри людини за її поведінкою і що у тварин є певні знання про те, як людина сприймає їх власну поведінку.

У разі з шимпанзе деякі дані змушують припустити, що ці мавпи справді здатні одурювати. Одним із прикладів можуть служити спостереження за розвитком жесту указівки – нової поведінки, яку мавпи успішно використовують для того, щоб вказати на контейнер з їжею або обманути експериментатора, показуючи на порожній контейнер. У лабораторних або польових умовах шимпанзе рідко вказують на щонебудь, хоча вони чудово розуміють жести людини, що вказують на предмети. Інше спостереження стосується поведінки шимпанзе Седі, яка вказувала на порожній контейнер, коли у неї питали, де захована їжа. Коли людина піднімала контейнер і не знаходила там їжі, голова Седі миттєво поверталася у бік іншого контейнера, в якому, як вона знала, є харчі.

Прийнявши як вихідну позицію уявлення про наявність намірів у зелених мавп, автори розглядають тварину як «систему з намірами» і вважають, що у неї є і припущення, і бажання, і розумність – якості, властиві системам відповідного типу або порядку. Розглядаючи поведінку мавпи на прізвисько Томі, який за присутності іншої мавпи видає тривожний крик, характерний для крику при появі леопарда, Г. Вудраф і Д. Пріmek описали його поведінку як систему нульового порядку (тобто ту, що не має намірів). Томі схильний до трьох типів тривоги: боязні леопарда, орла і змії, кожна з яких викликає характерні звукові реакції, які видаються тваринами автоматично, без урахування їх впливу на інших мавп. При описі намірів першого порядку припускають, що Томі хоче примусити іншу мавпу, Сема, залізи на дерево. Томі використовує особливий голосовий сигнал, щоб викликати цю реакцію у Сема. При описі намірів другого порядку автори роблять наступний крок і стверджують, що Томі хоче, аби Сем повірив, що поблизу є леопард, і тому повинен залізи на дерево. При описі намірів третього порядку можна стверджувати, що Томі хоче, аби Сем повірив, що Томі хоче, щоб Сем заліз на дерево.

Д. Деннетт стверджує, що питання, який порядок наміру вважати відповідним, – емпіричне. Наприклад, уявимо, що самотній самець зеленої мавпи блукає між групами цих тварин і, не чуючи інших мавп, мовчки ховається на деревах, коли бачить леопарда. У цій ситуації ми будемо вимушені відкинути опис поведінки мавпи як системи з нульовим рівнем намірів. Зелені мавпи можуть розпізнавати голоси кожного з членів своєї групи, тому якщо через гучномовець відтворити записаний на магнітофоні тривожний крик Томі про близькість леопарда в такій ситуації, коли Сем може бачити Томі, у дослідників могли б з'явитися підстави відмовитися від пояснення поведінки з погляду наміру третього порядку. Якби вони побачили, що Сем у цих обставинах справді заліз на дерево, така поведінка була б нераціональною, а раціональність – це, як припускають, властивість «системи з наміром» (Д. Деннетт). Припущення, що такі системи раціональні, дає можливість розробити дослідницький прийом, який Д. Деннетт (називає «методом Шерлока Холмса»).

Науковці створюють для всіх шимпанзе ситуацію, використовуючи прозорі пластмасові ящики. Мавпи повинні були зрозуміти, що оскільки вони – і будь-які інші – можуть бачити через стінки ящика, то і хто-небудь інший теж може бачити і, отже, дізнатися, що саме міститься усередині ящика. Потім проводиться одноразовий експеримент на нову поведінку, у якій використовуються прозорий пластмасовий і непрозорий ящики, а їжу кладуть у перший. Потім входить експериментатор-конкурент і дає можливість Седі побачити, що він дивиться у правильному напрямку – на пластмасовий ящик. Якщо Седі і в цій ситуації показує на непрозорий ящик, то, на жаль, тварина справді не уловлює витонченої ідеї обману. Звичайно, і цей експеримент недосконалий. Перш за все, Седі могла вказати на непрозорий ящик з відчаю, не побачивши кращого виходу. Щоб удосконалити цей експеримент, потрібно було надати мавпі можливість вибрати ще якийсь варіант поведінки, який здавався б їй більш відповідним тільки у тому випадку, якби перший варіант поведінки вона вважала безнадійним, як в описаному вище випадку. Крім того, чи не могла Седі розгубитися від дивної поведінки експериментатора-конкурента? А чи не дивувала її та обставина, що конкурент, не знайшовши їжі там, куди вона вказала, відразу сів у кутку кімнати і почав «дуться», замість того, щоб перевірити інший ящик? І чи не повинна була вона здивуватися, знайшовши, що її трюк «спрацював»? Її повинно зацікавити: невже її конкурент-експериментатор такий нетямущий? Отже, необхідні подальші, набагато краще продумані експерименти з Седі та іншими істотами.

11.2. ІНТЕЛЕКТУАЛЬНА ДІЯЛЬНІСТЬ ТВАРИН У ПОРІВНЯЛЬНОМУ АСПЕКТІ

Ч. Дарвін уважав, що у розвитку психічних здібностей тварин існує еволюційна безперервність. У своїй праці «Походження людини» вчений стверджував, що «тварини володіють певною здатністю до розсудливої діяльності» і що «різниця між психікою людини і психікою вищих тварин, якою б не була великою, – це, звичайно, різниця у ступені, а не у якості». Книга учня Ч. Дарвіна Дж. Романеса «Розум тварин» була першою спробою наукового аналізу інтелектуальної діяльності тварини, інтелект тварин у ній був навіть перебільшений. Автор визначав інтелект як здатність «підганяти» свою поведінку до умов життя, що змінюються. Біхевіорист Л. Морган критикував «анекдотичний» підхід цього вченого до проблеми і запропонував критерії, на підставі яких можна було говорити про психічні здібності тварин.

У своїй книзі «Введення у порівняльну психологію» (1894) Л. Морган висловив припущення, що здібності вищого порядку розвиваються на основі примітивніших; він запропонував психологічну шкалу психічних здібностей. Хоча ця ідея про еволюційну шкалу здібностей у вигляді якихось сходів деякою мірою помітно впливала на розвиток психології тварин, у даний час ця точка зору вже неприйнятна. При вивченні будови мозку і здібностей тварин різних видів стало досконало очевидним, що вони у різних екологічних умовах проявляють величезну різноманітність типів інтелектуальної діяльності. Це дуже ускладнює визначення поняття інтелекту, але підкреслює важливість його дослідження у тварин із функціональної точки зору, так само як і вивчення його механізмів.

Існують два основні шляхи оцінки інтелекту тварин. Один полягає у тому, щоб вивчати мозок, другий – у тому, щоб оцінювати поведінку тварин. У минулому обидва ці підходи ґрунтувалися на тому, що існує лінійна послідовність у розвитку від нижчих, не інтелектуальних тварин, що мають порівняно простий мозок, до вищих, інтелектуальних тварин, мозок яких має складну будову. Тварини можуть бути вельми складними у якихось одних відношеннях і достатньо простими – в інших.

Роль нервової системи стала особливо значною після виходу хребетних на сушу. Тварини вже чудово пристосувалися до життя у водному середовищі, мало схожому на наземні умови. Нові вимоги до нервової системи були продиктовані низьким опором середовища, збільшенням маси тіла, хорошим розповсюдженням у повітрі запахів, звуків і електромагнітних хвиль. Гравітаційне поле пред'явило вкрай жорсткі

вимоги до системи соматичних рецепторів і до вестибулярного апарату. Якщо у воді впасти неможливо, то на поверхні землі такі неприємності неминучі. На межі середовищ сформувалися специфічні органи руху – кінцівки. Різке підвищення вимог до координації роботи мускулатури тіла привело до інтенсивного розвитку сенсорних відділів спинного, заднього і довгастого мозку. Дихання в повітряному середовищі, зміна водно-сольового балансу і механізмів травлення зумовили розвиток специфічних систем контролю цих функцій з боку мозку і периферичної нервової системи.

В результаті зросла загальна маса периферичної нервової системи за рахунок іннервації кінцівок, формування шкірної чутливості і черепно-мозкових нервів, контролю над органами дихання. Крім того, відбулося збільшення розмірів керівного центру периферичної нервової системи – спинного мозку. Сформувалися спеціальні спинномозкові потовщення і спеціалізовані центри управління рухами кінцівок у задньому і довгастому мозку. У великих динозаврів ці відділи перевищили розміри головного мозку. Важливо і те, що сам головний мозок став крупнішим. Збільшення його розмірів було викликане підвищенням представництва в мозку аналізаторів різних типів. У першу чергу це моторні, сенсорні, зорові, слухові і нюхові центри. Подальший розвиток одержала система зв'язків між різними відділами мозку. Вони стали основою для швидкого порівняння інформації, що надходить від спеціалізованих аналізаторів. Паралельно розвинулися внутрішній рецепторний комплекс і складний ефекторний апарат. Для синхронізації управління рецепторами, складною мускулатурою і внутрішніми органами у процесі еволюції на базі різних відділів мозку виникли асоціативні центри.

З появою теплокровності вимоги до нервової системи ще більше зросли. Будь-яке підвищення швидкості метаболізму викликає збільшення споживання їжі. Вдосконалення прийомів добування їжі і постійна економія енергії – актуальні умови виживання тварини з високим метаболізмом. Для цього необхідний мозок із розвинутою пам'яттю і механізмами ухвалення швидких і адекватних рішень. Активне життя повинне регулюватися ще активнішим мозком. Мозку необхідно працювати з помітним випередженням ситуації, що складається, від цього залежать виживання і успіх конкретного виду (рис.11.2.1).

На сьогоднішній день під **інтелектом** у тварин розуміють сукупність складних когнітивних здібностей, до яких належать мислення, здібність до навчання і комунікації.

Доктор біологічних наук, співробітник Палеонтологічного інституту РАН О. Марков повідомляє про останні відкриття, присвячені дослі-

дженню інтелекту тварин. Зоопсихологи дійшли висновку, що негативні риси, які вважалися чисто людськими, як, наприклад, войовничість, є і у тварин. Вчені, спостерігаючи за дикими шимпанзе у природі, знайшли, що ці мавпи іноді скоюють справжні воєнні набіги на своїх одноплемінників – на інших шимпанзе. Метою цих рейдів є зловити самотнього шимпанзе. Далі вони починають його бити і кусати. Іноді, хоча і не дуже часто, це закінчується смертю потерпілого, тобто це свідоме групове вбивство чужака на його власній території. Цікаво, що дуже схоже поводитися дикі племена, які живуть у Новій Гвінеї. До недавнього часу вважали, що така поведінка притаманна тільки двом видам – відповідно, людині і шимпанзе.



Рис. 11.2.1. Сучасний кіт

Нещодавно, зазначає О. Марков, з'явилася інформація, що подібна поведінка характерна і для павукоподібних мавп, які живуть у Центральній Америці. Вони набагато примітивніші за людиноподібних мавп, їм не властиве полювання, вони не мають у своєму раціоні тваринної їжі. Дослідники у джунглях Центральної Америки, на півострові Юкатан у Мексиці, спостерігаючи за двома сім'ями павукоподібних мавп, зареєстрували декілька типово воєнних рейдів, коли група з трьох–чотирьох самців спускається з дерев (узагалі вони по землі пересуваються дуже рідко) і переходить межю сусіднього племені. Вони йдуть колоною, ватажок попереду, решта за ним, по землі дуже тихо, прагнучи не наступати на гілки, обережно, раз у раз оглядаючись і прислухаючись. Забачивши чужака, особливо якщо він один, – нападають на нього. Іноді просто лякають, проганяють, іноді хапають, починають бити і кусати. Причому ті, хто піддався нападу, побачивши нальотчиків, демонструють дуже сильний переляк, починають кликати на допомогу, панікувати.

Вони чудово розуміють, навіщо ця компанія прийшла. І їх одноплемінники, почувши крики, поспішають на допомогу. Коли допомога приходиться вчасно, бандити звичайно відступають. Жодного вбивства дослідники не спостерігали, але вони пояснюють це тим, що було зареєстровано всього сім рейдів і жодного разу нальотчики не наткнулися на самотнього самця. А шимпанзе під час набігів убивають переважно самців. З 11 випадків таких убивств шимпанзе в 10 випадках були убиті самці. Мабуть, така поведінка виникла незалежно. Тому що павукоподібні мавпи, шимпанзе, людина – це неспоріднені абсолютно лінії і це не можна пояснити спадкоємністю від спільного предка.

Істотною відмінністю цих війн є те, що мавпи, на відміну від людини, ніколи не кидаються на амбразуру, якщо супротивник більш численний, вони відступають, і не б'ються до останньої краплі крові. Тому, загалом, ці конфлікти звичайно набагато менше кровопролитні.

Логічне мислення, а саме здатність виділяти причинно-наслідкові зв'язки, вважалося властивим тільки людині. Але, як відмічає О. Марков, у лютому 2009 року була опублікована стаття з описом експериментів, які показують, що щури володіють зачатками логічного мислення, тобто здатні відрізнити випадковий зв'язок від причинно-наслідкового. Експеримент достатньо тонкий. В одній серії експерименту брали щурів і включали світловий сигнал, а потім через декілька секунд давали звуковий сигнал. Таким чином у щурів формувалося уявлення, що після світла йде звук. Потім тих же самих щурів навчали іншого зв'язку: включали світло і давали їжу. У них формувалося уявлення, що після світла буває їжа. Експериментатори думали, що у щурів може виникнути асоціація між їжею і звуком – вони ніби пов'язані світлом: воно є причиною звуку, і воно є причиною їжі. Чи виникне у щура асоціація між двома наслідками однієї і тієї ж причини? Виявляється, виникла. Коли такому навченому щуру включали звук, він тикався у годівницю, аби перевірити, чи немає там їжі.

А ось далі найтонший момент: якщо щур думає просто за принципом асоціації, то йому повинно бути все одно, з якої причини виник звук. У нього просто виникла якась асоціація – де світло, там і звук, де світло, там і їжа. Учені припустили: якщо дати щуру можливість самому створювати звуковий сигнал, він теж повинен тикатися в годівницю, тому що причинно-наслідкових зв'язків він не розуміє. Це і вирішили перевірити. Помістили в клітку важіль, при натисненні на який лунав звук. Щур міг сам натискати важіль і видавати цей звук. З'ясувалося: якщо щур сам натискає на важіль і видає звук, він не біжить перевіряти годівницю, а якщо звук включає експериментатор, – біжить.

Це говорить про те, що щур правильно зрозумів причинно-наслідкові зв'язки. Якщо він сам натискає на важіль і викликає звук, то

він розуміє, що звук викликаний ним самим, а не світлом, яке він міг не помітити. Якщо звук звучить сам по собі без участі щура, він, мабуть, думає (в усякому разі, так реконструювали процес мислення учені): оскільки звук є наслідком світла, то, напевно, було світло, я просто не помітив. Раз було світло, то, значить, могла з'явитися їжа, він іде і перевіряє. Якщо ж він сам викликає звук, він розуміє, що світла ніякого не було і їжі там бути не може.

Щоб перевірити ці висновки, була проведена друга серія експериментів, в якій навчання проводилося таким чином: спочатку давали звук, за яким слідувало світло, а на другому етапі давали світло, за яким слідувала їжа. Тобто щур повинен був зрозуміти, якщо він розуміє причинно-наслідкові зв'язки, що звук породжує світло, а світло породжує їжу, грубо кажучи. В даному випадку звук є причиною появи їжі, а не випадковим збігом, як у першій серії експериментів. І тому в цій ситуації такі щури повинні шукати їжу в годівниці незалежно від того, як виник звук, оскільки звук сам є причиною. І справді так і виявилось. У цьому експерименті щур, натискаючи на важіль, викликаючи звук самостійно, біг до годівниці перевіряти, чи є їжа. Це суперечить панівній дотепер точці зору, що тварини мислять тільки за асоціаціями і не здатні відрізнити збіг від причинно-наслідкового зв'язку. Виявляється, в якійсь зачатковій формі у них є здатність логічного мислення.

Кажучи про мислення тварин, ми виходимо з того, що у людини це явище багатогранне. Перш за все, мислення – це «відшукання істотно нового» (Брушлинський), це рішення нових проблем у несподівано виниклих ситуаціях (Л. Крушинський, Н. Ладигіна-Котс). Згідно з ширшим визначенням, мислення – це «процес пізнавальної діяльності, при якому суб'єкт оперує різними видами узагальнень, включаючи образи, поняття і категорії, що становлять внутрішню картину його світу» (Данилова).

А. Лурія акцентував увагу на тому, що «акт мислення виникає тільки тоді, коли у суб'єкта існує відповідний мотив, що робить завдання актуальним, а його вирішення необхідним, і коли суб'єкт опиняється в ситуації, щодо виходу з якої у нього немає готового рішення – звичного (тобто набутого в процесі навчання) або природженого». Справді, це визначення може служити якимось критерієм при розгляді й оцінці можливої природи нестандартних актів поведінки тварин у природі. Уявлення про наявність у тварин мислення складалося впродовж усієї історії людства на базі накопиченого емпіричного досвіду, численних фактів, що свідчать про «кмітливість», «розумність» дій багатьох особин у непередбачених обставинах.

Важливу роль у розвитку цих уявлень відіграли роботи Л. Крушинського. Завдяки спостереженням він розробив експериментальні мето-

дики, які дозволяли вивчати розум тварин експериментальними методами (тест на екстраполяцію і на операцію геометричними властивостями предметів). На сьогоднішній день опрацьована значна кількість методик, що дозволяють досліджувати всі основні види мислення.

Одна з важливих тенденцій сучасних досліджень – комплексний аналіз когнітивних здібностей тварин за допомогою різнопланових тестів, що стосуються всіх або більшості вказаних категорій, які дозволяють точно і диференційовано оцінювати інтелект тварин різних таксономічних груп, подібно до того, як для оцінки інтелекту людини у всьому його різноманітті існують спеціальні IQ-тести. Виявилось, що найпростіші акти мислення доступні навіть рептиліям, тоді як людиноподібні мавпи володіють різноманітними здібностями, розвиненішими, ніж у всієї решти хребетних, і що наближаються до деяких здібностей людини. Зокрема показано, що за певних умов виховання шимпанзе опановують простим аналогом мови людини і оперують ним на рівні 2,5-річних дітей.

11.3. ВИКОРИСТАННЯ ТВАРИНАМИ РІЗНИХ ЗНАРЯДЬ

Тривалий час здатність використовувати знаряддя розглядали як один із проявів інтелекту, а здатність виготовляти знаряддя вважали суто людською ознакою, яка і відрізняє її від тварин. Тепер, маючи безліч прикладів стосовно використання тваринами знарядь, ми знаємо набагато більше, але це питання не уявляється нам таким ясним, хоча виробництво знарядь, як і раніше, розглядається в основному як важливий чинник, який вплинув на еволюцію людини (Д. Мак-Фарленд).

Використання знарядь можна визначити як використання будь-яких предметів для функціонального продовження якоїсь частини тіла для досягнення найближчої мети. Наприклад, ми вже знаємо, що птахи піднімають у повітря молюсків і кидають їх на каміння, щоб розбити раковину. Співучий дрізд (*Turdus philomelos*) бере в дзьоб равлика і починає бити ним по каменю, як по ковадлу, а ворони (*Corvus Corax*) і деякі грифи-бородани (*Gypaetus Borbatus*) скидають униз кістки, щоб розколоти їх і з'їсти кістковий мозок. Проте у даному випадку камінь, використовуваний тваринами як ковадло, не вважається знаряддям, оскільки ковадло не є продовженням тіла тварини. Камінь виконує функцію знаряддя у тому випадку, наприклад, коли грифи піднімають його у повітря і кидають на кубло або на яйце.

11.3. Використання тваринами різних знарядь

Як уже повідомлялося, шимпанзе для добування їжі користуються палицями, прутиками, гілочками, стеблинками трави (для добування термітів та меду). Мавпи ретельно вибирають ці стеблинки, а іноді навіть видозмінюють їх (підкусують), щоб вони стали більш відповідними для виконання необхідного завдання.

Примати використовують листя рослин як губку, щоб добути питну воду з дупла або інших дрібніших порожнин дерева, а також для чищення окремих частин тіла. Питання про використання знарядь найінтенсивніше вивчалось на диких шимпанзе, проте певний матеріал був одержаний і на інших приматах.

На думку Д. Мак-Фарленда, у природному середовищі здатність використовувати знаряддя формується у кожній окремій тварини в результаті як наслідувального, так і інструментального навчання. Деякі біологи хоча і допускають, що використання знарядь саме по собі ще не є ознакою інтелекту, проте стверджують, що воно створює передумови для істинно розумної поведінки, у тому числі і для виникнення абсолютно нових її форм (рис. 11.3.1).

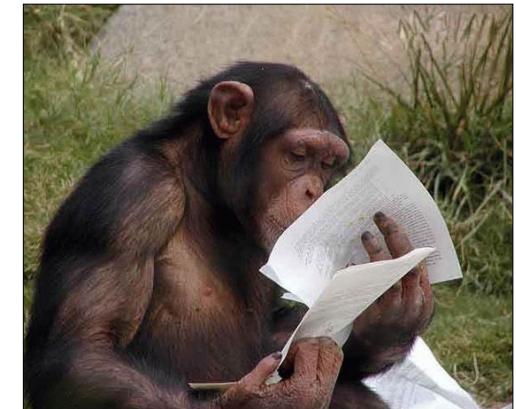


Рис. 11.3.1. Хіба вони не розумні?

Припущення про те, що деякі форми поведінки, типові для певної популяції і підтримувані у ній за рахунок культурної спадкоємності, цілком підтверджується даними, наведеними в наукових публікаціях (М. Bonner, М. Munding). У декількох (хоча і небагатьох) випадках вдалося спостерігати виникнення у тварин нових форм поведінки і зареєструвати, яким чином ця поведінка поширювалася серед членів популяції. Добре відомий випадок з японськими макаками (*Macaca fuscata*),

що мешкають на острові Кошіма (Kawamira). Щоб примусити мавп триматися на відкритому місці, де за ними легше було б спостерігати, експериментатори доповнювали їх меню, розкидаючи по берегу «бульби» батату. Вони бачили, як 16-місячна самка на прізвисько Імо відмивала у струмку пісок із «бульб». Вона регулярно проробляла цю операцію, і незабаром це стали наслідувати інші мавпи, особливо її однолітки. Протягом 10 років ця звичка поширилася майже у всій популяції, за винятком тільки дорослих особин старше 12 років і молодняку, що не досяг ще однорічного віку. Через два роки Імо придумала ще одну операцію з очищення їжі. Експериментатори розкидали по берегу зерна злаків і мавпи збирали їх по одному. Імо ж набрала повну жменю змішаних з піском зерен і кинула все це у воду. Пісок пішов на дно, а зерна виявилися легко зібрати з поверхні води. Ця нова операція з очищення їжі поширилася серед особин популяції точно так, як і спосіб миття «бульб» батату. Нову поведінку перш за все перейняли однолітки Імо. Матері навчилися цієї операції від молодих мавп, а дорослі самці освоїли її останніми.

Ж. Резнікова зазначає, що новокаледонські галки виявилися справжніми «геніями»: для того, щоб дістатися до ласої їжі, вони можуть швидко пристосовувати найрізноманітніші предмети, перевершуючи в цій справі таких визначних умільців, як шимпанзе.



Рис.11.3.2. Новокаледонська галка (*Corvus moneduloides*), користуючись паличкою з кріючком, витягує з циліндра кошик з ласощами.

© Alex Weir. З книги «Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition»

11.4. САМОСВІДОМІСТЬ У ТВАРИН. THEORY OF MIND

Упродовж майже 75 років минулого сторіччя міцно панувало уявлення біхевіористів про те, що суб'єктивні психічні переживання тварин не можуть бути предметом наукових досліджень. Протягом цього часу вчені (Е. Толмен) оспорювали цю точку зору, але вони практично ніяк не впливали на панівний світогляд. Позиція біхевіористів з погляду логіки здається неприступною, проте її можна обійти різними шляхами. Один з аргументів полягає у тому, що, хоча ми і не можемо довести, що тварини відчувають суб'єктивні переживання, цілком можливо, що насправді так воно і є.

Theory of mind, або теорія розуму, – це здатність усвідомлювати свої психічні стани та стани іншого конспецифічного (що належить тому ж біологічному виду) суб'єкта, тобто розуміти переконання, наміри, бажання і т. д. Найадекватнішим перекладом терміну theory of mind на українську мову є «внутрішня модель усвідомлення «іншого».

Найважливіший аспект theory of mind – це сприйняття іншого суб'єкта як інтенціонального агента, тобто інтерпретація його психічних станів у термінах інтенціональних станів, наприклад переконань і бажань, – іншими словами, усвідомлення того факту, що власний психічний стан не тотожний психічному стану іншого. Як наслідок, розуміння і ширші пояснення і прогноз психічних станів іншого дозволяють передбачати його поведінку.

Theory of mind у тварин

Історія досліджень theory of mind у тварин починається із статті Премака і Вудраффа «Чи є theory of mind у шимпанзе?» (Premack D. G., Woodruff G., 1978). Шимпанзе Сарі показували відеозапис, в якому людина зі спантеленим обличчям намагається дістати гілку бананів, розміщену поза кліткою. Потім Сарі дали два зображення, на одному з яких було показане рішення (банани дістали за допомогою палиці) – Сара вибрала цю картинку. Дослідники вважали це доказом того, що шимпанзе може усвідомлювати психічні стани.

Д. Повінеллі запропонував переконливіші аргументи theory of mind у мавп (D. Povinelli, K. Nelson, S. Boysen.) У приміщенні стоять чотири непрозорі відра. Одному експериментатору зав'язують очі, другий ховає ласощі під одним із відер непомітно для мавпи. Як інформатор мавпа вибирала того з експериментаторів, який міг справді знати.

Припущення, що деякі тварини можуть думати, викликає запитання: чи можуть вони думати про думку безпосередньо? Чи визнають той

факт, що вони мають розум? Немає ніяких гарантій, що можна володіти властивістю не усвідомлюючи. Можливо, тварини обмежені в думках про фізичний світ, але здатні до простого міркування про їх власну поведінку і поведінку інших. Отже, виникає запитання, чи володіють тварини якими-небудь ментальними поняттями, як, наприклад, віра або бажання, які вони відносять до себе або до інших, що є частиною загальної «теорії розуму»? Слід бути обережними, щоб не дати позитивну відповідь як саму по собі зрозумілу. Ментальні складові так природно стосуються людини, що ми схильні до припущення, що інші тварини розділяють цю здатність. Як про це говорить Вагнер: «Будучи нормальними людьми, нам важко припустити неможливість зрозуміти інші ментальні точки зору». Ми автоматично інтерпретуємо поведінку як цілеспрямовану і, використовуючи це, робимо висновки про віру і бажання. Але, незважаючи на те, що це здається легким для нас, це фактично пізнавальний подвиг, і ми не можемо припускати, що еволюція вбачає можливість, щоб наділити інших тварин цією ж здатністю. Натомість ми повинні подивитися на емпірично очевидні відповіді.

Відповідно до знаменитого mark test можна оцінити власне сприйняття тварини за тим, чи може вона пізнавати себе в дзеркалі. Відомо, що багато тварин реагують на дзеркало так, ніби вони бачать інших особин свого виду. Проте деякі дані свідчать, що шимпанзе і орангутанги можуть пізнавати себе у дзеркалі.

Молоді шимпанзе, народжені на волі, користувалися дзеркалом, щоб очистити ті частини свого тіла, які іншим чином побачити неможливо. Г. Геллап проводив mark test, наносячи невеликі плямочки червоної фарби на брову і протилежне вухо декільком шимпанзе, коли вони перебували під легкою анестезією. За твердженням експериментатора, шимпанзе, вийшовши з наркотичного стану, торкалися до цих частин свого тіла не частіше, ніж звичайно. Тоді він дав мавпам дзеркало. Шимпанзе почали роздивлятися свої віддзеркалення і постійно чіпати забарвлені брови і вуха.

Чи можна вважати, що здатність тварини реагувати на якісь частини свого тіла, які вона бачить у дзеркалі, свідчить про її самосвідомість? Це запитання безпосередньо пов'язане з ширшим запитанням: чи свідчить це про здатність тварини наслідувати дії інших? Шимпанзе наймовірніше майстерні у наслідуванні один одному і людям. Хоча істинне наслідування слід дуже ретельно відрізнити від інших форм соціального навчання (К. Davis), немає сумнівів у тому, що примати здатні до наслідування.

Щоб мати нагоду наслідувати, тварина повинна одержати зовнішній слуховий або зоровий приклад для наслідування і добитися відпо-

відності йому за допомогою певного набору своїх власних моторних інструкцій. Проте питання про те, чи необхідна самосвідомість для здійснення наслідувальної діяльності, є спірним.

Порушення узгодження між усвідомленим і неусвідомленим сприйняттями можна спостерігати у людей з пошкодженнями мозку. Деякі люди, у яких пошкоджені певні області мозку, пов'язані з обробкою зорової інформації, повідомляють, що вони частково осліпли. Вони не в змозі назвати об'єкти, які пред'являють їм у певних областях поля зору. Вони стверджують, що не можуть побачити ці об'єкти; проте, коли просять вказати на них, вони часто можуть зробити це дуже точно (L. Weiskrantz). Один хворий точно вгадував, яку лінію йому показували; горизонтальну або діагональну, хоча він і не знав, чи бачить він що-небудь. Це явище, назване сліпим зором, виникає унаслідок пошкодження тих областей мозку, які відповідають за пізнання зорових сигналів, тоді як інші області мозку, що беруть участь у зоровому процесі, залишаються інтактними. Саме ці області мозку допомагають хворому формулювати правильну думку, хоча він і не знає, що він бачить.

У дослідах із дзеркалом останнє, по суті, є інструментом, що дозволяє бачити речі, яких вони інакше не могли бачити. Але це не показує, що тварина знає про свій розум. І дзеркальний тест є відволікальним маневром, який відводить від досліджень у галузі theory of mind у тварин. Необхідно підібрати тести, що дозволяють оцінювати не чутливі, а умоглядні навички.

Багатообіцяльні дослідження проведено на дельфінах. Їх навчали розрізняти високі і низькі тони, заохочуючи за правильний вибір. Але, як і припускали, вони помилялися, коли тон був близький до їх порогу дискримінації. Коли ввели нейтральний варіант відповіді, який не супроводжувався ні підкріпленням, ні покаранням – дельфіни у разі сумніву вибирали саме цей варіант. Цей тест, можливо, показує, що дельфіни можуть оцінювати власні стани, ґрунтуючись на власних думках. Це свідчить, що дельфіни знають про власний розум.

Визнання наявності ментальних станів у тварин має величезне значення, оскільки це дає можливість передбачати подальшу поведінку в певній ситуації.

Тактичний обман – це апелювальна поведінка кандидата для друго-порядкової умисної інтерпретації. Включає причини, коли тварина досягає цілей за допомогою того, що інша тварина набуває помилкової віри.

Вагнер наводить приклад, коли молодий бабуїн на ім'я Пол побачив дорослого бабуїна Мела, який щойно зарив корм. Пол, озирнувшись на всі боки, голосно залентував. Його мати прибігла на крик і

погналася за Мелом. Коли обидва сховалися з виду, Пол розрив корм і з'їв його. Таким чином, Пол умисно обдурив свою матір, щоб вона відігнала конкурента від їжі.

Незважаючи на привабливість, такі анекдоти забезпечують ненадійну очевидність з приводу умисного обману. Поведінка Пола може бути пояснена наперед вивченою кореляцією між галасом у певній ситуації і отриманням нагороди у вигляді їжі. Або навіть можна уявити, ніби Пол усвідомив, що його крик примусить матір погнатися за Мелом. Але жодна з наведених інтерпретацій не вимагає, аби Пол усвідомив, що його мати має свідомість. Отож не можна бути впевненими, що наміром молодого бабуїна було викликати у матері віру в його брехню.

Якби тварина одержала віру в кінцеву мету, що його обманна дія викличе бажану поведінку, то що може лежати в основі цього? Можливі два пояснення: або тварина навчилася з минулого досвіду, або тварині властиве зачаткове розуміння поведінки, що лежить в основі *theory of mind*. Багаторічні спостереження Ваупе за популяцією мавп дозволяють досліднику виключити попереднє дослідження навчання методом проб і помилок і визнати наявність ментальності у приматів.

Загалом повністю не ясно, чи які-небудь тварини усвідомлюють свій розум. Є мізерна очевидність того, що вони мають багате уможлядане розуміння того, що люди роблять. Але деякі, найрозвиненіші, тварини можуть показувати передумови до «*theory of mind*».

11.5. СВІДОМІСТЬ І СТРАЖДАННЯ

Чи здатні тварини на усвідомлене страждання? Якщо стояти на позиції здорового глузду, то ми схильні припустити, що здатні. Перебуваючи в несвідомому стані, ми не страждаємо від болю або душевних мук, оскільки якісь області нашого мозку виявляються інактивованими. Ми не знаємо, проте, чи відповідають ці області тільки за свідомість або ж за свідомість плюс ще якісь аспекти роботи мозку. Таким чином, хоча у несвідомому стані ми не відчуваємо болю, ми не можемо на основі цього зробити висновок про те, що свідомість і страждання йдуть поряд. Цілоком може бути, що все те, що позбавляє нас свідомості, одночасно припиняє відчуття болю, але не має причинного зв'язку.

У нас немає ніякої концепції відносно того, що може включати сукупність свідомого досвіду тварини, якщо такий існує. Тому ми не можемо зробити ніякого висновку про те, чи існує який-небудь зв'язок між свідомістю тварин і їх відчуттям страждання.

В одному з китайських зоопарків панда на прізвисько Я-я випадково насмерть задавила своє новонароджене дитинча. Вона була невтішна, кричала і відчайдушно шукала маленьке тільце. Коли доглядач покликав її, вона тільки поглянула на нього повними сліз очима і знову опустила голову. Згідно із загальноприйнятою точкою зору, все це були інстинктивні, рефлекторні реакції, і насправді Я-я не усвідомлювала, що їй сумно. Проте у міру того, як накопичуються дані про свідомість у тварин, відстоювати цю точку зору стає все важче. У своєму невіданні ми, мабуть, не маємо рації, коли, думаючи про тварин, вважаємо, що страждати можуть лише ті із них, які володіють інтелектом та «мовою» і у яких виявляються ознаки усвідомлених переживань.

Є свої недоліки і свої переваги у тому, що ми використовуємо самих себе як моделі, на яких намагаємося вивчити можливості відчуттів у тварин (R. Dawkins). Дуже слабка наукова основа для проведення аналогії між психічними переживаннями людини і тварин. Було б некоректно з наукової точки зору робити якісь висновки про психічні переживання тварин на основі таких даних. Разом з тим ми самі робимо висновки про психічні переживання інших людей тільки на основі аналогії з нашими власними переживаннями. Коли ми бачимо, як інша людина страждає або кричить від болю, ми не нехтуємо цим, хоча і не можемо довести ідентичність її психічних переживань з нашими. Ми «тлумачимо сумніви на користь звинуваченого» і приходимо до нього на допомогу. Мабуть, відносно представників інших біологічних видів ми теж повинні тлумачити наші сумніви на їх користь?

Отже, на сьогоднішній день відомо, що багато тварин мають високі пізнавальні навички в багатьох галузях. Соціальні тварини добре розуміють комплексні суспільні відносини не тільки щодо себе, а і щодо всіх членів групи. Шимпанзе, ворони, слони можуть використовувати знаряддя – до недавнього часу цю здатність вважали властивою тільки людині. Експерименти, що показують імітацію, соціальні взаємодії, власне розпізнавання, обман, співчуття, можуть наблизити нас до відповіді про те, чи мають тварини *theory of mind*. Це буде повністю доведено, коли одержані результати будуть узгоджуватися з імовірностями, що тварини демонструють усвідомлення ментальних станів інших.

Перелік успіхів у пошуку очевидності *theory of mind* великий. Шимпанзе демонструють інтуїтивне рішення проблем, в їх поведінці можна відзначити моменти альтруїзму відносно людини та інших побратимів. Цим тваринам властива агресія і помста. Слони можуть бути здатні визнавати, що інші можуть не бачити тих речей, які вони бачать. Риби і птахи використовують просту логіку, щоб оцінити свої шанси в боротьбі з ворогом, з яким вони раніше не билися. Прикладом наяв-

ності вищих психічних функцій у тварин може бути обман (шимпанзе, надкусивши яблуко, намагається його «продати» назад експериментаторам, приховуючи відгризену частину). Всі ці досліди підтверджують, що тварини здатні до використання причинно-наслідкових міркувань і робити висновки про ментальні стани інших.

З іншого боку, є приклади, які дозволяють засумніватися у наявності theory of mind у тварин. Наприклад, бабуїни іноді не в змозі допомогти дитинчатам перетнути потік, тому, що бабуїни-батьки не розуміють, що малюта не мають тих же здібностей, що є у дорослих, і взагалі ці тварини не звать членів їх загону, які загубилися. Це свідчить, що примати не розуміють, що можуть вплинути на поведінку інших.

На сьогоднішній день немає методик, які можуть довести або спростувати theory of mind у тварин. Вивчення theory of mind викликає багато запитань. Взагалі, для людини theory of mind – це здатність віднести думки і свідомі стани (включаючи бажання і цілі) іншим індивідуумам, особливо домашнім улюбленцям. Творіння, що мають theory of mind, мають такі металні стани як «віра», «знання», «бажання» і «бачення» і використовують їх, щоб передбачити і пояснити поведінку. Області соціобіології та еволюційної психології глибоко перекриваються у вивченні theory of mind і, наразі, більшість дослідників вважає, що ця здатність – це те, що відділяє людину від інших тварин. Це властивість другої сигнальної системи, пов'язана з неокортексом. Люди набувають theory of mind у віці чотирьох років і вона стає центральною в поведінці людини. Розуміння theory of mind може також допомогти розумінню розвитку мови у людини і, як наслідок, її Я-функції.

12. ПОВЕДІНКА ТВАРИН В УМОВАХ АНТРОПОГЕННОГО ТИСКУ

При вивченні поведінки тварин у природних умовах важливо розуміти вплив наслідків діяльності людини на здатність тварин до виживання. Наслідки конкретного виду діяльності залежать від безпосередніх умов перебування тварин. В умовах, до яких тварина добре адаптована, наслідки того або іншого виду діяльності людини можуть бути корисними. Та ж діяльність, але якщо вона здійснюється в інших умовах, може бути шкідливою. Щоб уявити, як у процесі еволюції сформувалася поведінка тварин, треба зрозуміти питання про адаптацію тварин до навколишнього середовища.

У процесі еволюції тварини адаптуються до конкретних умов довкілля або місцеперебування, іноді їм доводиться витримувати міжвидову конкуренцію.

■ Ареали видів-двійників звичайної полівки значною мірою перекриваються (Малигін), і між ними можливі посередні контакти. Згідно з принципом Г. Гаузе, у цих близьких видів повинні бути такі екологічні або поведінкові особливості, які дозволяли б їм уникати конкуренції або ослабляли б її. При вивченні поведінки полівок (Т. Зоренко) було встановлено, що способи реалізації основних функцій організму (живлення, сон, виділення, догляд за поверхнею тіла), а так само форми дії на субстрат (будова нірок і кубла), схожі у звичайної *Microtus arvalis* Pall і східноєвропейської *M. subarvalis* Meyer. Orł., Skholl полівок. Це може свідчити про близькість вимог, які пред'являються до середовища. Важливим чинником у регуляції як внутрішньо-, так і міжвидових відносин є групова поведінка тварин. Багато авторів висловлюють думку, що провідну роль можуть виконувати особливості агоністичної поведінки. Один із двох симпатричних видів стає домінуючим і впливає на пересування і чисельність іншого. У дослідженнях Wammes показано, що звичайні полівки можуть витіснити таких гризунів, як степову і руду полівки, так і лісову мишу з місць заселення. У той же час степові і руді полівки перешкоджають проникненню *Microtus arvalis* Pall в ареали, яким вони самі віддають перевагу. Автор припускає, що конкурентне виключення відбувається під впливом взаємодії окремих особин – взаємного уникнення у самок різних видів або активного уникнення чужих самок.

При зустрічі двох полівок розкручується ланцюг стереотипних реакцій, які починаються з повороту голови у бік партнера, завмирання на деякий час. Потім іде наближення й обнюхування (Т. Зоренко). Далі йде декілька варіантів поведінки: доброзичлива або агресивна, і так само можливий розвиток конфліктної поведінки.

Доброзичлива поведінка проявляється у явищі грумінгу (облизування, покусування, перебирання шерсті партнера). У незнайомих полівок прояв грумінгу цим вичерпується, а у знайомих відбувається протягом довгого часу. Припустили, що грумінг є частиною пізнавального комплексу, а також сприяє міцненню партнера. Можливо, що так створюється груповий запах. Грумінг так само сприяє підтримці позитивних контактів між звірами, знімаючи можливість напругу в їх стосунках. Далі можливе проходження одного звіра за іншим, спільний сон, з тісним контактом біч-о-біч (у скрученій позі).

При агресивній поведінці спостерігаються: випадки, крики, бічна стійка, відштовхування, атака.

Конфліктна поведінка проявляється в протистоянні, пробіжках (що властиво в основному для самців).

При короткочасних зустрічах полівок однієї статі істотну частину складають пізнавальні контакти. Прояв дружелюбності залежить від статі тварин, він вищий у самок. Агоністична поведінка більше виражена у самців. Відмічено, що хоча загальний характер взаємостосунків полівок обох видів схожий, але простежуються і відмінності. У східноєвропейській полівки наголошується велика частка доброзичливих контактів, самки абсолютно не агресивні. У самок *Microtus arvalis* Pall спостерігається приблизно однакове співвідношення агресивної, захисної і конфліктної поведінки. Самці цього ж виду так само більш агресивні.

Самці обох видів полівок при зустрічі з самками виявляються терпимішими, ніж при взаємостосунках з особинами своєї статі. Ставлення самок, не готових до спаровування, до самців агресивніші. При цьому поведінка самок *M. subarvalis* при зустрічі з особинами своєї і протилежної статі змінюється незначно: лише дещо збільшується відсоток агресивних контактів, але зменшується частка захисних і конфліктних елементів.

Видові відмінності в поведінці самців практично не виражені, а у більшому ступені проявляються у самок. Самки східноєвропейської полівки демонструють агресивну поведінку вдвічі частіше, ніж звичайні полівки. У їх ставленні до самців більше захисних і конфліктних елементів.

Природно припустити, що особливості поведінки кожного виду повинні виконувати певну роль при міжвидових зіткненнях. Справді, вже при коротких зустрічах швидко розпізнавання партнера призводить до початку негативних контактів. На перших хвилинах найчастіше східноєвропейські полівки наближаються, обнюхують і слідує за партнером. Особини іншого виду нерідко уникають контактів. Потім настає етап негативного ставлення, причому звичайні полівки більше погрожують і стають у пози захисних стійок, тоді як у східноєвропейських полівок більш виражені напади і конфліктні дії. Особини *Microtus arvalis* нерідко починають захищатися до того, як з боку супротивника з'являться агресивні дії. Самці кожного виду найбільш агресивні до самців. Самки агресивні одна до одної та до самців. Важливим для розуміння етологічної структури популяції є факт наявності вищої внутрішньовидової агресії у самок звичайної полівки і міжвидовий – у самок східноєвропейської. У самців обох видів при міжвидових зустрічах вірогідність агресивних зіткнень завжди вища, ніж при внутрішньовидових.

На підставі проведених дослідів автори спробували визначити, який із двох видів полівок домінує при міжвидових зустрічах на нейтральній території. Виявилось, що самці східноєвропейської полівки домінують у 45 % випадків, а звичайної – в 10 %. При контакті самця *M. Arvalis* і самки *M. subarvalis* у 80 % випадків спостерігалися лише захисні дії і протистояння. У ряді випадків зустрічалися випадки і боксування. При міжвидових зустрічах самця *M. subarvalis* і самки *M. Arvalis* в 40 % дослідів спостерігалися протистояння, захист і взаємне уникнення; у 30 % – випадки і боксування. Атаки проявлялися як з боку самців, так і з боку самок.

Встановили, що висока толерантність східноєвропейських полівок дозволяє їм створювати порівняно великі за чисельністю поселення, дає можливість, особливо самкам, тісніше селитися одна до одної і переносити велику щільність. Підвищена внутрішньовидова агресивність звичайних полівок призводить до просторового їх розселення. В обох випадках певний характер групової поведінки, у тому числі й агресивної, вигідний для вивчених видів, є видоспецифічним.

Дослідники відзначають, що *M. subarvalis* «упевненіший» вид, оскільки має вищу дослідницьку активність на незнайомій території. Для звичайної полівки характерне деяке відсиджування, пересування на напівзігнутих кінцівках, тікання у момент першої зустрічі, затаювання. Очевидно, звичайна полівка – «емоційніший» вид. При міжвидових взаємостосунках вони частіше здають позиції. Особливості поведінки полівок видів-двійників, мабуть, можуть впливати на характер розподілу їх по території, причому східноєвропейські полівки мають більше шансів витіснити *M. Arvalis* із насиджених місць. Т. Мокеєва і Н. Ченцов говорять, що східноєвропейській полівці властива велика конкурентноспроможність.

Місцеперебування звичайно характеризують, описуючи його фізичні та хімічні ознаки. Тип рослинних співтовариств залежить від фізичних властивостей середовища, таких як ґрунт і клімат. Рослинні співтовариства забезпечують розмаїтість можливих місцеперебувань, які використовуються тваринами. Асоціація рослин і тварин у сукупності з конкретними умовами природного середовища утворює екосистему. На земній кулі нараховують 10 основних типів екосистем, які називають біомами. Наприклад, такий біом як савани займає значні області Африки, Південної Америки та Австралії і являє собою трав'янисті рівнини з рідко ростучими деревами в тропічних і субтропічних областях земної кулі. Для саван типова наявність сезону дощів. Поступово савана змінюється тропічними лісами і пустелями. В африканській савані переважають акації.

Сукупність тварин і рослин, які заселяють конкретне місцеперебування, називається співтовариством. Види, що утворюють співтовариство, поділяються на продуценти, консументи й редуценти. Продуценти – це зелені рослини, які уловлюють сонячну енергію й перетво-

рюють її на хімічну. Консументи – це тварини, які поїдають рослини. Редуценти – це, звичайно, гриби й бактерії, що розкладають відмерлі залишки тварин і рослин до речовин, які знову можуть використовуватися рослинами.

Ніша – це роль тварин у спільці, зумовлена їх взаємозв'язками як з іншими організмами, так і з фізичним оточенням. Так, травоїдні тварини зазвичай харчуються рослинами, а травоїдних тварин, у свою чергу, поїдають хижаки. Види, що займають дану нішу, різні в різних частинах земної кулі.

У 1917 р. американський еколог Дж. Гріннелл уперше висунув теорію ніш, ґрунтуючись на дослідженні каліфорнійського пересмішника – птаха, що гніздиться у густому листі на висоті одного–двох метрів над землею. Місце розташування гнізда – це одна з характеристик, за допомогою якої можна описати нішу тварини. У гірських областях необхідна для гніздування рослинність є тільки в екологічному співтоваристві, яке називається чапараль. Місцеперебування пересмішника, описане фізичними характеристиками навколишнього середовища, визначається частково й реакцією популяції цього птаха на ситуацію, що складається в ніші. Так, якщо висота гнізда над землею – вирішальний фактор порятунку від хижаків, то у популяції буде спостерігатися сильна конкуренція за місця для гнізд на оптимальній висоті. Якби ж цей фактор був не настільки вирішальним, то більше число особин змогли б будувати гнізда в інших місцях. На умови життя у даній ніші впливає також і конкуренція з боку інших видів за місця для гнізд, їжу тощо. Місцеперебування каліфорнійського пересмішника визначається частково ситуацією з нішами, розподілом інших чагарникових видів, характерних для чапаралю, і щільністю популяції самого пересмішника. Ясно, що якщо щільність його невелика, птахи гніздяться тільки у найкращих місцях, і це впливає на місцеперебування виду. Таким чином, сумарні взаємозв'язки пересмішника з умовами місцеперебування, що часто позначаються терміном екотоп, є результатом складних взаємодій характерних особливостей ніші, місцеперебування й популяції.

Тварини різних видів, які використовують ті ж самі ресурси, характеризуються межами стійкості. Перекривання ніш харчування викликає конкуренцію, особливо коли ресурси недостатні. Принцип конкурентного виключення говорить про те, що два види з однаковими нішами не можуть існувати у одному місці в один час при обмеженні ресурсів. З цього можна зробити висновок, що якщо два види співіснують, то між ними повинні бути екологічні розходження.

■ Як приклад розглянемо взаємовідношення ніш у групах видів птахів, які харчуються на дубах гористого узбережжя в Центральній Каліфорнії. Цю

групу називають гільдією; її складають види, які використовують однакові природні ресурси. Ніші цих видів значною мірою перекриваються, і тому вони конкурують між собою. Перевага концепції гільдії полягає в тому, що у цьому випадку аналізуються всі конкуруючі види даної ділянки незалежно від їх таксономічного положення. Якщо розглядати дієту цієї гільдії птахів як елемент їх середовища перебування, то варто сказати, що більша частина цих дієт повинна складатися з членистоногих, яких збирають з листя. Це довільна класифікація, оскільки будь-який вид може бути членом більше ніж однієї гільдії. Наприклад, рівнинна синиця належить до гільдії птахів, що обирають листя дерев на основі їждобувної поведінки; крім того, вона є також членом гільдії птахів, що гніздяться у дуплах у силу гніздових вимог. Хоча у цьому випадку п'ять видів птахів харчуються комахами, кожен вид ловить комах, які відрізняються розмірами і таксономічним положенням. Таксономічні категорії комах, що поїдають ці п'ять видів, перекриваються, однак кожен вид спеціалізується на певному таксоні. Розміри жертв повністю перекриваються, але середнє значення дисперсії в них різні, принаймні в деяких випадках. Дослідник Рут виявив також, що для птахів цих видів характерні три типи їждобувної поведінки: 1) збирання комах із поверхні листя, коли птах пересувається по твердому субстраті; 2) збирання комах з поверхні листя на хисткому субстраті; 3) ловля літаючих комах.

12.1. ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕЯКИХ ФОРМ ПОВЕДІНКИ ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ ІСНУВАННЯ (АДАПТИВНА ПОВЕДІНКА)

У 1880 р. Г. Спенсер припустив, що суб'єктивне переживання задоволення і болю розвинулося у тварин для того, щоб допомогти їм вибирати відповідні незаселені місця і умови життя. Хоча добре відомо, що дикі тварини виявляють явні переваги відносно певних місцепроживань, це ще не означає, що для вибору місцепроживання їм необхідні суб'єктивні відчуття. Проте якщо дивитися на це з погляду еволюції, можна чекати, що перевага тваринами тих або інших місцепроживань забезпечує їм певне благополуччя. Що стосується домашніх або лабораторних ліній тварин, то тут зв'язок між умовами, які вони вибирають, і їх загальною пристосованістю не так різко виражений. Проте якщо надати цим тваринам можливість вибору, то за їх поведінкою можна, мабуть, одержати цілком розумну емпіричну оцінку ступеня їх благополуччя в даних умовах (R. Dawkins).

Цінність такого підходу можна проілюструвати широковідомими етологам прикладами.

■ Уряд Сполученого Королівства створив комітет, який повинен був визначити, наскільки добре утримуються домашні тварини у тваринницьких господарствах інтенсивного типу. У свою чергу комітет рекомендував не використовувати у клітках батарейні підлоги, зроблені з тонкого шестигранного дроту. Комітет вважав, що стояти на такій підлозі курям незручно (Д. Мак-Фардленд). Проте коли курей піддали перевірці у тесті на перевагу між цим типом підлоги і підлогою, зробленою за рекомендацією комітету з товстої прямокутної металевої сітки, дослідники знайшли, що птахи віддають перевагу підлозі з тонкого шестигранного дроту. Як показали фотографії, зроблені з нижнього боку підлоги, перетинки з тонкого дроту дають більше опори для лап курки.

М. Доукінс (M. Dawkins) у численних експериментах досліджувала, яким умовам заселення віддають перевагу домашні птахи. В одному з експериментів вона надавала курям можливість вибирати між кліткою у закритому пташнику і відкритим вольєром у саду. Коли птахи добиралися по коридору експериментальної установи до Т-подібного розгалуження, вони бачили з одного боку вольєр у саду, а з іншого – внутрішність пташника з клітками. Кури мали нагоду вибрати ті або інші умови. Перш ніж повторити тест, птаха протягом п'яти хвилин тримали у тій обстановці, яку вона вибрала. Ті кури, які до експериментів містилися у вуличних вольєрах, вибирали вольєри вже у перших тестах. Інші, які раніше жили у клітках на птахофабриці, спочатку віддавали перевагу звичній обстановці клітки, проте, у міру багатократного повторення тестів, починали віддавати перевагу вольєру. Звідси витікає, що якщо незадовго до чергового експерименту кури мали хоча б короткочасний досвід перебування у зовнішньому вольєрі, цього було досить, щоб змінити їх вибір у тесті на перевагу.

Тести на перевагу уразливі для критики. Річ у тому, що на вибір тварин впливає ціла низка різних чинників. Так, на перевагу тих або інших умов заселення можуть впливати генетичні чинники, імпринтинг, ступінь знайомства тварини з умовами, які пропонуються, або пам'ять про ті умови, у яких перебувала тварина останнім часом. Генетично зумовлені відмінності можна досліджувати, тестуючи різні генетичні лінії домашніх тварин. Ранній досвід тварин може довго впливати на перевагу тих або інших умов існування, але якщо дослідження проводяться на домашніх тваринах, то цей вплив можна контролювати. При проведенні експериментів, заснованих на реакції вибору, необхідно переконатися, що тварини знайомі з альтернативами, які їм також пропонуються. Багато тварин уникають нових і незнайомих ситуацій. Абсолютно очевидно, що вони цілком можуть віддати перевагу варіанту умов, який їм уже знайомий. Фермери іноді говорять, що їх вихованцям, мабуть, подобаються умови утримання, тому що, коли випустити їх на свободу, вони повертаються назад. Це нагадує міркування, що деякі люди вважають за краще сидіти у в'язниці, тому що після тривалого утримання

їм важко пристосуватися до життя на волі. Проблема полягає в тому, щоб зрозуміти, яким чином взаємодіють між собою ступінь знайомства тварини із ситуацією і її життєвий досвід, одержаний у недавній час. На початку експериментів вибір тварини може визначатися тим, в якій обстановці вона перебуває останнім часом. Проте така перевага може бути дуже недовгою, як в описаному вище випадку з курми, утримуваними у клітках.

Тести на перевагу піддавалися критиці ще і тому, що вони не враховували різниці між перевагою, яка виявляється протягом короткого інтервалу часу, і стійкою, довготривалою перевагою. М. Dawkins показала, що кури вважають за краще увійти до гнізда-пастки, аби знести яйця, навіть незважаючи на те, що у результаті їм доводиться декілька годин просидіти взаперті без доступу до їжі. Переважне ставлення до гнізда настільки сильне, що така поведінка повторюється день за днем. Проте оцінити такого роду явища можна тільки з урахуванням альтернатив, що є у тварини. Яким чином розподілила б тварина свій час, якби могла вибирати між різними «режимами» дня? Можна чекати, що у дикій природі тварини організують свій щоденний розпорядок життя якнайкращим можливим чином. Проте перебудова з одного розпорядку дня на інший може відбуватися поволі. У тварин є як короткочасний, так і довготривалий механізми пристосування до змін навколишнього середовища, і їх вплив на поведінку виявляється достатньо складним. М. Dawkins припустила, що вимірювання «еластичності» поведінки допоможе подолати ці труднощі. Можна стверджувати, що перевага, яка проявляється тваринами в умовах певного тиску середовища, даватиме надійніші результати, ніж вибір під впливом дозвольного капризу. Домашні тварини звичайно не випробовують тих часових і енергетичних обмежень, які впливають на поведінку диких тварин. Тому слід було б, мабуть, створити такого роду «тиск обставин» при проведенні тестів на перевагу.

■ Хатня миша залежно від умов заселення та існування може утворювати угруповання з різним територіальним розподілом (І. Хохлова). Загальноприйнята думка про те, що формування структури угруповань хатньої миші і підтримка їх стійкого існування відбувається на основі агресивних форм поведінки самців. З метою з'ясування ролі агресивності у формуванні того або іншого типу угруповань мишей попарно садили на нейтральній території та проводили порівняльний аналіз агресивних форм поведінки самців, вилонених з різних місць існування: місто, селище і відкриті стації.

У ранніх працях Золотарьова у міських хатніх мишей було виявлено 25 характерних елементів агоністичної поведінки, що поділяються на три категорії: 1) пряма агресія; 2) конфліктна поведінка (коли звірі не можуть виділити домінуючу особину); 3) підпорядкування. У ході порівняльного аналізу

максимальний набір усіх форм агоністичної поведінки знайдений у «міських» угрупованнях мишей. Особливо яскраво у цих тварин була виражена пряма агресія. У самців хатньої миші, що мешкає у відкритих стаціях, форми прямої агресії, як правило, відсутні. Спостерігається переважання реакції уникнення.

Ті ж закономірності знайдені й при кількісному порівнянні прояву окремих форм агоністичної поведінки, виявлені достовірні відмінності за рівнем прояву агресії у «міських», «селищних» і «степових» мишей.

Виходячи зі сказаного, можна припустити, що висока агресивність хатньої миші є результатом поширення цієї форми поведінки в умовах великого скупчення звірів при малому об'ємі середовища. Під об'ємом середовища у даному випадку розуміють вірогідність уникнення особин одна одною (кількість притулків, можливість вертикальних переміщень і т. д.). Іншими словами, чим більший об'єм середовища, тим менша можливість зустрічі звірів на одній території, тим меншою виявляється агресія.

У період осінніх міграцій у будинки ця форма поведінки починає інтенсивно розвиватися у зв'язку з необхідністю зайняття території та її подальшого захисту від «прибульців». У цей час в угрупованнях хатніх мишей індивідуальні ділянки не виділяються. Спостерігаються лише безладні переміщення особин по території об'єкта, часті агоністичні контакти. Навіть у денний час можна спостерігати переслідування прибульців осілими тваринами. У самок, навіть в осілих, спостерігається розлад астрального циклу, що веде до порушення розмноження.

Надалі відбувається поступовий розподіл особин, які утворюють так звані «домашні» угруповання, що являють собою систему індивідуальних ділянок дорослих самок, які з певною частотою відвідуються самцем-засновником і які не перекриваються. Молоді миші залишаються на території матері, але в подальшому у них також починають виділятися індивідуальні ділянки, що контролюються самцем-засновником. Відмічають, що ступінь перекриття останніх залежить від об'єму середовища. Характерною межею таких угруповань є інтенсивне розмноження, що призводить до сильного збільшення численності тварин у весняний період за рахунок підростаючого молодняку. У цей час агресивність, імовірно, є одним з основних чинників, що сприяє виселенню особин у відкриті стації, які характеризуються більшим об'ємом середовища.

Просторова структура осілого населення «бур'янових» (так само як і «степових») угруповань є системою індивідуальних ділянок дорослих самок та ділянок самців, які сильно перекриваються. Використання самцями однієї і тієї ж ділянки відбувається завдяки уникненню зустрічей між ними шляхом розходження у часі їх активності. Молодняк якийсь час приурочений до ділянок матері, однак із досягненням статевої зрілості гризуну починають розповсюджуватись усе ширше і йдуть з ділянок.

Що стосується «міських» угруповань, то у даних умовах, імовірно, йде постійний направлений відбір у бік підвищення рівня агресивності при мінімальній об'ємі середовища. Таким чином. різні умови середовища визначають розвиток відповідного рівня агресивності, який, у свою чергу, зумовлює формування різних типів внутрішньопопуляційних відносин.

Географічна мінливість. Дослідження географічної мінливості є одним із найважливіших завдань при вивченні еволюції і видоутворення у тварин. Це важливо для використання поведінкових ознак як показників спорідненості або з діагностичною метою, а також воно сприятиме розумінню процесів мікроеволюції.

■ Для експериментів були взяті тварини (східноєвропейська полівка), відловлені у п'яти географічних пунктах: Бауському районі Латвії, поблизу р. Пушкіна Ленінградської області, у Бобровському районі Воронежської області, в околицях р. Абакан Красноярського краю і біля селища Урда Уральської області. Т. Зоренко і К. Захаров установили, що найменшою індивідуальною мінливістю вирізняються уральські полівки, найбільшою – воронезькі. При цьому орієнтовно-дослідницька і соціальна поведінка східноєвропейської полівки з п'яти популяцій якісно не розрізняються. Дивергенція поведінки полівок із різних географічних точок відбувається за рахунок невеликих кількісних змін окремих ознак. Причому ці зміни не мають якої-небудь строгої залежності. У першу хвилину в незнайомій обстановці східноєвропейська полівка демонструє стан переляку (характеризується високою руховою активністю). Більшою мірою це проявляється у латвійських і красноярських полівок, а меншою – у воронезьких і уральських. Поступово первинна реакція змінюється дослідницькою поведінкою. Адаптація в незнайомій обстановці та її освоєння у полівки відбувається досить швидко, особливо у красноярської і латвійської популяціях. Красноярські так само характеризувалися мінімальною емоційністю. В уральських полівок адаптація до стресової ситуації відбувається дещо повільніше, а емоційність – вища, ніж у попередніх.

За результатами парного садіння тварин відмічається тенденція до невеликого посилення агресивності полівок із крайових ареалів порівняно з воронезькою, що перебуває в центрі ареалу. Зростає відсоток негативних контактів і відповідне зниження позитивних контактів у полівок із крайових популяцій, за винятком уральської. Особини останньої демонструють помітно більше пізнавальних елементів, що дещо міняє співвідношення негативних і позитивних контактів у поведінці полівок.

Географічна мінливість соціальної поведінки східноєвропейської полівки, очевидно, може бути пов'язана з різним ступенем внутрішньопопуляційної толерантності, що визначає розподіл особин по території. Особливості соціальної поведінки і рівень агресивності полівок, імовірно, залежать від щільності населення, відмінної на периферії ареалу і в його оптимумі (Громов, Поляков). Аналіз величини відмінності між вивченими популяціями полівок дозволяє виділити дві особливості в характері мінливості поведінки. По-перше, ступінь відмінностей популяцій не залежить від відстані, що розділяє їх. Будь-який ступінь віддаленості популяцій призводить до накопичення дрібних відмінностей за ознаками поведінки. По-друге, відмінність між воронезькою, з одного боку, і пітерською, латвійською, красноярською популяціями, з іншого, в середньому більша, ніж між трьома останніми популяціями окремо. Уральська популяція відокремлюється відносно решти. Відмінності, відмічені для крайових популяцій, вказують на специфіку умов заселення полівок на периферії і в оптимумі ареалу.

Автори зазначають, що у східноєвропейській полівки рівень мінливості ознак соціальної і дослідницької поведінки невисокий, що може пояснюватися відсутністю значущих ізолювальних перешкод між популяціями даного виду. Не вдається виділити єдиний географічний градієнт мінливості поведінкових показників.

Дослідники К. Михальцов, Т. Щербакова вивчали поведінку телят у різних екологічних зонах: у радгоспі «Делійський» Долинського району Сахалінської області (клімат морський-мусонний) і в радгоспі фірми «Сад» Чебоксарського району Чуваської автономної республіки (клімат помірно-континентальний). Для дослідів були відібрані дві групи по 10 телят чорно-строкатої породи у віці двох місяців.

Установлено, що при згодовуванні різних кількостей кормів телята, яких вирощували в умовах морського-мусонного клімату, поїдають більше і більше витрачають часу на поїдання. Дані добових дослідів про вплив часу доби на харчову поведінку телят показали, що телята вранці поїдають кормів менше, ніж увечері, незалежно від екологічних зон утримання. У телят, яких вирощували в умовах морського-мусонного клімату, жуйні періоди триваліші, частота скорочень рубця і число актів ковтання були більшими порівняно з телятами, яких вирощували в умовах середньої смуги. Вивчення поведінки телят чорно-строкатої породи за харчовими і руховими реакціями в різних екологічних зонах показало, що телята вранці на сон витрачають більше часу, ніж у вечірню пору, але бігають і ходять майже однаковий час.

Направлена зміна поведінки диких тварин. Антропогенне перетворення територій у сучасних умовах часто відбувається швидше, ніж розвиток у тварин пристосувальних поведінкових реакцій до нових чинників середовища. Уявляється реальною направлена зміна поведінки деяких видів диких тварин, що забезпечує їм існування в угіддях, перетворених діяльністю людини (О. Гарбузов, В. Валькович).

■ Серед плазунів (ящірки, черепахи), за даними В. Бахарєва, більш адаптованою на площах, яких торкнулася господарська діяльність людини, опинилася гадюка, що зумовлено її поведінкою і присмерковою активністю в літній період. Вона швидко освоює вали на осушених торф'яниках, але з їх знищенням змії гинуть. Вуж швидко заселяє нові стації (огорожені ділянки: метеостанції, посадки) і віддає перевагу зонам із мінімальним контактом з людиною. Осушення територій негативно позначається на чисельності живородної ящірки, але густина поселення прудкої ящірки починає зростати. Прудку ящірку можна віднести до синантропних видів. Вона швидко реагує на умови середовища, що змінюються.

В умовах практично повного використання земель дрохва стала гніздитися на полях сільськогосподарських культур, на парах (Т. Пономарьова). Цікаво, що в агроценозах дрохва дуже часто вибирає місця, не аналогічні типовим природним біотопам, а прямо протилежні їм – на голій ріллі. Значна частина гнізд дрохви у Саратовській області розташовується на полях, підготовлених для сівби ярових культур, де до часу відкладання яєць немає ніякої

рослинності. Навіть за наявності цілих ділянок, що збереглися, дрохва в даний час віддає перевагу для гніздування полям. Таким чином, у наявності стійка трансформація поведінки дрохви, викликана корінними змінами, деградацією типових місць існування виду. Можна припустити, що дрохву привертає ґрунт, позбавлений рослинності, у зв'язку з його кращим прогріванням і швидшим обсиханням весною. Можливо також, що дрохви здатні екстраполювати умови на час появи пташенят, коли на полях ще немає високих ярових культур, поза сумнівом, більш сприятливі для виводків, ніж густі, непрохідні, темні чагарники озимих. У Поволжі дрохви починають гніздування у кінці квітня – на початку травня, тобто ще до передпосівної обробки ґрунту. В результаті багатократної машинної обробки полів гине понад 80 % гнізд дрохви. Проте з року в рік і навіть у той же самий рік, після загибелі кладки, дрохви продовжують гніздитися на полях ярини.

У зв'язку з приуроченістю гнізд до полів, які весною стають придатними для гніздування пізніше, ніж цілина, відбулися зміни фенології розмноження виду. Так, відмічено зсув термінів прильоту і початку гніздування птахів з початку на кінець березня і квітня відповідно.

У поведінці дрохви, яка насиджує, найбільш характерні висока щільність насидження і диференційоване ставлення до об'єктів небезпеки, що наближаються. Найдовірливіше птахи ставляться до тракторів, підпускаючи їх упритул до гнізда. Вершника на коні дрохва підпускає на 50–100 м, машинам і пішим людям довіряє менше, при цьому вона відходить від гнізда на 150–200 м. Інтервал може мінятися залежно від ступеня «розсидженості» самки. Довірливість дрохви, що гніздиться – явище вимушене. Його можна розглядати як пристосування до існування в умовах антропогенного ландшафту і яке можливе завдяки пластичності поведінки птахів. У зграї дрохви більш обережні. Машину вони підпускають, як правило, не ближче ніж на 300–350 м, після чого починають тікати. За словами місцевих жителів, дрохви абсолютно не бояться верблюдів, підпускаючи їх упритул не тільки до гнізда, а і до зграї.

При полоханні дрохв із гнізда з яйцями відволікальних демонстрацій не спостерігалось. Якщо птах покидає кубло, то спочатку він іде пішки і на безпечній відстані від гнізда злітає. Якщо ж птах підпускає близько до гнізда, то злітає відразу, нерідко окропляючи яйця рідким послідом. Злякані квочки звичайно незабаром повертаються до гнізда і, якщо кладка ціла, продовжують насиджування. Проте найчастіше численні граки встигають розкльовати зашишену квочкою кладку до її повернення.

Ефективність біотехнічних заходів, що забезпечують кращі умови існування тварин, пов'язана зі звиканням і спадкоємністю у передачі навиків іншим членам популяції.

■ Установлено (О. Гарбузов, В. Валькович), що європейські косулі охоче користуються громіздкими підгодівчими спорудами і концентруються навколо них узимку. Косулі в Сибіру до останнього часу уникали штучних споруд, що ускладнювало організацію їх підгодівлі. Багато видів качок, які хоча б раз гніздилися у штучних кублах, надалі віддають перевагу їм, а не природним.

Така адаптація поведінки до біотехнічних заходів відбувається повільно. Спочатку заселення штучних кубел водоплавними інтенсивніше у тих випадках, коли вони максимально нагадують природні. Надалі птахи починають більшою мірою займати нетипові споруди (тесові будиночки, гнізда на палях). Молодняк, виведений у таких кублах, імпринтує їх і в подальшому прагне використовувати аналогічні споруди для розмноження.

Адаптація до біотехнічних заходів відбувається швидше, якщо тварини якийсь час утримувалися у неволі і менше бояться людей та штучних споруд, що зводяться ними. Успіх акліматизації більшості видів копитних із використанням утримання їх у місцях випуску багато в чому зумовлювався змінами в поведінкових реакціях тварин, які відбувалися у період тісних контактів із людиною. У несприятливі періоди існування тварини «йшли на контакт» із людиною, що створювало можливість охороняти їх. Важливо зазначити, що така «довіра» не має характеру постійного нахлібництва і обмежується не тільки певними вузькими періодами року, а і територіями. Наприклад, канадські казарки, що беруть підгодівлю з рук, за межами відведених для цього ділянок залишаються обережними і не підпускають людину на близьку відстань. Північнокавказькі фазани, виведені у штучних умовах Майкопського фазанарію, змогли акліматизуватися у Нижньо-Кундрецькому мисливстві завдяки пристосованості до використання штучної підгодівлі та напувалок. Широке розселення фазанів по мисливських господарствах світу далеко за межами природного ареалу багато в чому зумовлене використанням для цієї мети штучно виведених птахів.

Вирощування молодняку в штучних умовах пов'язане з постійним контактом його з людиною. Після випуску в природу у таких птахів або ссавців зникають тривожні реакції на наземних і повітряних ворогів (С. Фокін). Птахи та ссавці, випущені в мисливські угіддя, піддаються значному винищуванню хижакими, а полювання на дичину, що збереглася до відкриття полювання, втрачає спортивний інтерес: птахи не намагаються сховатися при появі мисливця. Завдання дослідників – розробити спеціальну методику вирощування молодняку з метою вироблення у нього «дикого» стереотипу поведінки.

■ Так, С. Фокіним у першій серії експериментів після переведення качат у вольєри (у семиденному віці) були сформовані дві групи. З першою групою контакт був обмежений: у вольєри входили тільки для заміни води і наповнення годівниць, при цьому птахів відганяли у кут вольєра. З другою групою, навпаки, контакт був посиленіший: експериментатор довго перебував у вольєрі та був присутній при годуванні качат. Проте після випуску в природу поведінка цих двох груп качат практично не відрізнялася. І ті, й інші не боялися людей і не реагували на хижаків, незважаючи на обмеження спілкування з людьми у процесі вирощування.

У другій серії експериментів відразу після вилуплення качата були розділені на п'ять груп. Першу групу качат з першого дня утримували у звичайних

умовах (у контакті з людиною). Друга група була ізольована від людей тільки на «чутливий» період (перші 7 днів), а далі їх утримували, як і першу. Третя група була ізольована від людей весь час до випуску в природу. Ізоляція досягалася утриманням качат спочатку в завішаних матерією клітках-брудерах, а пізніше у вольєрах, закритих із боків рубероїдом, що виключало візуальний контакт пташенят із людьми. Під час годування і заміни води в клітках качата бачили лише руки експериментатора. Зміна води і наповнення годівниць у вольєрах (третя група) проводилися після попереднього загону пташенят у криті приміщення. Четверта група каченят утримувалася у контакті з людьми, але в спеціальній клітці з басейном. П'ята група – у закритій рубероїдом клітці з басейном без «спілкування» з людьми.

Після випуску в природу качата першої та четвертої груп залишалися ручними. Качата другої групи в природних умовах проявляли яскраво виражену негативну реакцію на людину лише на близькій відстані (не ближче 10 м). На наближення мисливця реагували повільним відходом по воді. Друга група вела відкритий спосіб життя на водоймищах, на хижаків і постріли з рушниці не реагувала. Іншою поведінкою відрізнялися третя і п'ята групи, що були ізольовані від людей на весь період вирощування. Ці качки характеризувалися поведінкою, наближеною до «дикого» стереотипу: на появу людей реагували втечею на водоймища, така ж реакція спостерігалася на постріли і появу хижаків. Характерно, що в перші дні після випуску в угіддя качата цих двох груп боялися всіх пролітаючих крупних птахів (у тому числі чапель, граків, чайок), але надалі (через 5–7 днів після інтродукції) вони починали вибірково реагувати на пернатих хижаків і зозуль (що мають схожість із яструбом). Ці качата вели в природі прихований спосіб життя, перебуваючи велику частину світлого часу доби в чагарниках прибережної рослинності й очеретах. П'ята група качат була більш «дикою», ніж третя, оскільки її ізоляція від людини була повнішою, ніж при вольєрному утриманні.

Ця серія експериментів показала, що «чутливий» період онтогенезу хоча і виконує визначальну роль у формуванні подальших реакцій птахів на людину, але не є єдиним чинником становлення стереотипу поведінки. Великого значення набувають ті умовні зв'язки, які виникають у процесі «навчання» молодняку в перші два місяці життя (до підйому на крило). Якщо в основі позитивної реакції на людину у качат першої і четвертої груп лежить імпринтинг, то відсутність чітко вираженої тривожної реакції у качок другої групи можна пояснити умовно-рефлекторними реакціями, що виникли у процесі вирощування їх людьми. Третя і п'ята групи качат відрізнялися від справжніх диких родичів більш загальмованою реакцією втечі від людини і хижаків. З метою ліквідації цього була поставлена третя серія експериментів. Качата були поділені на групи: 1 – звичайне вирощування, 2 – ізоляція на перший тиждень життя, 3 – ізольоване вирощування до випуску в угіддя. Всім трьом групам, що утримувалися у вольєрах, були проведені спеціальні сеанси «лякань». Через кожні два дні качатам демонструвалися записи пострілів з мисливської рушниці і високоінтенсивні модульовані сигнали типу сирен. Демонстрація пострілів і сирен супроводжувалася переслідуванням качат у вольєрі і викликала паніку всіх пташенят. Вже в процесі лякань відмічалася підвищена лякливості другої і особливо третьої групи качат порівняно з першою. Після

випуску в природу качата третьої групи практично не відрізнялися поведінкою від диких родичів: швидко тікали (відлітали після підйому на крило) при появі людей, пірнали при пострілі з рушниці, тікали і затаювалися при появі хижаків, вели надзвичайно прихований спосіб життя. У той же час «лякання» практично не вплинуло на качат першої групи, а реакції качат другої групи були схожі з реакціями третьої групи попередньої серії експериментів.

Таким чином, вирощування молодняку качок, призначених для випуску в природу і полювання, повинне включати ізоляцію від людей упродовж всього періоду вирощування з акцентом на перші дні життя пташенят, а також необхідне проведення «лякань» у поєднанні з пересліданням птахів людиною і створенням ситуації «паніки» у молоднякових вольєрах. Це викликає різке зниження порогу тривожних реакцій птахів, що випускаються в природу, наближаючи його до порогу диких птахів.

Як було зазначено раніше, при зміні умов існування у багатьох видів відбувається коректування стереотипу поведінки, причому чим вища екологічна валентність виду, тим швидше відбувається процес пристосування.

■ Звичайно глухарі в маловідвідуваних угіддях півдня області Томська вилітають на піски і галечники для збирання гастролітів рано вранці і лише зрідка деякі особини – увечері. У місцях же інтенсивного полювання на них, зокрема на дорогах, виліт глухарів для збирання гастролітів можна спостерігати протягом усього дня, птахи частіше піднімають голову для огляду, менше проводять часу на місцях годування. При появі перших ознак рухомого транспорту часто не злітають, а відбігають убік від дороги і затаюються (В. Лялін).

Деякі воронові при інтенсивному винищуванні і розоренні гнізд стали влаштовувати їх у місцях, явно недоступних людині: сороки – на деревах, що затоплюються водами, дрозди-горобинники – на деревах без сучків, тільки у верхівках.

Птахи і звірі в антропогенному ландшафті при підвищеному занепокоєнні та переслідванні активно використовують для свого укриття нетипові місця: приміром, вали, в яких нерідко рятуються від мисливців тетеруки, борсуки, зайці, лисиці, а іноді навіть глухарі і рябчики. Зайці при тривалому їх переслідванні в лісових угіддях іноді біжать у бік населеного пункту і затаюються в бур'яні недалеко від будинку, всього у 30–40 м від прив'язаних собак. Такі форми поведінки виявляються, як правило, вельми ефективними.

Відмічене дуже швидке пристосування деяких видів тварин до розпізнавання небезпеки з боку рухомих транспортних засобів. Так, лосі ще недавно майже зовсім не реагували на літаки, зараз у місцях, де проводиться відстріл тварин із вертольотів, при появі літака у паніці біжать від нього. Так само чинять качки відносно катерних човнів, тетеруки – відносно автотранспорту, вовки і лисиці – відносно снігоходів.

Відмічені своєрідні прийоми полювання хижих птахів і сов, що мешкають поблизу населених пунктів, на напівдиких голубів і дрібних ссавців, концентрація яких буває особливо значною на тваринницьких фермах.

Зібрані матеріали дозволяють зробити висновок, що у більшості широко розповсюджених видів процес пристосування до нових умов середовища на перших порах відбувається за рахунок «незвичайних» поведінкових реакцій, які все ж таки лежать у межах норми реакції виду.

Про нові риси поведінки воронових птахів у антропогенних ландшафтах Ставропольського краю повідомляється у доповіді А. Хохлова. В умовах інтенсивної господарської діяльності людини спостерігається зміна стереотипу гніздування цих птахів. Так, близько 5–10 % галок кублиться у нішах залізобетонних опор ліній електропередач, де одна пара поселяється на відстані 60–80 м від іншої, тоді як звичайно у подібних місцях через обмеженість простору для розміщення гнізд більше однієї пари загніздитися не може. До 50 % галок під гніздування освоїли сільськогосподарську техніку: у шнеках силосних і зернозбиральних комбайнів, що мають конструкцію на зразок дупла в природі. Сороки при великій кількості деревної рослинності по берегах водоймищ, розташованих у населених пунктах і поблизу них, і при значному пресі з боку людини успішно обживаються в очеретяних чагарниках, споруджуючи гнізда між стеблами очерету.

Масові скупчення воронових (грак, сіра ворона, галка) утворюються і в сільськогосподарських ландшафтах. У період стійкого сніжного покриву міські популяції годуються харчовими відходами на звалищах (рис. 12.1.1).



Рис. 12.1.1. Їдальня воронових

■ Про подібну форму поведінки східної чорної ворони згадують С. Липін, В. Сонін, Ю. Дурнев. Для міста це явище має велике значення, оскільки воно отримало ще одного санітара, який очищує вулиці від харчових відхо-

дів, трупів птахів та гризунів, що загинули. Але поява у місті нового представника орнітофауни потребує уваги медико-санітарної служби через можливість розповсюдження воронами збудників хвороб людини та їх переносників. Сільські популяції годуються силосною масою, кукурудзою та іншими кормами. Усі вороніві у сільськогосподарських ландшафтах переходять на харчування масовими шкідниками різних культур, концентруючись особливо у великих кількостях на полях у другій половині літа, де спільно виловлюють хлібних жужелиць, клопів-черепашок, бурякових довгоносиків, гусениць совок та інших шкідників. Влітку на зрошуваних полях, особливо багаторічних трав, де, як правило, вища чисельність мишоподібних гризунів, вороніві полюють на них. Грак і сіра ворона при цьому навчилися як присаду використовувати стріли-опори працюючих дощувальних агрегатів.

За свідченням вівчарів, сіра ворона і сорока нападають на ягнят, що ослабли і відстали від стада, а іноді і хворих овець, викльовуючи при цьому очі і кругові м'язи очей. Успішність нападу складає до 5–10 % і стосувалися тих тварин, які напевне були приречені на загибель.

Вплив екопатогенних чинників середовища на поведінку тварин. У результаті господарської діяльності людини на внутрішніх водоймищах формуються нові, не властиві даному водоймищу, екологічні умови або спостерігаються значні зміни цих умов у місцях існування риб під впливом низки антропогенних чинників (регулювання рівня, хімічне і механічне забруднення, суднопластво, лісосплав, спорудження ліній електромереж). Незважаючи на різкі зміни середовища існування, деякі види риб зуміли відносно швидко адаптуватися до умов безперервної антропогенної дії і збільшити свою чисельність.

■ Метою досліджень А. Гусара та А. П'янова було вивчення адаптивного комплексу поведінкових реакцій ляща, що зумовлює розподіл цього виду у водосховищі у період нагулу в умовах сильної антропогенної (суднопластво, залпові скиди промислових відходів, рибальство) дії.

Дослідження показали, що угруповання ляща локалізовані в районах місцевих розширень акваторії водосховища, які територіально включають затоку і частину відкритої акваторії. Однією з важливих пристосувальних особливостей поведінки ляща, яка дозволила виду освоїти значні акваторії відкритої частини водоймища, є активне використання рельєфу берегової лінії і дна як укриття від несприятливих умов. Дослідження показали, що райони локалізації нагульних скупчень ляща характеризуються, з одного боку, наявністю зон підвищеної біопродуктивності, а з іншого – природних притулків (острови, протоки, глибоководні жолоби, ями, затоки). Встановлено, що у разі погіршення погодних умов (посилення вітрових діяльності), нагульні скупчення ляща йдуть у зони застою вод. При цьому першими в укриття переміщуються риби старших вікових груп, що мають вищу вгоданість. За наявності в районі нагулу декількох притулків кожен з них використовується як укриття від несприятливих умов певними віковими угрупованнями ляща.

12.1. Порівняльна характеристика деяких форм поведінки залежно від умов існування (адаптивна поведінка)

Не менш важливим поведінковим пристосуванням даного виду є вибір місць нагулу на значному віддаленні від зон прояву активної діяльності людини. Матеріали досліджень свідчать, що райони нагулу ляща приурочені до лівого берега і розташовуються на відстані 100–1 000 м від судноплавних трас. Місця локалізації ляща старших вікових груп розташовуються на значно більшій (у 2–4 рази) відстані від судноплавних трас, ніж молоді.

Специфічний характер розподілу різновікових угруповань ляща щодо судноплавного фарватеру пояснюється тим, що оборонна реакція статево-зрілих риб на шуми суден і активні знаряддя лову виражена значно сильніше, ніж у молоді. Встановлено, що проходження судна по курсу викликає зменшення улову ляща втричі–вчетверо, при цьому чисельність статево-зрілих риб в улові знижується у 5–7 разів, тоді як кількість молодих – тільки у 1,2–1,5 рази. Лівобережна приуроченість локальних угруповань ляща цілком з'ясовна з погляду антропогенної дії, яка найсильніше виявляється у правобережній частині водосховища.

Адаптивною реакцією ляща на пониження рівня води в період нагулу є вихід молодших вікових груп риб із заток з багатою кормовою базою в глибоководну руслову частину водосховища. Так, наприклад, результати контрольних тралень, виконаних у районі гирла однієї з найкрупніших заток на початку серпня в умовах різного рівня води, показали, що збільшення рівня води на один метр підвищує у 4–5 разів чисельність риб, що виходять із затоки.

Праці А. Лук'янової, С. Сидорова, О. Фролової присвячені експериментальному вивченню впливу токсичності водного середовища на оптомоторну реакцію (ОМР) риб – безумовнорефлекторну, зоровозумовлену форму поведінки, що добре виражені у багатьох видів риб. Досліди проводилися на цьоголітках і однолітках лускового коропа *Cyprinus carpio* L. і дорослих особинах чорноморської смариди *Spicara smaris* (L.).

Досліджувався вплив на ОМР таких токсикантів: фенол, хлорофос, поліхлорпілен, трифенілохлорид, хлориста ртуть і дисперсант корекситу 9527, а також стічних вод комплексного складу нафтопереробного заводу. Було встановлено, що присутність у воді токсичних речовин призводить до ряду зрушень в оптомоторній реакції дослідних риб порівняно з контрольними. Отруєні риби гірше залучаються в ОМР, їм потрібно більше часу для здійснення реверсу при різкій зміні напряму обертання ширми, значно частіше у них спостерігаються зсуви при безперервному русі за ширмою. Найчіткіше порушення ОМР виявлялися у швидкісних характеристиках; під дією токсичних речовин збільшується час проходження рибою одного обороту в кільцевому акваріумі установки при фіксованій швидкості обертання ширми, що відповідає «крейсерівській» швидкості руху риб даного виду в природних умовах. Кількість та інтенсивність порушень залежить від концентрації токсиканта та тривалості його дії. Чим вищою була концентрація, тим сильніше було виражене пригнічення швидкості. При порогових і близьких до порогових концентраціях найбільшій відхиленню від контролю відмічалися зазвичай у перші години токсикозу (2–8 години). Короп більш резистентний до дії токсикантів, ніж смариди. Порогові концентрації для всіх речовин, окрім фенолу, визначе-

ні за погіршенням швидкісних характеристик риб, у 10–100 разів нижчі, ніж відповідні їм значення санітарно-гігієнічних гранично допустимих концентрацій. При цьому для ртуті порогова концентрація була нижчою за відповідне значення рибогосподарських ГДК.

Отже, проведене А. Лукьяновою, С. Сидоровим, О. Фроловою дослідження показало, що забруднення водного середовища токсичними речовинами у сублетальних концентраціях може призвести до істотних порушень оптомоторної реакції риб, що є біологічно важливою формою поведінки.

Деякі організми є вельми чутливими до несприятливих змін середовища існування. Зміна однієї або декількох поведінкових реакцій свідчить про несприятливу дію навколишнього середовища на організм. У зв'язку з локальним характером забруднень водоймищ нафтопродуктами і деякими важкими металами особливий інтерес становить вивчення здатності гідробіонтів знаходити й уникати цих токсикантів.

Так, наприклад, двостулкових моллюсків можна з успіхом використовувати у системах біологічного тестування навколишнього середовища. Їх поведінкові реакції (рухи стулок) легко піддаються об'єктивній реєстрації. Моллюски доступні, добре утримуються в акваріальних умовах, володіють високою чутливістю до дії несприятливих чинників. Оскільки у двостулкових моллюсків реєстрація стану стулок дає інтегральну інформацію про всю життєдіяльність тварин, це має перспективи у вивченні впливу різних біотичних та абіотичних факторів середовища.

■ Двостулкові моллюски як фільтрувальні організми складають важливий компонент прибережних екосистем. Їх життєдіяльність має істотне значення в очищенні води. Тому всі чинники, що впливають на періодичну активність двостулкових моллюсків, на їх поведінку, впливають і на екосистему в цілому. Для об'єктивного вивчення поведінки моллюсків зручно реєструвати рухи стулок раковини, які відображають багато типів активності моллюсків. Була розроблена багатоканальна установка, що дозволяє тривало реєструвати у групі моллюсків такі рухи в акваріальних і природних умовах. Разом із цим проводилися дослідження із застосуванням методів нейрофізіології для з'ясування локалізації і функцій структур, що сприймають зовнішні подразники.

А. Карпенко, А. Тюрин та А. Морозов проводили досліди на дорослих особинах приморського гребінця і мідії Грея. Встановлено, що рухова активність моллюсків зростає з підвищенням температури. Різкі коливання температури супроводжуються короткочасними сплесками рухової активності.

При пониженні солоності (норма 32 ‰) гребінець і мідія демонструють різні поведінкові реакції. Так, при швидкості пониження солоності у мідії ізолювальний рефлекс (закриття стулок) настає при 19 ‰. Гребінець при тій же швидкості пониження солоності, при значеннях 28–26 ‰, проявляє реакцію уникнення – стрибки. У міру подальшого пониження солоності його рухова активність спадає до нуля при 22–20 ‰. Отже, у гребінця основна поведін-

кова адаптація до дії несприятливих чинників середовища – реакція уникнення, у мідії – ізолювальний рефлекс.

При зниженні концентрації кисню в середовищі з 5,6 до 4 мл/л гребінці спочатку проявляють реакцію уникнення, яка при зниженні вмісту кисню переходить у «реакцію вентиляції» – швидким закриттям і відкриттям стулок моллюски проганяють воду через мантийну порожнину. По мірі зниження вмісту кисню аж до 0,5 мл/л частота таких рухів зростає. У мідії гіпоксія викликає ізолювальний рефлекс при концентрації кисню в середовищі близько 3 мл/л.

Вираженого добового ритму рухової активності, пов'язаного з природним фотоперіодом, у цих моллюсків не знайдено.

Деякі поверхнево-активні речовини в низьких концентраціях (0,1–1,0 мг/л) викликають характерні зміни поведінки моллюсків (аномальне збільшення рухової активності і направлену реакцію уникнення з малим латентним періодом у гребінців, періодичні реакції ізоляції у мідій), відмінні від реакцій на інші несприятливі чинники: зменшення солоності або гіпоксію.

Встановлено (А. Стадниченко та співавт.), що моллюски добре пристосовуються до слабких розчинів фенолу (50 мг/л), в яких залишається незмінною їх рухова, харчова і статева активності. При вищих концентраціях токсиканта в моллюсків спостерігається ряд координованих м'язових дій, що мають яскраво виражену цілеспрямованість (сприяють покиданню несприятливого середовища). Брюхоногі моллюски прямують вгору по стінках місткостей, у напрямі їх горловини, навколо яких вони розташовуються щільним кільцем в урізі води. Прагнення залишити отруєне середовище виявляється тим сильнішим, чим вища концентрація токсиканта. Наприклад, при концентрації фенолу 100–300 мг/л підвищення рухової активності *L. auricularia* відмічено через 15, а *P. corneus* – через 30 хв від початку експерименту. При концентрації вище 400 мг/л аналогічна реакція реєструється вже у перші 15, а при концентраціях, відповідних LD_{100} , – у перші 5–10 хв.

Крупні двостулкові моллюски, не здатні пересуватися без субстрату, висуюють між стулками ногу, роблячи при цьому безуспішні спроби опинитися за межами отруєного середовища. Таким чином, у моллюсків хімічний подразник (фенол) впливає на органи хімічного відчуття – осфрадії і викликає точно передбачені рухові реакції м'язів ноги. Подальша експозиція моллюсків у розчинах токсиканта супроводжується прогресуючим розслабленням м'язів ноги. При концентрації фенолу 100 мг/л у *L. auricularia* це спостерігається через 2, у *P. corneus* – через 3, а у *S. ponderosum* – через 4 години від початку експерименту. У більш концентрованих розчинах ця реакція реєструється значно раніше вказаних вище термінів. Надалі тварини виявляються нездатними до пересування через розлиті набряки ноги. М'язи останньої до цього часу повністю втрачають здатність реагувати на механічне подразнення.

Під впливом фенолу змінюється харчова поведінка брюхоногих моллюсків. Тварини продовжують харчуватися тільки в тих розчинах, концентрація токсиканта в яких не перевищує 50 мг/л. Вищі концентрації фенолу пригнічують харчову активність як *L. auricularia*, так і *P. corneus*.

Шкідлива дія фенолу виявляється також у порушеннях статевої поведінки цих гідробіонтів. Серед брюхоногих молюсків відсутні копулюючі особини, затримується процес відкладання яєць, а у самок двостулкових молюсків, що перебувають на стадії зябрової вагітності, реєструються випадки абортів великих порцій яєць.

Із швидких фізіологічних реакцій прісноводних молюсків на фенольне забруднення особливо яскраво виражена посилена екскреція слизу епітелієм покривів тіла, спрямована на оберігання їх від шкідливої дії цієї токсичної речовини. У *L. auricularia*, поміщених у розчин фенолу (100–300 мг/л), широкий шар густого прозорого слизу реєструється уже через 45 хв, у *U. rostratus* та *C. ponderosum* – через 1–1,5 год, тоді як у *P. corneus* він з'являється значно пізніше – через 2–5 год з моменту початку експерименту.

Експерименти з дослідження поведінки риб та ракоподібних проводили С. Черкашин, В. Терновенко на установці, що створює і підтримує різку межу між токсикантом і чистою водою, які подаються з протилежних боків. Подібний тип градієнта полегшує орієнтацію риб і чітко зберігається. Встановлено, що молодь риб при короткочасному експерименті уникає сублетальних рівнів міді, цинку і фенолу, але не уникає токсичних концентрацій нафтопродуктів. Ракоподібні, порівняно з мальками, уникають важких металів та нафтопродуктів при рівнях, коли концентрації токсикантів дещо перевищують фонове значення. Напевне, в основі реакції уникнення лежить хеморецепція, оскільки позбавлені антенул мізиди переставали уникати розчинів цинку.

Реакція уникнення, проявляючись в основному при мінімальних токсичних рівнях забруднювачів, як правило, наростає з підвищенням концентрації токсиканта і збільшенням тривалості його дії. Проте при високих концентраціях фенолу здатність ракоподібних уникати забрудненої зони порушується. Ефективність реакції уникнення цинку і розчинних нафтопродуктів зростає при збільшенні температури розчинів.

На порогові концентрації впливає і вік тварин. Дволітки триголкової колюшки уникають 5 мг/л цинку, а сьоголітки – лише тоді, коли його концентрація перевищує 9 мг/л. Молодь мізид уникає розчинів цинку також значно гірше, ніж статевозрілі самки. При температурі 18,5 °С вона не уникає 0,5–25 мг/л фенолу, а крупніша молодь починає уникати цього при 1 мг/л. Проте вже подача 10 мг/л знижує уникнення до кінця експерименту.

Отримані результати показали, що реакція уникнення може бути з успіхом використана як критерій стану водних організмів.

Нами було встановлено, що у щурів, яких напували водою з р. Жовтої (м. Жовті Води, Україна), підвищувалася рухливість, яка при тестуванні у «відкритому полі» виражалася у тенденції до зростання загальної горизонтальної активності та у зменшенні тривалості завмирання на одному місці (рис. 12.1.2 а).

У тварин, що вживали воду з місць збереження радіоактивних відходів (хвостосховища «Р» у районі м. Жовті Води) психоемоційний патерн поведінкових реакцій проявлявся у вірогідному зменшенні кіль-

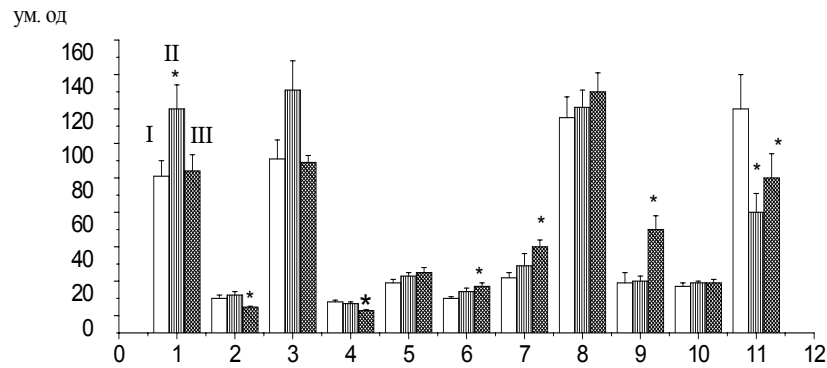
кості та частоти відвідування внутрішніх квадратів, збільшенні кількості стійок та грумінгів, підвищенні тривалості останніх. Оскільки ця вода не має повної характеристики, складно судити про вплив на організм тих чи інших її токсичних компонентів. Тому доцільно було дослідити окремо вплив фізичних та хімічних чинників на показники поведінкових реакцій. Після низькоінтенсивного субхронічного опромінення в дозі 0,15 Гр підвищилася як горизонтальна (за рахунок кількості відвідувань зовнішнього і внутрішнього поля), так і вертикальна (за рахунок збільшення кількості стійок та грумінгів) рухова активність тварин, що проявлялося у 1,5-разовому зростанні загальної локомоторної активності (рис. 12.1.1 б).

Разом зі збільшенням кількості зростає і частота відвідувань щурями внутрішнього поля, підвищилася кількість відвіданих нірок. Отримані дані наводять на думку про розвиток активації процесів у ЦНС тварин, що підлягали опроміненню у дозі 0,15 Гр, і свідчать на користь теорії гормезису.

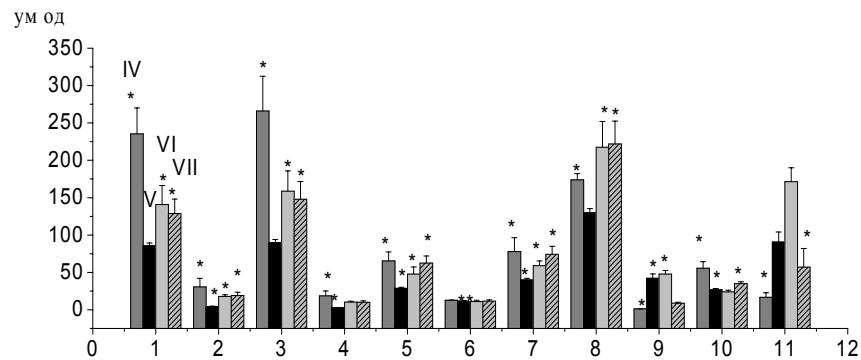
Дослідження поведінкових реакцій тварин після субхронічного опромінення у більш значній дозі (0,25 Гр) показало, що у цих щурів відмічається вірогідне зменшення кількості та частоти відвідування внутрішніх квадратів, вертикальної активності та кількості відвіданих нірок. Тобто у цілому картина була дуже подібною до тієї, що спостерігалася у тварин, які вживали воду з хвостосховища.

Як відомо, збільшення вертикальної активності та кількості відвіданих нірок характеризує підвищену чутливість опромінених тварин до фактора новизни. Але якщо це одночасно супроводжується зменшенням кількості і частоти відвідування внутрішнього поля та збільшенням кількості та тривалості актів грумінгу, то отримані результати свідчать про підвищення рівня тривожності в експериментальних тварин. Додатково звертає на себе увагу факт суттєвого збільшення тривалості актів грумінгу, що свідчить про нестабільний емоційний стан тварин.

У припіднятому восьмипроменевому радіальному лабіринті вивчали швидкість утворення умовного харчового рефлексу та проводили оцінку короткотривалої пам'яті за показником корисної дії (ПКД). Встановили, що при виконанні завдання тваринам контрольної групи і тваринам, що були опромінені у дозі 0,15 Гр, знадобилося на вироблення харчового умовного рефлексу всього чотири спроби, у той час як опроміненим (у дозі 0,25 Гр) щурам – сім, що вказує на погіршення короткочасної пам'яті у тварин під впливом низькоінтенсивного опромінення. Отже, отримані дані свідчать, що при низькоінтенсивному опроміненні в дозі 0,15 Гр спостерігається стимулювальний ефект, на відміну від інгібувального – у діапазоні більш високих доз. Взагалі отримані результати свідчать про розвиток процесів збудження та активації



а



б

Рис. 12.1.2. Показники поведінкових реакцій щурів у відкритому полі

Результати тестування контрольних тварин (а, I), а також тих, що вживали: II – воду з р. Жовтої; III – з хвостосховища «Р»; тих, що були опромінені у дозі 0, 15 Гр (б, IV); у дозі 0, 25 Гр (V); що вживали суміш солей важких металів (б, VI); що перебували під дією радіаційно-хімічних факторів (Б, VII); 1, 2 – кількість відвіданих зовнішніх та внутрішніх квадратів, 2 – кількість відвіданих внутрішніх квадратів, 3 – загальна горизонтальна активність, 4 – частота відвідування внутрішніх квадратів, 5 – кількість стійок, 6 – кількість актів грумінгу, 7 – загальна вертикальна активність, 8 – загальна рухова активність, 9 – тривалість актів грумінгу, сек; 10 – кількість нірок, 11 – тривалість замирання тварини, сек.

Достовірні відміни від контролю: * – $P \leq 0,05$, кількість тварин у I, IV–VII групах $n = 20$, та у II і III групах $n = 10$.

12.1. Порівняльна характеристика деяких форм поведінки залежно від умов існування (адаптивна поведінка)

процесів у ЦНС тварин, що зазнали низькоінтенсивного опромінення в малих дозах.

Разом із високою загальною руховою активністю поведінка тварин, що отримали надлишок важких металів, відрізнялася також більшим часом замирання на одному місці (рис. 12.1.2 б). Отже, отримані результати свідчать про розвиток процесів невротизації, але при цьому внаслідок гіперактивності тварин цієї групи відбувається виснаження нервових центрів, що відображається в подовженні періодів нерухомості щурів, необхідних для відновлення стану ЦНС.

Тваринам, які вживали суміш солей важких металів, як і опроміненим, знадобилося сім спроб для формування позитивного харчового умовного рефлексу. Зниження рівня ПКД та його хвильовий характер, збільшення кількості помилок у щурів свідчать про відсутність у них чітко визначеної стратегії руху, яка притаманна контрольним тваринам. Це візуально спостерігається у метушливому переміщенні дослідників тварин з одного променя в інший. Отже, вплив суміші металів викликає погіршення просторової орієнтації тварин, подовження латентного періоду утворення умовного рефлексу, зниження ефективності виконання завдання. Це вказує на погіршення здатності тварин до навчання та їх короткотривалої пам'яті.

Дослідження комплексного впливу радіаційно-хімічних факторів показали, що поведінка цих щурів у незнайомому відкритому просторі характеризується підвищеною невпорядкованою, метушливою активністю (рис. 12.1.2 б). Отримані дані є свідченням активації нервових процесів на рівні ЦНС і зниження відчуття страху у тварин, що перебували під комплексною дією чинників. Слід зазначити, що 40 % тварин експериментальної групи при формуванні умовного рефлексу у восьмипроменевому радіальному лабіринті не виконали завдання. В основній масі щурів, що перебували під дією радіаційно-хімічних факторів, цей рефлекс можна вважати сформованим на п'яту спробу, тоді як у контрольних тварин – на четверту. Велика кількість помилок (повторні заходи у лабіринти) свідчила про низьку ефективність виконання завдання і погіршення пам'яті у щурів, які перебувають під комплексним впливом екопатогенних чинників.

Отже, поведінка тварин значно змінюється в умовах антропогенного тиску. Зміни можуть призводити як до загибелі виду і до розвитку пристосувальних реакцій при освоєнні нових ареалів існування, так і до появи нових форм поведінки, нетипових у «дикій» природі, але які не виходять за рамки реакцій, притаманних даному виду. Крім того, спостерігаючи за поведінковими реакціями тварин, можна судити про антропогенний тиск на довкілля. У цьому плані велике значення мають індикаторні організми.

ПІСЛЯМОВА

Питання про цілісність поведінки і комплексність її вивчення. Практичне значення етології

Підводячи підсумок, хотілося б звернутися до роботи співробітника Харківського державного університету А. П. Кропивного. Він відзначив, що вивчення поведінки є досить складним питанням. Тут необхідно враховувати взаємозв'язки філогенезу й онтогенезу поведінки, а також ті характеристики, які зумовлені детермінованою багатогранністю, пов'язаною з реакціями організму залежно від різних внутрішніх і зовнішніх стимулів.

З погляду багатопричинності цілісної поведінки необхідно використовувати комплексний метод у її вивченні, який включає:

1. Екологічні обґрунтування поведінки в широкому аспекті – від зміни добового ритму під впливом умов існування до змін у реакціях залежно від пресу антропогенного чинника.

2. Етологічні дослідження, пов'язані з вивченням природжених (інстинктивних) форм поведінки.

3. Фізіологічні дослідження – комплекс лабораторних дослідів, спрямованих на вивчення лабільності і консерватизму в поведінці, заснованих на внутрішньовидових і міжвидових особливостях виникнення і угасання орієнтовного, умовного і екстраполяційного рефлексів. Необхідний математичний аналіз і кількісна характеристика реакцій. В даному випадку це фізіологічний критерій виду.

4. Зоопсихологічний напрям – комплекс лабораторних експериментів, спрямованих на вивчення здібності до навчання. Дослідження емоцій у тварин. Встановлення причин відмінностей у проявах агресивності, активно- і пасивнооборонних реакцій в одного виду тварин тісно пов'язане з фізіологічними дослідженнями і математичним аналізом.

5. Генетичні дослідження – вивчення генетичного коду близькоспоріднених видів і генотипу особин даного виду з метою пояснення відмінностей і початкових форм поведінки в онтогенезі і філогенезі.

Найскладніші і різнобічні форми адаптивної поведінки генералізуються в екстремальних або близьких до них умовах середовища і навпаки. У цьому зв'язку спрощена поведінка напів- і одомашнених тварин цілком закономірна і її можна пояснити.

Фізіолого-зоопсихологічні експерименти, пов'язані з вивченням навчання екстраполяційних і орієнтовних рефлексів показали, що ці рефлексії мають загальну безумовнорефлекторну основу, а ступінь екстраполяції залежить від екології виду (А. Кропивний) і ускладнення морфологічної організації мозку (Крушинський).

Численні експерименти дозволяють створити математичні моделі поведінки деяких видів птахів та тварин, моделі, що частково відображають видовий стереотип, але далеко не вичерпують всю його складність. Тільки комплексність у дослідженнях дозволить вирішити це питання.

Практичне значення етології полягає в управлінні поведінкою тварин. У цьому плані існує декілька напрямів прикладного характеру: впровадження біотехнічних та екологічних систем управління поведінкою птахів та тварин, розробка практичних рекомендацій для сільськогосподарства, боротьба зі шкідниками сільськогосподарства, управління поведінкою сільськогосподарських тварин та підвищення чисельності популяцій.

Так, проблема управління поведінкою птахів тісно пов'язана з інтенсивним освоєнням навколишнього середовища, створенням гігантських агроценозів, з розвитком промислового птахівництва. Високо оцінюючи корисну екологічну роль птахів у природних співтовариствах, слід підкреслити, що у певних умовах і збиток, що завдається ними, може досягати високих розмірів (А. Тихонов). Об'єктами пошкодження, що викликаються птахами, служать створені людиною технічні пристрої, конструкції, матеріали і сільськогосподарська сировина. Зростання швидкостей і обсягів перевезень у сучасній авіації зробило птахів небезпечними для повітряних суден. Подальше вдосконалення технологічних процесів у птахівництві, включаючи механізацію і автоматизацію ряду трудомістких ручних операцій, вимагає розробки і впровадження ефективних способів управління поведінкою масових скупчень сільськогосподарських птахів.

На сучасному етапі направлений контроль за поведінкою птахів розглядається як проблема, рішення якої пов'язане з використанням біотехнічних і екологічних систем управління. У біотехнічних системах роль посередника між людиною і природними популяціями (або масовими скупченнями сільськогосподарських птахів) виконують технічні пристрої, здатні за заданими програмами впливати дистантно (або контактно) дії поведінку птахів.

Специфічні природжені реакції, наявність «чуттєвих» періодів відображення акустичних подразників з ефектом післядії, що полегшує вироблення умовних рефлексів, визначають важливість вивчення раннього онтогенезу як відправної ланки при розробці направлених способів управління поведінкою сільськогосподарських птахів. Прикладом конкретних біотехнічних систем у промисловому птахівництві служить електронний комплекс «Сигнал» (Тихонов, Мусаєв, Гуцев). Основу комплексу складають радіоелектронні пристрої «Синхротемп», «Діа-

пазон» і «Бройлер». Використання системи «Синхротемп» у цехах інкубації дозволяє прискорити і синхронізувати вилуплення курчат. При цьому досягається загальне скорочення періоду інкубації і процесу вибирання молодняку з інкубаторів, що приносить відчутний економічний ефект. Напівавтоматичний радіоелектронний визначник статі «Діапазон» усуває працевістки ручні операції і травматизм добових курчат, підвищує продуктивність праці. Акустичний стимулятор зростання «Бройлер» використовується у цехах вирощування молодняку курей м'ясних порід. Основне його призначення – збільшення збереження молодняку, середньодобового приросту маси і загального виходу м'ясної продукції.

Біотехнічні системи управління поведінкою птахів дають можливість істотно інтенсифікувати штучне розведення дичини (Тихонов, Фокін). Розроблено звукові засоби управління «руховими реакціями птахів», що забезпечують їх швидке збирання і необхідні переміщення у вольєрах. Встановлено, принципову можливість акустичної стимуляції шлюбної поведінки птахів, що розводяться у неволі. Показано, що одночасно акустична стимуляція сприяє підвищенню яйценосності і заплідненню.

Одержано позитивні результати при використанні біотехнічних систем (комплекс акустичних і оптичних подразників) для захисту врожаю від птахів на виноградниках і плантаціях кісточкових культур (Джаббаров, Тихонов) із профілактичною метою на розподільних енергопідстанціях (Тихонов) і аеродромах (Джаббаров, Тихонов та ін.).

Етологічні системи управління поведінкою засновані на ретельному вивченні зв'язків птахів із господарськими територіями й об'єктами у різні сезони року, на аналізі структури харчових ланцюгів конкретного природного співтовариства. Екологічна система управління та контролю за чисельністю птахів на аеродромах включає заходи, спрямовані на створення екологічної «непривабливості» території, ліквідацію місць, зручних для гніздування; вибір якнайменше привабливого рослинного покриву, виключення посівів зернових культур у найближчих околицях. Наприклад, ефективним етологічним засобом зниження концентрації птахів на аеродромах є культивування на газонах льотного поля верблюжої колючки (Джаббаров, Тихонов). Гострі і довгі шпильки цього напівчагарника служать механічною перешкодою при збиранні корму комахоїдними птахами. Вузьке «листя» рослини не створює тіні, а при сильному вітрі не забезпечує належного укриття. Всі ці чинники не сприятливі для розмноження комах і, як наслідок, хаші верблюжої колючки рідко відвідуються птахами. При використуванні біотехнічних систем для відлякування птахів на виноградниках і у садах вели-

кого значення набуває і екологічний чинник – наявність інших джерел корму. Посадка другорядних у господарському відношенні культур, що відволікають птахів, значно підвищує ефективність захисних заходів (Джаббаров, Тихонов). Поєднання біотехнічних і екологічних прийомів забезпечує необхідну рівновагу між господарською діяльністю людини і птахами.

Останнім часом успішно розвиваються дослідження з етологічної діагностики комах. Вони показують, що поведінка комах відображає їх фізіологічний стан і може використовуватися для діагностики їх виживання. Роботи в цьому напрямі уявляються актуальними, оскільки облік етологічних індикаторів виживання шкідливих комах дозволить успішніше вирішувати питання про доцільність проведення хіміобробок насаджень, щадити навколишнє середовище від забруднень залишками пестицидів і уникати «бумеранг-ефекту». Н. Лобаченко були проведені дослідження з виявлення етологічних показників, що характеризують здатність до виживання капустяної совки – дуже поширеного шкідника сільськогосподарських культур. Установлено, що кожен етап онтогенезу гусениць характеризується своїм комплексом етологічних показників: для гусені молодшого віку характерні висока рухова активність і наявність різноманітних характерних поз, старші гусениці менш рухомі й характерні пози у них зустрічаються рідше. Різноманітність поведінкових актів із віком гусениць зменшується. Смертність гусениць капустяної совки вища у ранньому та пізньому віці.

Рухова активність гусениць усіх віків, що не дожили до стадії імаго, виявилася вищою, ніж у тих, що нормально перетворилися на лялечку, а у подальшому – на метеликів.

Пояснити одержані закономірності (взаємспецифічність деяких із розглянутих компонентів харчової поведінки і стану життєздатності гусені) можна таким чином: підвищена рухова активність пов'язана з підвищенням енергетичних витрат гусениць, невідновлення яких призводить до їх загибелі; часте і тривале перебування личинки комахи в характерній позі, що не має відношення до вибору корму і живлення, може бути результатом конфлікту спонук до виконання несумісних актів поведінки, що також призводить до пригнічення важливих для виживання актів поведінки і загибелі організму.

Отже, харчова поведінка гусениць капустяної совки може служити одним із показників стану їх життєздатності і її треба враховувати при вирішенні питання про доцільність проведення хімічних обробок сільськогосподарських угідь.

Н. Кокін пропонує досліджувати питання управління поведінкою сільськогосподарських тварин з позицій концепції системогенезу. Су-

часний аспект популяризації цієї концепції припускає єдиний погляд на весь цикл розвитку тварини від зачаття до смерті як на послідовне включення і виключення функціональних систем організму. Включення у функцію таких природжених систем як гомеостатична, харчова, оборонна, комфортна, групова, статева поведінка, відбувається гетерохронно. Отже, будь-яка природжена функціональна система має вегетативну і поведінкову ланки.

Залежно від ступеня зрілості системи вона піддається тиску навколишніх чинників середовища на ранішому або на пізнішому етапі розвитку. Спрямовано впливаючи на організм, можна уповільнити або прискорити розвиток різних аспектів його поведінки. Так, оборонна функціональна система може не розвиватися у спілкуванні з людиною і виявлятися у вигляді окремих реакцій при надсильних подразниках. Поведінкові особливості, пов'язані з режимом годування, значно легше переробляються у 1–2-місячних тварин, ніж у 5–6-місячних. Кожна функціональна система (наприклад, харчова) проходить ряд періодів розвитку. В ембріональний період відбувається формування морфофункціональної основи системи, в період першого вступу до функції після народження і першого отримання підкріплення відбувається імпринтування обстановки і параметрів результату. Подальше збагачення акцептора результату дії відбувається за рахунок навчання. Наступним етапом є автоматизація окремих ланок системи.

Другим принциповим положенням концепції популяції системогенезу є методологічний підхід. Дослідження ведуться при поєднанні фізіологічних і етологічних методів в умовах вільної поведінки за природного утримання. Використовуються телеметричні методи реєстрації вегетативних показників: дихання, рухи, електрокардіограми при синхронному запису по радіозв'язку репертуару поведінки. У цьому дослідженні об'єктами були лосята, маралята, ягнята і лошата з моменту народження до одного року життя.

По-третє, кожна особина розглядається як самостійна біологічна одиниця, що постійно контактує з матір'ю та іншими особинами. При цьому чітко виявляються особливості природженої групової поведінки (маралята, ягнята) та індивідуальної (лосята). Виявлені ритуальні форми взаємодії особин і відповідні їм вегетативні показники. Показано, що при мінімальних відстанях між особинами відбувається синхронізація його вегетативних ритмів. На підставі одержаних даних можна виробити практичні рекомендації з виховання молодняку сільськогосподарських тварин.

ВАЖЛИВІ ДАТИ В ІСТОРІЇ ЕТОЛОГІЇ (за О. Гороховською)

Рік	Подія
	I. Передісторія: формування дослідницької галузі «поведінка тварин», створення основних концепцій і моделей, поєднання яких дало «програму Лоренца–Тінбергена»
VII ст.	Етологом «називали актора, що зображав, часто за допомогою пантоміми, людські характери» (Гороховська, 1998: 11)
1898	Чарльз Уїтман (<i>Charles Whitman</i>) уперше використовує термін « поведінка тварин » в його сучасному розумінні як фундаментальний аспект, що охоплює всі форми активності тварини, або якусь її <i>структурну</i> частину.
1899	Психолог Уїльям Макдагелл (<i>William MacDougall</i>) створив метафоричну модель інстинктивної поведінки, яка потім буде сприйнята К. Лоренцом.
1908	Фон Юксул (<i>von Uexull</i>) уводять поняття умвельта (<i>der Umwelt</i> , німий, «зовнішній світ», «навколишнє середовище» в значенні тих чинників, сигналів, дій ззовні, які значущі для даної тварини в даний момент її активності). Це – початок розуміння тварини як <i>активного суб'єкта</i> поведінкового процесу, що сприймає дії ззовні суто вибірково, спрямовано «інтерпретує їх» за допомогою природжених схем реагування . Їх вивчення складе основу дослідницької програми Лоренца і Тінбергена.
1911	Оскар Хейнрот (<i>Oskar Heinroth</i>) визначає етологію як вивчення «мови і ритуалів» тварин, об'єднаних ним у понятті « система комунікації »
1911	О. Хейнрот увів поняття <i>arteigene Triebhandlung</i> (« власлива виду імпульсна поведінка ») або «видоспецифічна природжена координація дій») і тим конкретизував розуміння поведінки, що стало специфічним знаком порівняльної етології. Це уявлення про значущі елементи поведінки як про специфічні структури, що виділяються у діяльності тварин. Повний розрив етології з традиційним розумінням поведінки тварин як зовнішнього прояву «звичок», «інстинктів», «душевної діяльності» тощо, тобто евфемізмів для позначення психічного.
1914	Стаття Джуліана Хакслі (<i>Julian Huxley</i>) про шлюбну поведінку чомги (<i>Podiceps cristatus</i>). Хакслі ввів поняття ритуалізації, показавши, що точна координація соціальної поведінки тварин у співтовариствах здійснюється за допомогою сигналів, що символізують цілком певну форму поведінки (Huxley, 1914). Тим самим демонстрація намірів тварини перетворюється на знак, що вказує на можливість розвитку поведінки обох учасників у наступні моменти процесу (Bartley, 1995; Лоренц, 1998).
1918	Уїльям Крейг (<i>William Craig</i>) пропонує метафоричну модель інстинктивного акту. Відповідно до неї реалізація інстинкту в специфічній по-

ВАЖЛИВІ ДАТИ В ІСТОРІЇ ЕТОЛОГІЇ

	ведінці тварини проходить у два етапи. Перший – « <i>апетитна поведінка</i> », пов'язана з пошуком потрібних стимулів, друга – <i>консуматорний акт</i> – виконання інстинктивної дії під впливом відповідної стимуляції. Після успішного консуматорного акту тварина відходить від дії даних стимулів до пошуку наступних, пов'язаних із реалізацією поведінки вищого рівня ієрархії, або переходить у стан, що надалі знову змінюється апетитною активністю і т. д. Етологи використовували схему Крейга, додавши, що певна поведінка <i>типологічно визначена</i> , має характерну форму, специфічну для виду.
1936	Європейські зоологи все частіше зупиняються на вивченні складної видоспецифічної поведінки тварин у природному середовищі. Для повного опису видоспецифічної поведінки Г. МакКінк (G. MakKink) запропонував поняття «етограма».
II. «Класична етологія»	
1935	Конрад Лоренц (Lorenz, 1935) увів поняття «релізерів», «ключових подразників» і «природжених схем», «ключових стимулів». У тварин чи птаха на цей ключовий стимул виникає точна і «автоматична» відповідь у вигляді типологічно певної інстинктивної дії (природженої координації). Введено поняття інстинктивної дії як базове для досліджень видоспецифічної поведінки. Лоренц поклав початок дослідженням поведінки як окремого феномену, що стосується швидше морфології виду, ніж фізіології і психіки особини. Також наведено концепцію імпринтингу як поведінки, проміжної між інстинктом і навчанням.
1937	Праці Лоренца «Про формування поняття «інстинкт» (Uber die Bildung des Instinktbegriffes) і «Про поняття інстинктивної дії» (Uber den Begriff der Instinkthandlung) (Lorenz, 1937). Знехтувано рефлекторне трактування інстинкту на користь метафоричної моделі, заснованої на схемі У. Крейга.
1939	«Порівняльне вивчення поведінки» (Vergleichende Verhaltensforschung) К. Лоренца (Lorenz, 1939). Обґрунтовано можливості порівняльно-етологічного аналізу «морфології поведінки» у рішенні таксономічних, філогенетичних і теоретико-еволюційних питань на прикладі демонстрацій та інших інстинктивних актів близьких видів птахів. Показано, що всякий видовий репертуар територіальних або шлюбних демонстрацій уже сам по собі є набором ізольованих елементів (ознак), які можна прямо використовувати для порівняння. Розвиваючи погляди О. Хейнрота і Ч. Уйтмана на видоспецифічну поведінку, Лоренц описав основні модули еволюції форми і функції інстинктивних дій (у першу чергу ритуалізованих демонстрацій) у філогенетичних лініях – рядах близьких форм. Це дало початок порівняльній етології (comparative ethology) – дисципліни більшою мірою еволюціоністської, ніж поведінкової.

ВАЖЛИВІ ДАТИ В ІСТОРІЇ ЕТОЛОГІЇ

1940	Ніко Тінберген сформулював поняття зміщеної активності (Die Übersprungbewegung). Зміщені і переадресовані дії разом із рухами наміру – головні джерела ритуалізованих демонстрацій хребетних
	(Tinbergen, 1940). Далі всі подібні рухи і дії тварини, що безпосередньо виражають мотиваційний конфлікт «усередині» особини» або її амбіції зовні (тому схильні до перетворення на демонстрації в ході ритуалізації), одержали назву переддемонстрацій. Згідно з моделлю конфлікту мотивацій Н. Тінбергена (Tinbergen, 1959), ритуалізовані демонстрації вже виражають даний конфлікт символічно, через що і є сигналами.
1948	«Соціальні релізери й експериментальні методи їх вивчення» Ніко Тінбергена (Social releasers and the experimental method required for their study», Tinbergen, 1948) – перший виклад методів постановки експериментів, що дозволяють відповісти на питання про потенційну функцію інстинктивних дій тварин (чи є вони релізерами? Якщо так, яка їх дія як ключових подразників?) і методів аналізу результатів цих експериментів. Робота лягла в основу подальших досліджень сигнальної функції і комунікативного ефекту таких соціальних релізерів як ритуалізовані демонстрації та/або ексцесивні структури хребетних (гребені, вирости, прикрашальне пір'я і ін.).
1950	«Порівняльний метод у вивченні природженої поведінки» Конрада Лоренца (The comparative method in studying innate behaviour patterns). Перший систематичний виклад етологічної теорії, включаючи «психогідравлічну» модель інстинктивного акту. Квінтесенція морфологічного підходу до поведінки (Lorenz, 1950).
1950	У праці «Ієрархічна організація нервових механізмів, що забезпечують інстинктивну поведінку» (The Hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour) Н. Тінберген запропонував ієрархічну схему організації інстинкту, виходячи з попередньої схеми ієрархічної організації видоспецифічної поведінки взагалі (Tinbergen, 1942, 1950).
1951	«The study of Instinct» Н. Тінбергена – перше всеосяжне керівництво з «класичної» етології.
III. «Сучасна етологія»	
Характеризується відсутністю загальноетологічної парадигми: у 1970–1980-х роках «класичні» концепції були піддані гострій критиці і фактично зараз забуті, хоча прийнятної альтернативи так і не було висунуто, «наукової революції», що виводить із кризи, так і не відбулося. Одні автори характеризують сучасний стан етології як період концептуальної кризи (Панів, 1983), інші – як період плюралізму концепцій і методів, коли співтовариство етологів об'єднується не парадигмою, а загальною темою досліджень (за Холтоном), так би мовити, однією структурою проблемного поля.	

У ситуації концептуальної кризи порівняльної етології «морфологічний підхід до поведінки» відійшов повністю на задній план. У «сучасній етології», на відміну від «класичної», при дослідженні сигнальних систем і «мови» тварин домінують пояснення протилежного типу. Вони звертаються до «мотивації», «інтелекту» і «психіки» тварин, тобто до власних і при цьому внутрішніх характеристик особини, які можуть бути досліджені лише за зовнішніми проявами, тобто не цілком об'єктивно.

Цей процес концептуальної підміни розгортався із середини 1970-х років. Уже в капітальній праці Роберта Хайнда «Поведінка тварин» (1975) у наочному покажчику відсутні «релізери», і «ключові стимули», і «природжені координації», зате збережені «природжений механізм», «гидравлічна модель мотивації» і «конфлікт мотивацій». На межі «класичної» і «сучасної» етології у пошуках кращих схем для пояснення етології перейшли від сигналів або ключових подразників зовнішнього світу тварини (Umwelt) до параметрів стану її внутрішнього світу (Innerwelt).

ТЛУМАЧНИЙ СЛОВНИК ДЕЯКИХ ТЕРМІНІВ

Павловський умовний рефлекс

На початку 1900-х років російський фізіолог І. П. Павлов провів серію дослідів на собаках, продемонструвавши механізм умовного рефлексу. У голодного собаки, який побачив їжу, виділяється слина. Під час кожного годування звучав дзвінок, і врешті-решт слина у собаки починала виділятися при одному тільки звуку, оскільки він був привчений співвідносити дзвінок із появою їжі. Виділення слини собакою на їжу – це безумовний рефлекс, а виділення слини по дзвінку – результат навчання, або умовний рефлекс. Відкриття І. Павлова, назване класичним зумовленням, залишило такий глибокий слід у психології, що вироблення умовного рефлексу стало ледве не синонімом навчання. І. Павлов знайшов також, що деякі умовні рефлекси можуть поширюватися на суміжні галузі (генералізуватися); з іншого боку, можна виробити здатність тонко розрізняти (диференціювати) схожі стимули. Відкриття орієнтовного рефлексу, або рефлексу «що таке?» – також заслуга І. Павлова.

Пам'ять

Пам'ять тісно пов'язана з навчанням. Еббінгауз, наприклад, вважав матеріал вивченим, якщо його вдавалося відтворити без помилки. Психологи виділяють два види пам'яті: короткочасну, яку ми використовуємо, коли запам'ятовуємо номер телефону лише для того, щоб зразу ж його набрати, і довготривалу, потрібну для таких цілей, як оволодіння масивом професійних знань. Оскільки короткочасна пам'ять швидко вгасає, сліди в пам'яті з часом зникають, якщо не закріплюються повторенням. Довготривала пам'ять потребує періоду консолідації, перш ніж матеріал зможе бути збережений надовго. Передбачається, що консолідація включає перебудову нервових мереж, в результаті якої утворюються енграми – структурні сліди пам'яті в мозку. Згідно з гіпотезою М. Познера, енграми з часом руйнуються, тобто пам'ять угасає спонтанно. Деякі дослідники розглядають пам'ять як тричленну структуру, додаючи до згаданих вище фаз «середньочасову» пам'ять. Короткочасна пам'ять діє впродовж секунд і хвилин, середньочасова – близько двох годин, після чого функціонує довготривала пам'ять.

Теорія зв'язків Е. Торндайка

Засновник теорії навчання Е. Торндайк розглядав свідомість як систему зв'язків, що об'єднує ідеї за асоціаціями. Чим вищий інтелект, тим більше число зв'язків він може встановити. Як два основні закони навчання Е. Торндайк запропонував закон вправи і закон ефекту. Згідно з першим, чим частіше якась дія повторюється, тим глибше вона «відбивається» у свідомості. Закон ефекту свідчить, що зв'язки у свідомості встановлюються успішніше, якщо реакція на стимул супроводжується заохоченням. Для опису значущих асоціацій Е. Торндайк використовував термін «приналежність»: зв'язки легше встановлюються, коли об'єкти ніби

належать один одному, тобто взаємозалежні. Навчання полегшується, якщо матеріал, що заучується, осмислений. Е. Торндайк сформулював також концепцію «поширення ефекту» – готовності засвоїти відомості з областей, суміжних із уже знайомими областями. Е. Торндайк експериментально вивчав розповсюдження ефекту з метою визначення, чи впливає навчання якогось предмета на засвоєння іншого – наприклад, чи допомагає знання старогрецької класики при підготовці майбутніх інженерів. Виявилось, що позитивне перенесення спостерігається лише у випадках, коли сфери знання перекриваються. Навчання одного виду діяльності може навіть перешкоджати оволодінню іншим («проактивне гальмування»), а знову освоєний матеріал здатний іноді руйнувати щось уже вивчене («ретроактивне гальмування»). Ці два види гальмування є предметом теорії інтерференції при запам'ятовуванні. Процес забування якогось матеріалу пов'язаний не тільки з часом, а і з впливом інших видів діяльності.

На межі XIX–XX століть американський психолог **Едуард Торндайк** [1874–1949] сформулював ряд емпіричних узагальнень:

«Закон готовності або установки: попередня готовність до акту (у простому випадку, стимул-реакція) підвищує задоволення від його виконання.

Закон використання (практики): акти або асоціації, які використовуються (повторюються), тим самим посилюються (зміцнюються) порівняно з тими, які не використовуються.

Закон вправи: за інших рівних умов повторення акту сприяє навчанню і полегшує подальше виконання акту.

Проте у пізніших роботах Е. Торндайк наводив приклади ситуацій, коли повторення однієї і тієї ж дії абсолютно нічого не навчає людину: наприклад, випробовуваний повинен був 3 000 разів намалювати із закритими очима лінію завдовжки 4 дюйми. Зроблений Е. Торндайком висновок можна назвати **законом даремності повторення** («самого по собі»): «Повторення одних і тих же ситуацій саме по собі виробляє так мало змін в людській психіці, як приблизно повторення однієї і тієї ж депеші на дроті змінює природу цього дроту».

Закон частоти: за інших рівних умов, чим частіше акт повторюється, тим швидше відбувається навчання цього акту. (Неважко помітити велику смислову близькість трьох законів: використання, вправи і частоти.)

Закон ефекту: пов'язаний з актом задоволення, що підсилює, а незадоволення ослаблює зв'язок між стимулом і реакцією.

Слід додати, що навчання Е. Торндайк розуміє як установлення і зміцнення зв'язку між стимулом (ситуацією) і реакцією, міцність (сила) якої оцінюється фактичною вірогідністю настання даної реакції у відповідь на дану ситуацію».

Когнітивний біхевіоризм Е. Толмена

Е. Толмен запропонував когнітивну теорію навчання, вважаючи, що психічні процеси, які беруть участь у навчанні, не обмежуються зв'язком «стимул – реакція». Фундаментальним законом навчання він уважав оволодіння «знаком-гештальтом», тобто когнітивним уявленням, що займає проміжне положення між стимулом і ре-

акцією. Тоді як зв'язок «стимул – реакція» має механічний характер, пізнання виконує активну посередницьку роль, і результат має вигляд: стимул – пізнавальна діяльність (знак-гештальт) – реакція. Знаки-гештальти складаються з «когнітивних карт» (розумових образів знайомої місцевості), очікувань та інших проміжних змінних. Щури, з якими проводив досліди Е. Толмен, не потребували вироблення умовного рефлексу, аби знайти в лабіринті дорогу, що веде до їжі. Вони прямували прямо до годівниці, тому що знали, де вона і як її знайти. Е. Толмен доводив свою теорію експериментами із знаходження піддослідними тваринами потрібного місця: щури прямували до однієї і тієї ж цілі незалежно від того, яким чином були привчені переміщатися.

Успішність експериментів Е. Толмена призвела, з одного боку, до занепаду порівняльної психології, а з іншого – до розквіту етології біхевіористського напрямку. У 1910 році в США існувало вісім етологічних лабораторій, видавалося декілька етологічних журналів.

Головну увагу біхевіористи приділяли поведінковим актам, доступним для спостереження. Під поведінкою розуміли лише сукупність реакцій у відповідь на певну стимуляцію.

Оперантний біхевіоризм Скіннера

Йдучи у тому ж напрямку, американський біхевіорист Б. Скіннер виділив поняття оперантне зумовлення. Воно має в своїй основі активні дії («операції») організму в навколишньому середовищі. Якщо якась спонтанна дія виявляється корисною для досягнення мети, вона підкріплюється досягнутим результатом. Голуба, наприклад, можна навчити грати в пінг-понг, якщо гра стає засобом отримання їжі. Заохочення називається підкріпленням, оскільки воно підкріплює бажану поведінку.

Голуби не зуміють грати в пінг-понг, якщо не сформувані у них цю поведінку методом «дискримінаційного навчання», тобто послідовним вибірково заохоченням окремих дій, що приводять до бажаного результату. Підкріплення може бути розподіленим випадково або слідувати через певні інтервали часу або в певній пропорції. Випадково розподілене підкріплення – періодичні виграші – примушує людей грати в азартні ігри. Заохочення, що з'являється через певні інтервали, – заробітна платня – утримує людину на службі. Пропорційне заохочення – настільки сильне підкріплення, що експериментальні тварини в дослідах Б. Скіннера буквально заганяли себе до смерті, прагнучи заробити, наприклад, більше смачної їжі. Покарання, на відміну від заохочення, є негативним підкріпленням. З його допомогою не можна навчити нового типу поведінки – воно лише примушує уникати вже відомих дій, за якими йде покарання. Б. Скіннер став ініціатором програмованого навчання, розробки навчальних машин і поведінкової терапії.

Б. Скіннер (1904–1990) – американський психолог, представник біхевіоризму, професор психології Гарвардського університету, вніс значний вклад у теорію і методику навчання, розробив філософію «науки людської поведінки», що полягає в основі соціального біхевіоризму. Основні праці: «The behavior of organism» (1938), «Science and human behavior» (1956), «Reflektions on behaviorism and society» (1978).

Теорія навчання К. Халла

Ще одна біхевіористська теорія навчання належить К. Халлу. Згідно з його поглядами, навчання відбувається за рахунок того, що при кожній відповіді виникає підкріплення у вигляді часткового задоволення, тобто «редукції», потреби. Індивід учиться реагувати певним чином, якщо внаслідок цього зменшується ваблення або потреба – наприклад, у їжі або сексі. Така реакція стає звичкою. Згідно з К. Халлом, звичка, що стає сильнішою з кожним підкріпленням, – основний закон навчання. За відсутності звичок і потреб людина не стане здійснювати ніяких дій, оскільки без звички не знатиме, як діяти, а без потреби позбудеться мотивації до дії. Оскільки жоден із цих психодинамічних чинників не можна спостерігати безпосередньо, К. Халл назвав їх «психічними конструктами», які виступають між стимулом і реакцією.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. **Акимущин И. И.** Проблемы этологии – М. : Молодая гвардия, 1985. – 190 с.
2. **Аршавский И. А.** Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития: основы негэнтропийной теории онтогенеза – М., 1982.
3. **Ашмарин И. П.** Молекулярные механизмы нейробиологической памяти. – Л. – 1987.
4. **Бэрн Р.** Агрессия / Р. Бэрн, Д. Ричардсон – СПб. : Наука, 1997.
5. **Булахов В. Л., Пахомов О. Є.** Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia) / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2006. – 356 с.
6. **Булахов В. Л.** Основні біологічні терміни, поняття та закони / В. Л. Булахов, О. А. Рева, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов – Д. : ДНУ, 2006. – 52 с.
7. **Бутовская М. Л.** Язык тела: природа и культура (эволюционные и кросс-культурные основы невербальной коммуникации человека) – М. : Научный мир. – 2004.
8. **Выготский Л. С.** Мышление и речь – М. : Просвещение, 1982.
9. **Гороховская Е. А.** Этология: рождение научной дисциплины СПб. : Изд-во «Алтея», 2001. – 220 с.
10. **Гриффин Д.** Перелеты птиц. Биологические и физические аспекты ориентации. Пер. с англ. – М. : Мир, 1966. – 162 с.
11. **Гудом Дж.** Шимпанзе в природе: поведение – М., 1992.
12. **Данилова Н. Н.** Физиология высшей нервной деятельности / Н. Е. Данилова, А. Л. Крылова – М. : МГУ, 1989. – 395.
13. **Дьюсбери Д.** Поведение животных. Сравнительные аспекты. – М. : Мир, 1981.
14. **Зорина З. А., Полетаева И. И.** Зоопсихология. Элементарное мышление животных / З. А. Зорина, И. И. Полетаева – М. : Аспект Пресс, 2001.
15. **Крушинский Л. В.** Формирование поведения животных в норме и патологии – М., 1960.
16. **Левченко И. Л.** Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной. – Киев, 1976.
17. **Линден Ю.** Обезьяны, человек и язык – М., 1981.
18. **Лоренц К.** Обратная сторона зеркала. Сер. «Библиотека этической мысли» – М. : Наука, 1998.
19. **Лоренц К.** Агрессия – М. : Наука, 1994.
20. **Лоренц К.** Агрессия (так называемое «зло») – М., 1994.
21. **Лоренц К.** Кольцо царя Соломона – М., 1978.
22. **Лоренц К.** Год серого гуся – М., 1984.
23. **Лоренц К.** Человек находит друга – М. : Захаров, 1992.
24. **Мак-Фарленд Д.** Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция – М. : Наука, 1988.

25. **Меннинг О.** Поведение животных. Вводный курс – М. : Мир, 1982.
26. Методы исследования в экологии и этологии. /Под ред. Л. Ю. Зыкова. – Пушино, 1986, – 306 с.
27. **Мешкова Н. Н.** Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде / Н. Н. Мешкова, Е. Ю. Федорович – М., 1996
28. **Милн Л. Дж., Милн М.** Чувства животных и человека /Л. Дж. Милн, М. Милн – М. : Мир, 1966. 302 с.
29. **Орбели Л. А.** Вопросы высшей нервной деятельности – М.; Л. : Наука, 1949.
30. Основы этологии и генетики поведения – М. : МГУ, 1999.
31. **Панов Е. Н.** Механизмы коммуникации у птиц – М. : Наука. – 1978.
32. **Пиз А.** Язык телодвижений – М. : Изд-во ЗАО «Эксмо-пресс», 2000. – 267.
33. **Простер Л., Браун Ф.** Сравнительная психология животных / Л. Простер, Ф. Браун – М. : Высш. шк., 1996.
34. **Пэдхем Ч.** Восприятие света и цвета / Ч. Пэдхем, Ж. Сондерс –М. : Мир, 1978 – 255 с.
35. **Сифард Р. М.** Разум и мышление у обезьян / Р. М. Сифард, Д. Л. Чини // В мире науки. – 1993. – № 2–3. – С. 68–75.
36. **Слоним А. С.** Инстинкт – Л. : Наука, 1967.
37. **Тинберген Н.** Записки любопытного натуралиста – М. : Мир, 1970.
38. **Тинберген Н.** Поведение животных – М. : Мир, 1978.
39. **Тинберген Н.** Осы, птицы, люди – М., 1970.
40. **Тинберген Н.** Мир серебристой чайки – М., 1974.
41. **Толмен Э.** Когнитивные карты у крыс и человека // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. – 1997. – С. 172–184.
42. **Томлин А. Г.** Дельфины служат человеку – М. : Наука, 1969, – 247 с.
43. **Уотсон Д. Б.** Психология как наука о поведении – Одесса, 1925.
44. Физиология сенсорных систем (Руководство по физиологии), ч. 2. – Л., 1972.
45. **Фриш К.** Из жизни пчел. Пер. с нем. – М. : Мир, 1966, – 200 с.
46. **Хайнд Р.** Поведение животных – М. : Мир, 1975. – 855 с.
47. **Хаяутин С. Н.** Организация раннего видоспецифического поведения / С. Н. Хотин, Л. П. Дмитриева – М., 1991.
48. **Хорн Г.** Память, импринтинг и мозг. – М., 1988.
49. Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии: Учебное пособие. – М. : МГППУ, 2003.
50. **Шовен Р.** От пчелы до гориллы. Пер. с франц. – М. : Мир, 1965. – 296 с.
51. **Шульговский В. В.** Физиология целенаправленного поведения млекопитающих. – М., 1993.
52. **Шульговский В. В.** Физиология центральной нервной системы. – М. : Наука, 1997.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. **Анохин К. В.** Системная организация поведения: новизна как ведущий фактор экспрессии ранних генов в мозге при обучении / К. В. Анохин, К. В. Судачков // Усп. физиол. наук. –1993. – Т. 24. – № 3. – С. 53–69.
2. **Акимушкин И. И.** Куда? И как? – М. : Мысль, 1965. – 263 с.
3. **Акимушкин И. И.** Открытие «шестого чувства». – М. : Знание, 1964. – 56 с.
4. **Акимушкин И. И.** Проблемы этологии. – М. : Молодая гвардия, 1985. – 190 с.
5. **Аршавский И. А.** Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития: основы негэнтропийной теории онтогенеза. – М., 1982.
6. **Ашмарин И. П.** Молекулярные механизмы нейробиологической памяти. – Л., 1987.
7. **Барулин А. Н.** Основания семиотики. Знаки, знаковые системы, коммуникация. В 2 т. – М. : Спорт и культура, 2002.
8. **Благосклонов К. Н.** О биологическом значении брачного демонстративного поведения птиц // Журн. общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 3. – С. 409–417.
9. **Бреус Т. К.** Влияние солнечной активности на физиологические ритмы биологических систем / Т. К. Бреус, Ф. Халберг, Дж. Корнелиссен // Биофизика. – Т. 40, 1995. – С. 737–748.
10. **Бунатян Н. Д.** Концепции развития междисциплинарного научного направления – хронофармакологии / Н. Д. Бунатян, Р. М. Заславская, Л. Б. Васькова, О. А. Овчинникова // Ремедиум. – 2007. – № 4. – С. 121–145
11. **Бурцов А. Л.** Язык запахов / А. Л. Бурцов, К. Л. Гладин. – М. : Природа. – 1969. – № 12. – С. 18 – 27.
12. **Бэррон Р.** Агрессия / Р. Бэррон, Д. Ричардсон. – СПб. : Наука, 1997.
13. **Булахов В. Л.** Біологічне різноманіття України. Дніпропетровськ. Земноводні. Плазуни (*Amphibia et Reptilia*) / В. Л. Булахов, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2007. – 420 с.
14. **Булахов В. Л.** Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia) / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2006. – 356 с.
15. **Булахов В. Л.** Основні біологічні терміни, поняття та закони / В. Л. Булахов, О. А. Рева, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2006. – 52 с.
16. **Булахов В. Л.** Пернаті мешканці живих куточків: Навчальний посібник / В. Л. Булахов, О. А. Рева, О. Є. Пахомов, М. В. Шульман. – Д. : ДНУ, 2005. – 76 с.
17. **Булахов В. Л.** Утримання земноводних, плазунів і ссавців у живих куточках / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов, О. А. Рева, М. В. Шульман. – Д. : ДНУ, 2005. – 54 с.
18. **Бурлак С. А.** Сравнительно-историческое языкознание / С. А. Бурлак, С. А. Старостин. – М. : Академия, 2005.
19. **Бурлачук Л. Ф.** Психодиагностика. – СПб. : Питер, 2003. – 351 с.
20. **Бутовская М. Л.** Язык тела: природа и культура (эволюционные и кросс-культурные основы невербальной коммуникации человека). – М. : Научный мир. – 2004.

21. **Выготский Л. С.** Мышление и речь. – М. : Просвещение, 1982.
22. **Гиляров М. Р.** Биологический энциклопедический словарь. – М. : Советская энциклопедия, 1989 с.
23. «Говорлив, как рыба». – В кн. : Эврика – М., 1968, С. 187 – 191.
24. **Гомелюк В. Е.** Дивергенция полового поведения на примере двух представителей рода *Pungitius Coste* // Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. – Рига. : Латвийский гос. ун-т им. П. Стучки, 1979. – С. 6–25.
25. **Гороховская Е. А.** Становление классической этологии: историко-логический анализ // Автореф. и рукопись дис... канд. биол. наук. – М., 1998. – 198 с.
26. **Гороховская Е. А.** Этология: рождение научной дисциплины. – СПб. : Алтея, 2001. – 220 с.
27. **Гриффин Д.** Перелеты птиц. Биологические и физические аспекты ориентации. Пер. с англ. – М. : Мир, 1966. – 162 с.
28. **Громов В. С.** Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (*Mammalia, Rodentia*). – М. : Наука, 2000.
29. **Громов В. С.** Ритуализованное агонистическое поведение грызунов // Успехи совр. биол. – 2005. – Т. 125, № 5. – С. 509–519.
30. **Гудом Дж.** Шимпанзе в природе: поведение. – М., 1992.
31. **Данилова Н. Н.** Физиология высшей нервной деятельности / Н. Н. Данилова, А. Л. Крылова. – М. : МГУ, 1989. – 395 с.
32. **Дембовский Я.** Психология обезьян. – М. : Иностран. лит., 1963.
33. **Дерягина М. А.** Манипуляционная активность приматов. – М., 1986.
34. **Докинз Р.** Эгоистичный ген. – М. : Мир, 1993.
35. **Дольник В. Р.** Таинственные перелеты. – М. : Наука, 1968. – 112 с.
36. **Дрешер В.** Пчелиные разговоры. – М. : Наука и жизнь, 1968. – № 3. – С. 150–155.
37. **Дьюсбери Д.** Поведение животных. Сравнительные аспекты. – М. : Мир, 1981.
38. **Зорина З. О.** Поведінка тварин / З. О. Зорина, І. І. Політаєва, Ж. І. Резнікова. – К. : Нака, 1999.
39. **Зорина З. А., Полетаева И. И.** Зоопсихология. Элементарное мышление животных / З. А. Зорина, И. И. Полетаева. – М. : Аспект Пресс, 2001.
40. **Зорина З. А.** Формирование индивидуальной специализации пищедобывательного поведения врановых первого года жизни (по наблюдениям в неволе) // Экология и численность врановых птиц России и сопредельных государств. – Казань, 1996. – С. 102–104.
41. **Зорина З. А.** Элементарное мышление животных и птиц // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. – М., 1998. – С. 160–172.
42. **Зорина З. А.** Игры животных // Мир психологии. – М., 1998. – № 4. – С. 95–118.
43. **Иллюд Ж.** Ученые начинают расшифровывать язык дельфинов. – М. : Наука и жизнь, 1967. – № 12. – С. 55 – 58.

44. **Кастлер Г.** Азбука теории информации. Место теории информации в биологии // Теория информации в биологии. – М. : ИЛ. – 1960. – С. 9–53, 183–192.
45. **Касимова К. І.** Оцінка особливостей поведінки тварин за дії важких металів / К. І. Касимова, О. В. Севериновська // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Л. Українки. – 2006, № 5. – С. 18–21.
46. **Кемп П.** Введение в биологию. – М. : Мир, 1988.
47. **Киршенблат Я. Д.** Телергоны – химические средства воздействия животных. – М. : Наука, 1968. – 107 с.
48. **Костина Г. Н.** О степени стереотипности полового поведения у двух видов пустельг – *Serchneis tinnunculus* и *Serchneis naumanni* / Г. Н. Костина, Е. Н. Панов // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, № 9. – С. 1390–1391.
49. **Константинов В. М.** Фауна, население и экология птиц антропогенных ландшафтов лесной зоны русской равнины: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1992.
50. **Котляр Б. И.** Физиология центральной нервной системы / Б. И. Котляр, В. В. Шульговский. – М. : Наука, 1979.
51. **Крушинский Л. В.** Формирование поведения животных в норме и патологии. – М., 1960.
52. **Куликов А. В.** Изменение активности триптофангидроксилазы в мозге серебристо-черных лисиц и серых крыс-пасюков в ходе селекции по поведению / А. В. Куликов, Е. Ю. Жанаева, Н. К. Попова // Генетика. – 1989. – № 2. – С. 346–350.
53. **Кульбачко Ю. Л., Пахомов О. Є.** Засоби відлову наземних тварин для забезпечення навчально-наукової та промислової діяльності / Ю. Л. Кульбачко, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2004. – 32 с.
54. **Кун Т.** Структура научных революций. – М. : ООО Изд-во АСТ: ЗАО НПП «Ермак». – 2003.
55. **Леви-Строс К.** Структурная антропология. – М. : Изд-во ЗАО «ЭКМО-пресс». – 2001.
56. **Левченко И. Л.** Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной. – Киев, 1976.
57. **Лили Дж.** Мир дельфина. – М. : Природа, 1969. – № 5. – С. 62 – 72.
58. **Лили Дж.** Разум дельфина. – М. : Природа, 1969. – № 6. – С. 60 – 69.
59. **Лиманский Ю. П.** Морфофункциональная организация аминергических систем и их роль в моторной деятельности мозга // Успехи физиол. наук. – 1990. – Т. 21, № 2. – С. 3–17.
60. **Линден Ю.** Обезьяны, человек и язык. – М., 1981.
61. **Лопатина Н. Г.** Сигнальная деятельность семьи медоносной пчелы (*Apis mellifera*, L.). – Л, 1971.
62. **Лоренц К.** Оборотная сторона зеркала. Серия «Библиотека этической мысли». – М. : Наука, 1998.
63. **Лоренц К.** Агрессия. – М. : Наука, 1994.
64. **Лоренц К.** Агрессия (так называемое «зло»). – М., 1994.

65. **Лоренц К.** Кольцо царя Соломона. – М., 1978.
66. **Лоренц К.** Год серого гуся. – М., 1984.
67. **Лоренц К.** Человек находит друга. – М. : Захаров, 1992.
68. **Лысенко И. Г.** Пространственно-этологическая структура тетеревиного тока // Биологические основы охраны и воспроизводства охотничьих ресурсов. Сб. научных трудов. – М. : ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1987.
69. **Любищев А. А.** Наука и религия. – СПб. : Изд-во «Алетейя». – 2000.
70. **Мазер К., Джинкс Дж.** Биометрическая генетика. – М., 1985.
71. **Мазохин-Поршняков Г. А.** Как оценить интеллект животных? // Природа. – 1989. – № 4. – С. 18–25.
72. **Мазохин-Поршняков Г. А.** Анализ группового визуального поведения медоносных пчел при фуражировке / Г. А. Мазохин-Поршняков, С. А. Семенова, Г. Ю. Любарский // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45, № 1. – С. 79–87.
73. **Мак-Фарленд Д.** Поведение животных. Психофизиология, этология и эволюция. – М. : Мир, 1988.
74. **Маслоу А. Г.** Дальние пределы человеческой психики. – СПб. : Знание, 1997.
75. **Майерс Д.** Социальная психология. – СПб. : Знание, 1997.
76. **Марков В. И.** Продуктивность коммуникативной системы дельфина афалины: к проблеме внечеловеческих языковых систем // Язык в океане языков. Новосибирск. – 1993. – С. 86–147.
77. **Меннинг О.** Поведение животных. Вводный курс. – М. : Мир, 1982.
78. Методы исследования в экологии и этологии / Под ред. Л. Ю. Зыкова. – Пушино, 1986. – 306 с.
79. **Мешкова Н. Н.** Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде / Н. Н. Мешкова, Е. Ю. Федорович. – М., 1996.
80. **Милн Л. Дж.** Чувства животных и человека / Л. Дж. Милн, М. Милн. – М. : Мир, 1966. – 302 с.
81. **Наседкина В. А.** Живая природа. Рек. указатель литературы для молодежи. – М. : Книга, 1968. – 111 с.
82. **Никольский А. А.** Звуковая сигнализация млекопитающих в эволюционном процессе. – М., 1984.
83. О чем говорят рыбы? – К чему они принохиваются? – В кн. : Эврика. – М., 1967, С. 269 – 272, 273 – 275.
84. **Орбели Л. А.** Вопросы высшей нервной деятельности. – М.; Л. : Наука, 1949.
85. Основы этологии и генетики поведения. – М. : МГУ, 1999.
86. **Павленко В. Б.** Роль коры мозга и подкорковых аминергических структур в организации целенаправленного поведенческого акта: Канд. дис. ... докт. биол. наук. 03.00.13 – физиол. чел. и жив. – Институт физиологии НАН Украины им. А. А. Богомольца. Киев. – 2004. – 338 с.
87. **Павлов И. П.** Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. – М. : Наука, 1973.

88. **Павлов И. П.** Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полное собр. соч. – Т. IV. – М.; Л., 1952.
89. **Павлов И. П.** Павловские среды. – М.; Л. : Наука, 1949.
90. **Павленко В.** Нейроэтология и электрофизиологические корреляты агрессивности / В. Павленко, О. Калашник // Уч. зап. Тавр. нац. ун-та. им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». – 2005. – Том 18 (57). – № 2. – С. 88–96.
91. **Павленко В. Б.** Индивидуальные личностные особенности связанных с событиями ЭЭГ-потенциалов, регистрируемых в экспериментальной ситуации с отсчетом временных интервалов / В. Б. Павленко, И. Н. Канарева // Нейрофизиология / Neurophysiology. – 2000. – Т. 32, № 1. – С. 48–55.
92. **Панов Е. Н.** Механизмы коммуникации у птиц. – М. : Наука. – 1978.
93. **Панов Е. Н.** Эмпирический факт и его трактовка в этологии // Теоретические проблемы современной биологии. – Пушино : НЦБИ АН СССР, 1983.
94. **Панов Е. Н.** Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. – М. : ВИНТИ. – 1983.
95. **Панов Е. Н.** Судьбы сравнительной этологии // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84, № 1. – С. 104–123.
96. **Петров М. К.** Знак. Язык. Культура. – М. : Наука, 1991.
97. **Протасов В. Р.** Язык рыб. – М. : Знание, 1968. – 32 с.
98. **Протасов В. Р.** Голоса в мире безмолвия / В. Р. Протасов, И. Д. Никольский. – М. : Пищевая пром-сть, 1969. – 144 с.
99. **Пиз А.** Язык телодвижений – М.: Изд-во ЗАО «ЭКСМО-пресс», 2000. – 267 с.
100. **Плюснин Ю. М.** Проблема биосоциальной эволюции. Теоретико-методологический анализ. – Новосибирск : Наука, 1990.
101. **Попов С. В.** Социальные взаимодействия и социальная структура – возможные связи характеристик поведения и популяционных структур. Методы исследований в экологии и этологии. – Пушино : НЦБИ АН СССР, 1986.
102. **Попов С. В.** Плотность популяции, социальная среда и поведение: возможные взаимосвязи / С. В. Попов, А. В. Чабовский // Экология популяций: структура и динамика. – М. : РосСХА, 1995.
103. **Попов С. В.** Понятие социальности в исследованиях млекопитающих / С. В. Попов, А. В. Чабовский // Зоол. журн. – 2005. – Т. 84, № 1. – С. 4–15.
104. **Попова Н. К.** Серотонин и поведение / Н. К. Попова, Е. В. Науменко, В. Г. Колпаков. – Новосибирск. : Наука, 1978. – 304 с.
105. **Понугаева А. Г.** Импринтинг (запечатление). – Л. : Наука, 1973.
106. **Прайор К.** Несущие ветер. – М. : Природа, 1981.
107. **Простер Л., Браун Ф.** Сравнительная психология животных / Л. Простер, Ф. Браун. – М. : Высш. шк., 1996.
108. **Пэдхем Ч.** Восприятие света и цвета / Ч. Пэдхем, Ж. Сондерс. – М. : Мир, 1978 – 255 с.
109. **Резникова Ж. И.** Экология, этология, эволюция – часть I. Структура сообществ и коммуникация животных. – Новосибирск, 1997.

110. **Резникова Ж. И., Новгородова Т. А.** Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Усп. совр. биол. – 1998. – Т. 118, № 3, – С. 345–356.
111. **Резникова Ж. И.** Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев / Ж. И. Резникова, Б. Я. Рябко // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 5. – С. 601–609.
112. **Резникова Ж. И.** Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев / Ж. И. Резникова, Б. Я. Рябко // Журн. высш. нерв. деят. – 1995. – Т. 45. – Вып. 3. – С. 490–499.
113. **Розинский Г. З.** Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). – Л., 1948.
114. **Роу К.** Концепция цвета и цветовой символизм в древнем мире // Психология цвета. Сб. пер. с англ. – М.: Рефл-бук, Ваклер, 1996. – С. 7–46.
115. **Савельев С. В.** Введение в зоопсихологию. – М.: Высш. шк, 1998.
116. **Севастьянов О. Ф.** Видоспецифичные механизмы референции // Поведение животных и человека: сходство и различия – Пушино: НЦБИ АН СССР, 1989.
117. **Севериновська О. В.** Здатність до вироблення умовного рефлексу у шурів, які підлягали процедурі «gentling» у ранньому віці / О. В. Севериновська, О. Б. Мурзін, О. В. Гушин // Мат. симпозіуму «Особливості формування та становлення психофізіологічних функцій в онтогенезі». – Черкаси, 2003. – С. 89.
118. **Севериновська О. В.** Оцінка стану ВНД опромінених тварин за поведінковими реакціями / О. В. Севериновська, К. І. Касимова // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2006. – № 3/1. – С. 177–182 с.
119. **Севериновская Е. В.** Оценка ВНД и биоэлектрической активности головного мозга крыс при влиянии низкоинтенсивного хронического облучения / Е. В. Севериновская, М. А. Григорова, К. И. Касимова // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. – 2006. – Т. 19 (58), № 3. – С. 61–70.
120. **Севериновська О. В.** Оцінка стану ЦНС та ВНД за умов комбінованого впливу низькоінтенсивного опромінення та солей важких металів / Севериновська О. В., Зайченко О. Ю., Дворецький А. І., Пахомов О. Є. // Наук. вісн. Ужгородського ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вып. 21. – С. 235–242.
121. **Севериновська О. В., Зайченко О. Ю., Рибальченко В. К., Пахомов О. Є.** Функціональний стан ЦНС та ВНД за умов комбінованого радіаційно-хімічного впливу / Севериновська О. В., Зайченко О. Ю., Рибальченко В. К., Пахомов О. Є. // Доповіді НАН України. – 2007. – № 8. – С. 165–169.
122. **Севериновська О. В.** Механізми реалізації адаптаційно-компенсаторних реакцій організму за умов дії екопатогенних чинників // Автореф. докт. ... дис. 03.00.13. – Київ. – 2008. – 35 с.
123. **Семевский Ф. Н.** Принцип оптимальности и социальная организация животных / Ф. Н. Семевский, С. Н. Семенов // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. – Пушино. : НЦБИ АН СССР, 1984.
124. **Сергеев Б. Ф.** Ступени эволюции интеллекта – М.: Наука, 1986.
125. **Сифард Р. М.** Разум и мышление у обезьян / Р. М. Сифард, Д. Л. Чини // В мире науки. – 1993. – № 2–3. – С. 68–75.

126. **Слоним А. С.** Инстинкт. – Л.: Наука, 1967.
127. **Судаков К. В.** Кибернетика живого. (Саморегуляция физиологических функций организма). – М.: Знание, 1969. – 63 с.
128. Тест «Самооцінка» / Столяренко Л. Д. Основи психології: Практикум. – Ростов н/Д, 2003. – С. 479–480.
129. **Тинберген Н.** Записки любопытного натуралиста. – М.: Мир, 1970.
130. **Тинберген Н.** Поведение животных. – М.: Мир, 1978.
131. **Тинберген Н.** Осы, птицы, люди. – М., 1970.
132. **Тинберген Н.** Мир серебристой чайки. – М., 1974.
133. **Толмен Э.** Когнитивные карты у крыс и человека // Хрестом. по зоопсихол. и сравн. психол. – 1997. – С. 172–184.
134. **Томилин А. Г.** Дельфины служат человеку. – М.: Наука, 1969. – 247 с.
135. **Уоллес А. Р.** Дарвинизм. – СПб.: Иностран. лит-ра, 1911.
136. **Уотсон Д. Б.** Психология как наука о поведении. – Одесса, 1925.
137. **Фабр Ж. А.** Инстинкт насекомых. – СПб.: Иностран. лит-ра, 1911.
138. **Фабри К. Э.** Основы зоопсихологии. – М.: Мир, 1993.
139. **Фирсов Л. А.** Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Физиология поведения: нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии. – Л., 1987. – С. 639–711.
140. Физиология сенсорных систем (Руководство по физиологии), Ч. 2. – Л., 1972.
141. **Фриман В. С.** О новой модели определения победителя и исхода социальных контактов у птиц // Успехи соврем. биол. – 1995. – Т. 113. – Вып. 4. – С. 476–483.
142. **Фридман В. С.** Пространство и время социальной жизни животных: ресурс нынешнего или когнитивная матрица будущего поведения? // Мир психологии. – 1999. – № 4. – С. 64–98.
143. **Фриш К.** Из жизни пчел. Пер. с нем. – М.: Мир, 1966. – 200 с.
144. **Хаксли Д., Кох Л.** Язык животных. Пер. с англ. – М.: Мир, 1968. – 47 с.
145. **Халифман И. А.** Пароль скрещенных антенн. – М.: Дет. лит., 1967. – Изд. 2-е. – 415 с.
146. **Хайнд Р.** Поведение животных. – М.: Мир, 1975. – 855 с.
147. **Хаютин С. Н.** Организация раннего видоспецифического поведения / С. Н. Хаютин, Л. П. Дмитриева. – М., 1991.
148. **Хейнрих Б.** Ворон зимой. – М., 1994.
149. **Хорн Г.** Память, импринтинг и мозг. – М.: Наука, 1988.
150. Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии: Учебное пособие. – М.: МГППУ, 2003.
151. **Цоллингер Г.** Биологические аспекты цветовой лексики // Красота и мозг. Биол. аспекты эстетики. – М.: Мир, 1995. – С. 156–172.
152. **Черноризов А. М.** Цветовое зрение рыбы как модель цветового зрения человека // Вестник МГУ, Сер. 14, Психология. – 1995. – № 4. – С. 35–45.
153. **Шаллер Дж.** Год под знаком гориллы. – М., 1968.

154. **Шилов И. А.** Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М., 1977.
155. **Шовен Р.** От пчелы до гориллы. Пер. с франц. – М. : Мир, 1965. – 296 с.
156. **Шулейкина К. В.** Сенсорные факторы пищевого поведения в раннем онтогенезе // Физиология поведения: нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии. – Л., 1987. – С. 95–129.
157. **Шульговский В. В.** Физиология целенаправленного поведения млекопитающих. – М., 1993.
158. **Шульговский В. В.** Физиология центральной нервной системы. – М. : Наука, 1997.
159. **Щипанов Н. А.** Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82., № 4. – С. 450–469.
160. **Элиас Н.** Общество индивидов. – М. : Изд-во Праксис, 2001.
161. **Яблоков А. В.** Киты и дельфины / А. В. Яблоков, В. М. Белькович, В. И. Борисов. – М., 1972.
162. **Bars D. R.** Use of visual evoked-potential studies and EEG data to classify aggressive, explosive behavior of youths / Bars D. R., Heyrend F. L., Simpson C. D., Munger J. C. // *Psychiatr. Serv.* – 2001. – V. 52, № 1. – P. 81–86.
163. **Barratt E. S.** Impulsive versus premeditated aggression: implications for mens readecisions / E. S. Barratt, A. R. Felthous // *Behav. Sci. Law.* – 2003. – V. 21, № 5. – P. 619–630.
164. **Barratt E. S., Stanford M. S., Kent T. A., Felthous A.** Neuropsychological and cognitive psychophysiological substrates of impulsive aggression / Barratt E. S., Stanford M. S., Kent T. A., Felthous A. // *Biol. Psychiatry.* – 1997. – V. 41, № 10. – P. 1045–1061.
165. **Blum K., Braverman E. R., Holder J. M., Lubar J. F., Monastra V. J.** Reward deficiency syndrome: a biogenetic model for the diagnosis and treatment of impulsive, addictive, and compulsive behaviors / Blum K., Braverman E. R., Holder J. M. et al. // *J. Psychoactive Drugs.* – 2000. – V. 32, Suppl. I–IV. – P. 1–112.
166. **Bond A. J.** Relationship between attitudinal hostility and P300 latencies / A. J. Bond., S. M. Surguy // *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry.* – 2000. – V. 24, № 8. – P. 1277–1288.
167. **Branchey M. H.** P3 in alcoholics with disordered regulation of aggression / M. H. Branchey? L. Buydens-Branchey, C. S. Lieber // *Psychiatry Res.* – 1988. – V. 25, № 1. – P. 49–58.
168. **Drake M. E., Pakalnis A., Brown M. E., Hietter S. A.** Auditory event related potentials in violent and nonviolent prisoners / Drake M. E., Pakalnis A., Brown M. E., Hietter S. A. // *Eur. Arch. Psychiatry. Neurol. Sci.* – 1988. – V. 238, № 1. – P. 7–10.
169. **Fava M.** Psychopharmacologic treatment of pathologic aggression // *Psychiatr. Clin. North. Am.* – 1997. – V. 20, № 2. – P. 427–451.
170. **Fishbein D. H.** EEG and brainstem auditory evoked response potentials in adult male drug abusers with self-reported histories of aggressive behavior / Fishbein D. H., Herning R. I., Pickworth W. B. et al. // *Biol. Psychiatry.* – 1989. – V. 26, № 6. – P. 595–611.

171. **Finn P. R.** Frontal EEG response to threat, aggressive traits and a family history of alcoholism: a preliminary study / P. R. Finn, S. E. Ramsey? M. Earleywine // *J. Stud. Alcohol.* – 2000. – V. 61, № 1. – P. 38–45.
172. **Gerstle J. E.** Auditory P300 and self-reported impulsive aggression / J. E. Gerstle, C. W. Mathias, M. S. Stanford // *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry.* – 1998. – V. 22, № 4. – P. 575–583.
173. **Gregg T. R.** Brain structures and neurotransmitters regulating aggression in cats: implications for human aggression / T. R. Gregg, A. Siegel // *Progress in Neuro-Psychopharmacol. and Biol. Psychiat.* – 2001. – V. 25, № 1. – P. 91–140.
174. **Haller J.** Catecholaminergic involvement in the control of aggression: hormones, the peripheral sympathetic, and central noradrenergic systems / J. Haller, G. B. Makara, M. R. Kruk // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* – 1997. – V. 22, № 1. – P. 85–97.
175. **Hinrichs H.** Basic emotions reflected in EEG-coherences / H. Hinrichs, W. Machleidt // *Int.J. Psychophysiol.* – 1992. – V. 13, № 3. – P. 225–232.
176. **Houston R. J.** Mid-latency evoked potentials in self-reported impulsive aggression / R. J. Houston, M. S. Stanford // *International J. of Psychophysiology.* – 2001. – V. 40, № 1. – P. 1–15.
177. **Kaplan J. R.** Relationships among brain serotonin, aggression and diet in Macaca fascicularis / Kaplan J. R., Botchin M. B., Manuck S. B., Mann J. J. // *Amer. J. Phys. Antropol.* – 1993. – Suppl. – № 16. – P. 121–122.
178. **Lubar J. F.** Neocortical dynamics: implication for understanding the role of neurofeedback and related techniques for the enhancement of attention // *Applied Psychophysiology and Biofeedback.* – 1997. – V. 22, № 2. – P. 111–126.
179. **Manuck S. B.** A regulatory polymorphism of the monoamine oxidase. A gene may be associated with variability in aggression, impulsivity, and central nervous system serotonergic responsivity / S. B. Manuck, J. D. Flory, R. E. Ferrell et al. // *Psychiatry Research* – 2000. – V. 95, № 1. P. 9–23.
180. **Mathias C. W.** P300 under standard and surprise conditions in self-reported impulsive aggression / C. W. Mathias, M. S. Stanford // *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry.* – 1999. – V. 23, № 6. – P. 1037–1051.
181. **Mednick S.** Predisposition to violence / S. Mednick, P. Brennan, E. Kandel // *Aggress. Behav.* – 1988. – V. 14, № 1. – P. 25–33.
182. **Mos J.** Serotonin, sex and aggression in male rats / **J. Mos, B. Olivier** // *Psychopharmacology.* – 1990. – V. 101, Suppl. – P. 39.
183. **Montagu A.** The Nature of Human Aggression. – New York, 1976.
184. **Nikulina E. M.** Selection for reduced aggressiveness towards man and dopamine activity in norway rats / E. M. Nikulina, D. F. Avgustinovich, N. K. Popova // *Aggress. Behav.* – 1992. – V. 18, № 1. – P. 65–72.
185. **Piazza P. V.** The control exerted by the substantia nigra on the quiet biting attack elicited by hypothalamic stimulation in the cat / Piazza P. V., Crescimanno G. L., Beningo A., Amato G. // *Neurosci. Lett.* – 1985. – V. 53, № 1. P. 75–79.
186. **Schlor K. H.** Schizophrenia, psychoticism, neuroleptics, and auditory evoked potentials / Schlor K. H., Moises H. W., Haas S., Rieger H. // *Pharmacopsychiatry.* – 1985. – V. 18. – P. 293–296.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

187. **Seroczynski A. D.** Etiology of the impulsivity/aggression relationship: Genes or environment? / Seroczynski A. D., Bergeman C. S., Coccaro E. F. // *Psychiatry Research*. – 1999. – V. 86, № 1. – P. 41–57.
188. **Stanford M. S.** Characterizing aggressive behavior / Stanford M. S., Houston R. J., Mathias C. W. et al. // *Assessment*. – 2003. – V. 10, № 2. – P. 183–190.
189. **Sweidan S.** D2 dopamine receptor-mediated mechanisms in the medial preopticanterior hypothalamus regulate affective defense behavior in the cat / S. Sweidan, H. Edinger, A/ Siegel // *Brain Res*. – 1991. – V. 549, № 1. – P. 127–137.
190. **Tecott L. H.** Genes and aggressiveness / L. H. Tecott, S. H. Barondes– 1996. – V. 6, № 3. – P. 238-240.
191. **Van Erp A. M.** Aggressive behavior, increased accumbal dopamine, and decreased cortical serotonin in rats / A. M. Van Erp, K. A. Miczek // *J. Neurosci*. – 2000. – V. 20, № 24. – P. 9320–9325.
192. **Van der Vegt B. J.** Enhanced sensitivity of postsynaptic serotonin-1A receptors in rats and mice with high trait aggression / Van der Vegt B. J., De Boer S. F., Buwalda B., et al. // *Physiology and Behavior*. – 2001. – V. 74, № 1-2. – P. 205–211.
193. **Young S. N.** The role of serotonin in human mood and social interaction: Insight from altered tryptophan levels / S. N. Young, M. Leyton // *Pharmacology Biochemistry and Behavior*. – 2002. – V. 71, № 4. – P. 857–865.

Навчальне видання
Северинівська Олена Вікторівна
Пахомов Олександр Євгенович
Рибальченко Володимир Корнійович

ЕТОЛОГІЯ
(основи поведінки тварин)

Підручник

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. А. Усенко
Коректор В. Д. Маловик

Підписано до друку 30.06.2010. Формат 60×84¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 16,97. Ум. фарбовідб. 17,43. Обл.-вид. арк. 22,0. Тираж 100 пр.
Вид. № 1445. Зам. № .

Свідоцтво держреєстрації ДК № 289 від 21.12.2000 р.
ДП «Видавництво ДНУ»,
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010
Друкарня ДНУ, вул. Наукова, 5, м. Дніпропетровськ, 49050

ISBN 978-966-551-313-1