

# ЗМІСТ

Вступ .....	6
-------------	---

## Частина I

### ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ЕТОЛОГІЮ

<b>Розділ 1. Історія розвитку етології .....</b>	<b>10</b>
1.1. Етологія як наукова дисципліна .....	10
1.2. Зв'язок етології з іншими дисциплінами .....	12
1.3. Формування напрямку етологічних досліджень .....	14
<b>Розділ 2. Фізіологічні передумови поведінки тварин .....</b>	<b>23</b>
2.1. Екологічна зумовленість органів чуттів тварин .....	23
2.2. Вибіркова реакція на різноманітні стимули .....	29
2.3. Просторова орієнтація .....	34
<b>Розділ 3. Класифікація поведінкового континууму .....</b>	<b>38</b>
3.1. Підходи до класифікації поведінки тварин .....	38
3.2. Уявлення про соціальну поведінку .....	42
3.3. Уявлення про соціальний архетип Ю.М. Плюсніна .....	45

## Частина II

### СОЦІАЛЬНІ ВІДНОСИНИ

<b>Розділ 4. Територіальність та територіальна поведінка .....</b>	<b>52</b>
4.1. Територіальність як результат активності особини .....	52
4.2. Агресивність організмів як біологічне явище .....	53
4.3. Уявлення про зміщену активність .....	57
4.4. Рівні територіальності .....	59
<b>Розділ 5. Шлюбно-сімейні взаємовідносини .....</b>	<b>62</b>
5.1. Функції шлюбної поведінки .....	62
5.2. Синхронізація шлюбної поведінки в різних видів .....	64
5.3. Зваблення та залицяння; просторова орієнтація .....	66
5.4. Репродуктивна ізоляція .....	70
5.5. Уявлення про релізери. Шлюбні сутички .....	72
5.6. Піклування про нащадків .....	77
5.7. Загальні уявлення про сім'ю .....	79

<b>Розділ 6. Ієрархічні взаємовідносини у тварин .....</b>	<b>82</b>
6.1. Асиметричність взаємодії як загальнобіологічне правило .....	82
6.2. Ієрархія в безхребетних тварин .....	86
6.3. Примітивні еусоціальні комахи .....	87
6.4. Удосконалення соціальної організації .....	92
6.5. Ієрархічна структура в інших суспільних комах .....	95
6.6. Ієрархічна структура в хребетних тварин .....	98
<b>Розділ 7. Альянси .....</b>	<b>103</b>
7.1. Загальні уявлення про альянси .....	103
7.2. Механізми взаємного розпізнавання .....	105
7.3. Альтруїзм .....	107

### Частина III ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДІНКИ

<b>Розділ 8. Дослідження онтогенезу поведінки .....</b>	<b>116</b>
8.1. Уявлення про епігенез та преформізм .....	116
8.2. Біологічна зумовленість онтогенезу поведінки тварин .....	120
8.3. Навчання та його механізми .....	123
<b>Розділ 9. Основні етапи розвитку поведінки .....</b>	<b>128</b>
9.1. Розвиток поведінки в пренатальний період .....	128
9.2. Розвиток поведінки в постнатальний період .....	133
9.3. Розвиток поведінки в ювенільному періоді .....	140
9.4. Розумові здібності та їх розвиток у тварин .....	145

### Частина IV ПРИКЛАДНІ АСПЕКТИ ЕТОЛОГІЇ

<b>Розділ 10. Суспільні комахи як особлива група .....</b>	<b>154</b>
10.1. Походження суспільних комах .....	154
10.2. Функціональна організація спільнот у суспільних комах .....	159
10.3. Соціальна організація в суспільних комах .....	167
10.4. Міжвидові відносини в суспільних комах .....	178
<b>Розділ 11. Поведінка та адаптаційні можливості тварин .....</b>	<b>187</b>
11.1. Загальні уявлення про адаптацію .....	187
11.2. Акліматизація .....	191
11.3. Синантропізація .....	195
11.4. Доместикація .....	202
<b>Розділ 12. Управління популяціями тварин .....</b>	<b>209</b>
12.1. Загальні уявлення про методи управління станом популяцій .....	209

12.2. Використання хімічних речовин для впливу на тварин .....	216
12.3. Проблеми гуманного поводження з тваринами .....	221
Тестові завдання для самоконтролю .....	224
Заключне слово .....	226
Перелік рекомендованої літератури .....	227
Глосарій .....	229

## ВСТУП

Розпочинаючи вивчення поведінки, ми неминуче застосовуємо абстрагування. Це необхідно перш за все тому, що за допомогою методів, які ми маємо, не можна вивчати унікальні явища, – а в разі досить точної оцінки ми змушені були б кожне явище, пов'язане з поведінкою, визнати унікальним.

*Р. Хайнд*

Свою книгу “Поведінка тварин” Д. Мак-Фарленд (1988) починає таким запитанням: “Чому птахи сидять на яйцях?”. Щоб пояснити, що дослідження поведінки має інколи непередбачувані наслідки, він дає принаймні чотири практично рівноправні відповіді на своє, здавалося б, просте та зрозуміле запитання.

По-перше, “чому птахи сидять на **яйцях**”, а не на інших предметах? Бо саме яйця викликають у них інстинкт насиджування, пояснює вчений, а найважливішого значення при цьому набувають форма, розміри та забарвлення останніх. По-друге, “чому птахи **сидять** на яйцях”, а не роблять із ними щось інше, наприклад, не їдять їх? Сам процес насиджування безпосередньо пов'язаний із виведенням пташенят і відповідною мотивацією, тому без необхідних фізіологічних передумов птахи можуть легко з'їсти яйця інших особин. По-третє, “чому **птахи** сидять на яйцях”, а не інші тварини, наприклад, черепахи? Незважаючи на те що не лише птахи розмножуються за допомогою відкладання яєць, саме більшості птахів властива генетично зумовлена відповідна поведінка, яка забезпечує створення необхідних умов для розвитку ембріонів усередині яйця. Як виняток слід нагадати про смітних курей (*Megapodiidae*), які все ж таки яйця не насиджують. І, нарешті, по-четверте, “**чому** птахи сидять на яйцях”, тобто яку мету переслідує цей процес? Згідно з поглядами вченого, ми не можемо стверджувати, що птахи передбачають наслідки подібної поведінки, але лише в тих особин, які здійснюють її, можна очікувати появу потомства. Виникли подібні механізми внаслідок тривалої еволюції шляхом відбирання особин із найрезульту-

тативнішим розмноженням. Тут слід додати, що будь-які форми батьківського піклування в різних видів значною мірою покращують виживаність потомства, що не може не підхоплюватися дією природного добору.

І, справді, поведінка будь-якого організму має кілька аспектів, які є предметом уваги фахівців різних наукових напрямків, а останнім часом їх кількість суттєво збільшилася. У той же час сама поведінка тварин є цільною й досить часто непередбачуваною для стороннього спостерігача, причому за своєю складністю вона нічим не поступається людині. Більше того, будь-яких принципів, унікальних відмінностей у поведінці людини та представників іншого тваринного світу не існує: увесь спектр поведінкових актів сучасної людини не виходить за межі вищих приматів. Тобто, унікальні аспекти людської поведінки, зрозуміло, існують, але не більше, ніж як один із варіантів унікальності поведінки будь-якого іншого виду.

У своїй відомій книзі “Агресія” (у деяких виданнях “Так зване зло”) один із засновників етології Конрад Лоренц висловлює дуже цікаву думку: “Давня китайська мудрість говорить, що не всі люди є у звірах, але всі звірі є в людях. Водночас це зовсім не свідчить, що “звір у людині” від самого початку є чимось злим та загрозливим, що, по можливості, підлягає викоріненню”. До слів великого вченого хотілося б додати, що тварини та їх поведінка заслуговують на детальне вивчення ще й тому, що нам є чому в них повчитися, а також це може пояснити глибинні причини нашої особистої поведінки, про які інколи ми навіть і не здогадаємося.

Головною метою цієї книги є ознайомлення читачів з основами етології – науки про поведінку тварин та людини, яка на сучасному етапі розвитку знань все більше визнається науковою основою для майбутнього синтезу всіх дисциплін про поведінку. Сподіваюся, що використаний при викладенні матеріалу підхід виявиться цікавим як біологам, так і звичайним читачам, у яких виникло бажання дещо краще зрозуміти той світ природи, з якого людина весь час свого розвитку намагалася втекти в примари “цивілізації”, інколи навіть забуваючи, що її власна цивілізація є далеко не першою та не має принципових відмінностей від інших.

Звичайно, не слід очікувати від запропонованого посібника повного огляду досліджених фактів поведінкових особливостей тих чи інших видів. Такого завдання автор навіть і не ставив перед собою: цікавих фактів настільки багато, що для їх наведення

потрібно було б кілька томів. Проте існує необхідність ознайомлення якомога більшого кола людей з основами етології. Така потреба зумовлена не лише повсякденною практикою (саме поведінка може бути передумовою відповідного керування станом популяцій різних видів тварин), але й необхідністю спілкування з природою. В останньому випадку з нею треба “розмовляти” не з позиції “царя природи”, а з позиції одного з багатьох рівноправних дітей, які нічим не кращі й не гірші одне від одного.

Присвячую цю роботу моїй мамі Корж Любові Петрівні, якій я маю завдячувати своїм становленням і як особистості, і як фахівця. Висловлюю щирю вдячність рецензенту цього навчального посібника доктору біологічних наук, професору Лисенку Валерію Івановичу за важливі зауваження, урахування яких значно покращило роботу в цілому, доктору філософських наук, кандидату біологічних наук Плюсніну Юрію Михайловичу за натхнення та доцільні поради, Фролову Дмитру Олександровичу за допомогу в роботі над текстом, а також усім, хто сприяв реалізації цього проекту.

*Частина I*

## ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ЕТОЛОГІЮ

Таким є Дволикий Янус – людина. Єдина істота, здатна з натхненням присвячувати себе вищій меті, потребує для цього психофізіологічної організації, збірні особливості якої несуть у собі загрозу, що вона буде вбивати своїх побратимів у переконанні, наче так потрібно для досягнення тієї самої вищої мети.

*К. Лоренц*



# Історія розвитку етології

## 1.1. Етологія як наукова дисципліна

Термін “етологія” походить від грец. “етос” – характер, норов, звичка, звичай. У XVII столітті етологом називали актора, який зображував за допомогою пантоміми та інших засобів людські характери. У XVIII столітті під цим терміном розуміли науку про етику, а в XIX столітті Дж. Міль (1843) запропонував називати так розділ психології, який досліджував людські характери, однак цей підхід не набув підтримки.

Першим етологію як біологічну дисципліну визначив Ісідор Жоффруа Сент-Ілер у 1859 році. Він вважав, що це наука про життя та взаємодію організмів у природному середовищі, але подібне тлумачення виявилось дуже наближеним до геккелівського визначення екології.

У 1870 році Альфред Жирар розрізняв етологію як науку про звички й взаємодію тварин та порівняльну психологію як науку про почуття, інтелект, рухи й орієнтацію тварин. Л. Долло в 1895 році запропонував започаткувати особливу науку “етологію” для вивчення поведінки організмів. О. Хайнрот визначав етологію як науку, спрямовану на дослідження вроджених звичок, мови й ритуалів тварин, тобто комунікаційних систем. Більш-менш сучасне тлумачення терміна “етологія” було надане американським ентомологом У.М. Уїлером (1902).

Таким чином, до 30-х років XX століття етологія межувала, з одного боку, з екологією, а з іншого – з психологією. Тобто, у більшості робіт термін “етологія” вживався для позначення не окремої наукової дисципліни, а лише певних аспектів дослідження тварин.

Першими етологію як специфічну дисципліну виокремили К. Лоренц та Н. Тінберген у 1937 році. Але їхня концепція у той



час наптовхнулася на протидію філософів та деяких інших гуманітаріїв, оскільки останні пов'язували зміст цього терміна виключно з етикою. Лише з середини 50-х років XX століття етологія стає всесвітньо визнаною науковою дисципліною.

У наш час етологи визначають зміст цієї дисципліни як біологічне вивчення поведінки, або біологію поведінки. Згідно з окремими поглядами, етологія – це наука не про поведінку окремої людини чи тварини, і навіть не групи організмів; вона присвячена загальнобіологічним законам, які формують основу поведінки будь-якого індивіду. До найважливіших питань, які вивчає етологія, належать:

- 1) фізіологічні механізми поведінки;
- 2) онтогенез поведінки;
- 3) еволюція поведінки;
- 4) функції поведінки, що забезпечують виживання тварин у їх природному середовищі.

Хоча етологію розуміють як науку про поведінку тварин, більшість фахівців наголошує, що вона стосується не лише тварин, але й людини; тобто етологія є різнобічним та всеохоплюючим напрямком дослідження поведінки. Більше того, нині саме етологія вважається інтегруючим початком для створення єдиної науки про поведінку в майбутньому.

Не треба вважати, що виокремлення етології як самостійного наукового напрямку дозволило вирішити основні проблеми дослідження поведінки. При цьому слід зазначити, що навіть тлумачення терміна “поведінка” є неоднозначним. Так, згідно з визначенням Н.Ф. Реймерса, поведінка – це комплекс активних дій тварин і його зміни у відповідь на зовнішні та внутрішні впливи.

На думку Є.Н. Панова, поведінка – такий самий невід’ємний атрибут тваринного організму, як і, наприклад, наявність органів травлення або розмноження. Яким би не було розмаїття форм та рівнів організації тих та інших, сутність залишається незмінною: як поведінка, так і органічні структури є життєво необхідними системами організмів, оскільки останні забезпечують його найважливіші функції – самозбереження та самовідтворення. Тобто, розмова про адаптивність поведінки в широкому розумінні, вважає дослідник, беззмістовна, як беззмістовним є адаптивне значення травлення.

У процесі дослідження поведінки завжди виникає необхідність абстрагування – у разі досить точного визначення будь-яке явище, пов’язане з поведінкою, є унікальним. Також у природних

умовах жодний вид тварин не існує окремо від інших, що сприяє взаємним процесам адаптаціогенезу в межах одного біогеоценозу.

Надзвичайного значення набуває правильне тлумачення тих чи інших поведінкових аспектів, які ми спостерігаємо, та відповідна постановка спостережень. Одним із класичних прикладів неадекватності отриманих результатів є досліди Леба над гусінню шовкопряда (*Porthesia chrysoorrea*). У пробірці, спрямованій запаяним краєм до сонця, гусінь цього виду повзла вперед та гинула від сонячних променів через високі температури, однак у природних умовах подібної поведінки не спостерігається. Виявилося, що гусінь не звикла повзати назад, через що не може в штучно обмежених умовах уникнути дії несприятливого фактора.

Ще однією проблемою дослідження поведінки є те, що будь-яка поведінка є вибором із кількох варіантів. У найпростішому випадку (тропізми) цей вибір генетично детермінований: подразнення рецепторів одноклітинних організмів (наприклад, амеби) викликають специфічну та однозначну реакцію або не викликають її. Організм, здатний реагувати на подразники, вже знаходиться перед вибором, реагувати чи ні. Системи зі складною поведінкою часто мають не альтернативу, а великий набір різноманітних варіантів відповіді на дію єдиного подразника. Ці варіанти зумовлені не природою подразника, а природою самої системи, причому конкретна відповідь залежить значною мірою від контексту.

Таким чином, ми повинні розуміти, що етологія – дуже багатогранна наука, а значна частина проблемних питань знаходиться ще на початковій стадії наукового дослідження. Це накладає певні обмеження на узагальнення навіть існуючого матеріалу та вимагає специфічних підходів до викладення останнього.

## 1.2. Зв'язок етології з іншими дисциплінами

Розрізняють три основні аспекти дослідження поведінки – *психологічний*, *фізіологічний* та *еволюційно-екологічний*. Вони практично неподільні, але кожний із них є предметом уваги відповідної наукової дисципліни.

Перший крок до розвитку фізіології поведінки був зроблений Стівеном Гейлсом у 1730 році, який експериментально виявив автоматичні рефлекси в обезголовленої жаби. У 60–90-х роках XVIII століття Альбрехт фон Галлер та Франс Йосип Галль запо-

Навчальне видання

Корж Олександр Павлович

## **Етологія тварин**

Навчальний посібник

Головний редактор В.І. Кочубей  
Технічний редактор І.Ф. Артюшенко  
Дизайн обкладинки і макет В.Б. Гайдабрус  
Комп'ютерна верстка О.І. Молодецька, А.О. Литвиненко

ТОВ “ВТД “Університетська книга”  
40009, м. Суми, вул. Комсомольська, 27  
E-mail: [publish@book.sumy.ua](mailto:publish@book.sumy.ua)  
[www.book.sumy.ua](http://www.book.sumy.ua)

Відділ реалізації  
Тел./факс: (0542) 67-96-92  
E-mail: [info@book.sumy.ua](mailto:info@book.sumy.ua)

Підписано до друку 27.10.09.  
Формат 60x90  $\frac{1}{16}$ . Папір офсетний. Гарнітура Скулбук.  
Друк офсетний. Ум. друк. арк. 14,75. Обл.-вид. арк. 12,2.  
Тираж 500 прим. Замовлення № \_\_\_\_.

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи  
до Державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів  
видавничої продукції ДК № 489 від 18.06.2001

Надруковано відповідно до якості наданих діапозитивів  
у ПП “Принт-Лідер”  
Україна, 61070, м. Харків, вул. Рудика, 8