**Тема 6. Поведінка тварин**

Поведінка тварин нескінченно різноманітна за своїми формам, проявами і

механізмами. В даний час накопичено багато матеріалу, який характеризує поведінку як сукупність різних форм пристосувальної діяльності.

Існуючі в даний час системи класифікації поведінки різноманітні, так як число критеріїв, які можуть бути покладені в її основу, практично безмежне.

**Класифікація Д. Дьюсбері** (1981), частково перероблена авторами, поділяє поведінку на три основні групи - індивідуальну, репродуктивну і соціальну.

***Індивідуальна поведінка*** включає різноманітні акти, спрямовані на виживання і життєзабезпечення окремої особини:

♦ ***Локомоція*** - переміщення тварини в просторі, необхідні для виконання практично будь-яких пристосувальних функцій.

♦ ***Маніпуляційна активність*** - сукупність дій особини з предметом, спрямована на його адекватне використання в пристосувальної діяльності. Складає необхідний компонент харчової, гніздобудівної, дослідницької, знаряддєвої, а також інших сфер поведінки тварини. Являє собою систему певним чином інтегрованих елементів різного ієрархічного рівня. Складність цієї системи визначається не тільки морфологічними особливостями ефекторів (наприклад, розвиток кисті у мавп або перетворення передніх кінцівок в крила у птахів), але так само і загальним рівнем організації поведінки і психіки тварини (Дерягина, 1986).

♦ ***Дослідницька активність*** - комплекс реакцій, які знайомлять тварину з навколишнім середовищем або джерелом подразнення і створюють основу для «індивідуального програмування поведінки» (Тінберген, 1963).

♦ ***Кормова (або їжодобувна) поведінка*** - складний, ієрархічно організований багаторівневий комплекс рухових актів, спрямованих на пошук, схоплювання, утримання здобичі і подальше маніпулювання з нею. У кормовій поведінці дії з спадково обумовленою видоспеціфічною програмою тісно переплетені з діями, придбаними в результаті індивідуального пристосування до середовища. На їжодобувних реакціях засновано більшість методик вивчення вищої нервової діяльності тварин.

♦ ***Поведінка, спрямована на пошук оптимального температурного режиму***, яке забезпечує процеси терморегуляції.

♦ ***Захисна поведінка***, пов'язана з пошуками притулку, униканням небезпек, охороною дитинчат.

♦ ***Гігієнічна поведінка*** направлено на підтримку чистоти тіла, а також здійснення урінаціі і дефекації.

♦ ***Гра*** - сукупність специфічно ювенільних проявів всіх форм поведінки дорослої тварини, характерна головним чином для молодих особин (Фабрі, 1976; 1993), або та форма діяльності, «в якій складається й удосконалюється управління поведінкою на основі орієнтовної діяльності» (Ельконін, 1997) .

♦ ***Знаряддєва діяльність*** - особлива категорія індивідуальної поведінки, коли одні предмети навколишнього середовища використовуються для впливу на інші в якості засобів, що підвищують ефективність поведінки в будь-якій сфері життєдіяльності або навіть рівень всієї поведінки в цілому (Фабрі, 1980). Це, безсумнівно, важлива категорія поведінки, особливо в зв'язку з проблемою розуму тварин. Однак вона не настільки універсальна, як розглянуті вище, тому що до використання знарядь вдаються щодо деякі тварини, причому в певних і досить рідкісних ситуаціях.

***Репродуктивна поведінка*** пов'язана з утворенням шлюбних пар, виведенням потомства і його вихованням. У тварин репродуктивна поведінка утворює цикл послідовних інстинктивних реакцій, обумовлених внутрішньою мотивацією і зовнішніми стимулами. Під впливом зовнішнього фактора (наприклад, певної довжини світлового дня) або внутрішнього "календаря" статева система тваринного переходить з неактивного стану в активний. Про це повідомляється іншим особинам за допомогою зміни зовнішнього вигляду, виділенням особливого запаху або особливими звуками (спів самців жаб і птахів, ревіння оленів, крики кішок). Активована статева система виділяє статеві гормони, які впливають на відповідні центри мозку, активують програми репродуктивного поведінки.

Тварина приступає до демонстрації свого стану. Демонстрація залишає байдужими особин з неактивованої статевою системою, але у особин активованих вона, як ключ замок, відмикає відповідні інстинктивні програми. Особи тієї ж статі стимулюються до демонстрації тієї ж поведінки. В результаті починається змагання у виконанні програм, причому кожен прагне перевершити інших. Ставлення тих особин, що змагаються, один до

одного буває різним, від м'якого змагання або жорсткої турнірної боротьби за правилами до запеклого антагонізму. Відповідно одні види, наприклад трав'яні жаби або хірономіди, мирно демонструють в групах, утворюючи щось, що нагадує танці з піснями, інші, подібно територіальним співочих птахів, демонструють кожен на своїй території, треті, як турухтани, тетерева, влаштовують турнірні бої на токах, а четверті, як коти, наприклад, люто і нещадно атакують суперників. Змагання забезпечує спостерігаючим його особинам протилежної статі можливість вибору шлюбного партнера. Змагання не тільки взаємостимулюють особин однієї статі, але і «розшаровує» їх. Токуючих успішно стимулює, а тих, що програють пригнічує, не дозволяючи генам слабких особин перейти в наступне покоління. Отже, у величезної більшості видів репродуктивна система і самців, і самок активується раз на рік, на короткий шлюбний період. В інший час вона неактивна, і немає ні статевої поведінки, ні інтересу статей один до одного. Пари на цей час зазвичай розпадаються, хоча у деяких видів вони зберігаються завдяки спільним інстинктам турботи про потомство або індивідуальної прихильності. У більшості випадків до початку наступного шлюбного періоду потомство досягає самостійності і залишає батьків. Якщо потомство несамостійне більше року, самки або пропускають наступний сезон розмноження (великі хижі птахи, наприклад), або вступають в нове розмноження, маючи при собі несамостійних дитинчат (ведмеді, вовки, леви, ластоногі, мавпи). Є й інша стратегія: циклічні тільки самки, а самці зберігають здатність спаровуватися постійно. Такі кішки, собаки, мавпи, в тому числі і людиноподібні. Успішність виживання потомства у величезній мірі залежить від адекватності поведінки батьків, що є важливим чинником природного відбору. У процесі пологів і подальшому процесі догляду за потомством реалізується головним чином інстинктивне поведінку. Так, наприклад, відразу ж після виходу плода з пологових шляхів самка ссавця

звільняє його від плодових оболонок, перегризає пуповину, з'їдає плодові оболонки і послід і активно облизує новонародженого. Дитинчата самки, що не здійснює первинний догляд за ними, в природі приречені на загибель, з ними елімінується і сам цей, у великій мірі спадково обумовлений, ознака.

Турбота про потомство у багатьох тварин починається з підготовки до появи його на світ. Часто сезонні міграції тварин пов'язані з переміщенням в місця розмноження, іноді за багато тисяч кілометрів від місця проживання. Тварини, що не роблять таких далеких подорожей, теж заздалегідь обирають свою гніздову територію, а багато хто з них ретельно охороняють її і готують укриття - гнізда, нори, лігва, пристосовані для майбутнього потомства.

***Соціальна поведінка*** включає всі типи взаємодій тварин в суспільстві, діапазон яких дуже широкий. Традиційно прийнято ділити всі види тварин на одиночних і тих, які живуть групами. Але як показують численні спостереження, строго одиночних видів практично не існує. У певні періоди життя все тварини так чи інакше контактують з представниками свого і чужих видів, а часто утворюють більш-менш стійкі і організовані спільноти.

Біологічні переваги групового способу життя безсумнівні. Тварини, що утворюють стада або зграї, легше забезпечують себе кормом і витрачають менше енергії на їжедобувну діяльність. Відомо, наприклад, що ефективність харчування багатьох риб в основі зграї вище, великі синиці ефективніше добувають корм в складі груп (або навіть пар), ніж поодинці; зграї морських птахів вистежують скупчення планктону або косяки риб з великим успіхом,

ніж це роблять поодинокі особини. Масові ночівлі птахів характерні, як правило, для видів, які годуються великими групами; такі скупчення збільшуються в розмірах при погіршенні умов харчування. Надзвичайно велике значення групового способу життя в захисті від хижаків. Скупчення великої кількості особин істотно підвищує ймовірність раннього виявлення

небезпеки. Властива стадним тваринам система взаємного сповіщення робить цей факт надбанням всієї групи. Оповіщення про небезпеку може бути активним. Такі, наприклад, тривожні звукові сигнали птахів, копитних, мавп і ряду інших тварин. Звукові сигнали тривоги найчастіше не є видоспецифічні, а являють собою своєрідне "есперанто" тварин і сприймаються однозначно практично всіма видами тварин, що мешкають в одних і тих же місцях. При цьому видавані ними сигнали тривоги сприймаються і багатьма ссавцями. Африканські копитні в змішаних стадах реагують на сигнал тривоги незалежно від того, представник якого виду першим його подав; в цьому деякі дослідники бачать біологічний сенс змішаних многовидових стад копитних. Оповіщення про небезпеку може здійснюватися і пасивним шляхом. Своєчасне виявлення небезпеки і сигналізація про неї забезпечує ефективне запобігання нападу хижака (розосередження, втікання та ін.). А в ряді випадків викликає і активно-

оборонну поведінку. При цьому можливості безпосередньої оборони в складі зграї, безсумнівно, вище. Поодинокі особини часто просто не в змозі захиститися від хижака, від якого стадо (зграя) обороняється цілком успішно. Це широко відомо в відношенні риб, птахів, копитних ссавців і багатьох інших тварин. Відома ефективна оборона від нападу вовків у великих копитних; взагалі в стадах копитних хижаки зазвичай беруть лише відсталих або "навмисне" відбитих в сторону особин. У мавп самці, зазвичай досить агресивно ставляться один до одного, "кооперуються" при спільний захист від хижаків. Так, наприклад, йде справа у ревунів. Павіани при небезпеки утворюють групу, спереду, ззаду і з боків якої розташовуються дорослі самці. Така побудова зграї нагадує "оборонний лад" деяких копитних і, мабуть, настільки ж ефективно. Характер внутрішньовидових взаємовідносин особин тісно пов'язаний зі структурою популяцій, в яких вони співіснують, і їх розподілом в просторі. Тварини багатьох видів активно шукають суспільства собі подібних. Груповий спосіб життя для них так само характерний, як забарвлення, будова тіла і інші спадкові риси. Мало того, багато особливостей забарвлення, пахучих залоз, органів почуттів і інші морфологічні риси тісно пов'язані з громадським способом життя тварин, допомагають їм знаходити один одного і спілкуватися. Це свідчить про еволюційне закріплення всього, що полегшує тваринам об'єднання в групи. У подібних тварин існує стадний інстинкт, який поступово розвивається в онтогенезі

Утворення спільнот тварин відбувається на основі взаємодії наступних чинників:

1) суспільного інстинкту, який спонукає їх об'єднуватися з родичами і підтримувати з ними постійні контакти;

2) внутрішньовидової агресивності, яка дозволяє встановити і підтримувати певний порядок в співтоваристві.

Складність і узгодженість взаємовідносин в спільнотах високоорганізованих ссавців і птахів, у великій мірі залежить від рівня розумової діяльності, характерного для даного виду.

**Індивідуальна дистанція** між окремими особинами в співтоваристві є певний віддалений аналог території, що охороняється одиночними тваринами. Будучи членом зграї, кожна особина намагається захистити себе від усіляких випадковостей, наприклад, від несподіваного нападу одного зі своїх побратимів. Тому вона зберігає навколо себе певний вакуум простору. Це свого роду крихітна особиста територія, яку тварина "носить з собою".

Величина індивідуальної дистанції змінюється в залежності від різних факторів. По-перше, вона мінімальна в період спільного життя потомства. Мати обігріває своїх дитинчат і годує їх молоком. Дитинчата, з ще не досконалою терморегуляціею, тримаються впритул один до одного, створюючи тим самим для себе більш постійну температуру. Те ж сааме відбувається і в родині одиночних птахів. Однак у міру того як пташенята виростають, в сім'ї виникають явні ознаки взаємного антагонізму, який пізніше призводить до її розпаду і до відновлення типового для виду одиночного способу існування. Наприклад, молоді сорокопуди під час відпочинку сидять на гілочці впритул один до одного, приблизно протягом місяця після вильоту з гнізда, але потім вони все частіше і частіше вступають в конфлікти і вже не підпускають до себе своїх братів і сестер. Мати і батько годують молодих ще й тоді, коли ті самі можуть ловити комах, але настає момент, коли самка не вирішується наблизитися до підрослому пташеняті з тим, щоб передати йому спійманого жука. Самці сорокопуди починають проявляти пряму агресію по відношенню до підросли пташенятам. Саме в цей час то один, то інший молодий сорокопут залишає околиці рідного дому, і сім'я поступово розпадається. Другий період, коли тварини нехтують індивідуальними дистанціями, охоплює час утворення пар. У багатьох видів самець і самка вступають в тілесний контакт тільки в моменти злягання. Весь інший час вони тримаються віддалік один від одного, і будь-яка спроба з боку одного з подружжя порушити індивідуальну дистанцію наштовхується на недвозначну загрозу. Так, самці і самки бурундуків поза короткого періоду шлюбного сезону проявляють один до одного яскраво виражену агресію. Самець і самка малого зуйка, що годуються на кромці мілини і випадково опинилися поруч, насторожено поглядають один на одного і обходять місце зустрічі стороною. Іноді в цей момент самець кидається на самку і намагається вдарити її дзьобом. Життя в сім'ї, під час якої тварини постійно змушені нехтувати збереженням індивідуальних дистанцій, охоплює зазвичай не більше двох-трьох місяців на рік. Протягом решти року особини одиночних видів зберігають між собою індивідуальні дистанції - незалежно від того, чи є вони членами однієї популяції або стикаються один з одним короткочасно і випадково. У різних ситуаціях дистанції між особинами певного виду можуть бути неоднаковими, але у кожного виду існує деяка мінімальна дистанція, спроба порушити яку завжди викликає явне протидія. Між окремими особинами в групі завжди встановлюється певна дистанція, яка необхідна для їх нормальної взаємодії. Один з аспектів соціальних взаємовідносин тварин пов'язаний з проблемою вищих когнітивних функцій. Йдеться про структуру індивідуалізованих співтовариств, всі члени яких розрізняють один одного «в обличчя» і складність організації яких залежить від рівня розумової діяльності виду (Крушинський, 1986; Гудолл, 1992).

***Комунікативна поведінка.*** Одним з основних факторів, що сприяють формуванню соціальної поведінки в еволюції, є система комунікації. Неможливо уявити соціальну поведінку без обміну інформацією між особинами. Слід зауважити, що дослідження комунікативних можливостей тварин завжди викликають численні дискусії через складність порушуваних проблем. Комунікація в природі охоплює широке коло явищ. Як правило, система відтворення і впізнання сигналів у тварин генетично детермінована. Іноді «запуск» цієї системи вимагає певних зовнішніх умов. Більшість тварин в певній мірі спеціалізовані на домінуючій сенсорній модальності. Можна виділити кілька основних типів комунікацій.

*Тактильна.* Важливий спосіб комунікації комах, ракоподібних і багатьох інших членистоногих. Сюди ж відноситься грумінг (активна поведінка тварин, спрямоване на очищення поверхні тіла) приматів.

*Звукова.* Найбільш наочним прикладом є спів птахів, але унікальний рекорд належить горбатому киту, який розпізнає звуки родичів за десятки кілометрів.

*Хімічна.* Основний спосіб обміну інформацією у більшості ссавців, але рекорд належить представникам іншого класу - самець метелика здатний розпізнати феромони самки за 4-5 км.

*Зорова.* Незважаючи на можливість дії лише на невеликих відстанях (в межах

видимості), являє собою один з найважливіших видів комунікації у високоорганізованих представників (папуг, великих хижаків, приматів і особливо у людини). У природі зорова комунікація виражається через пози, жести, рухи, ритуальні демонстрації, шлюбні танці і т.п. Часто сигнали різних модальностей скомбіновані разом всередині видоспецифічності поведінкової програми. Комунікативні сигнали відіграють ключову роль в репродуктивній ізоляції видів. У природі практично не зустрічаються міжвидові гібриди. Разом з тим, їх порівняно легко отримати в лабораторних умовах. Значить, не генетичний фактор незкрещуваності є в даному випадку причиною відсутності гібридів в природі, а комунікативний. Особливо чітко

відмінність репродуктивних сигналів виражено у родинних симпатричних видів, схожих морфологічно. Комунікативна поведінка соціальних тварин нерозривно пов'язана з явищем ритуалізації. Термін **«ритуалізація»** був запропонований видатним англійським біологом-еволюціоністів Дж. Хакслі (1887-1975). Так він назвав еволюційний процес, при якому певні форми руху в ході філогенезу втрачають свою первісну функцію і набувають символічного значення. Таким чином, виникає новий інстинктивний акт, який стає самостійний, як і будь-який інший. Оскільки ритуали виражаються певними позами і рухами, що представляють собою ФКД, їх сигнальне значення зрозуміло всім членам групи без навчання. Відправною точкою процесу ритуалізації, як правило, служить розглянутий нами далі конфлікт мотивацій. Зазвичай в конфлікті задіяні альтернативні тенденції: в одну сторону -прагнення до їжі, статевого партнера, агресії, в іншу сторону - страх. Зазвичай цей конфлікт виражається поведінковим внутрішнім протиборством «наближення-уникнення». Між цими конфліктними тенденціями починається боротьба за домінування. Підсумком такої боротьби є ритуалізована поведінка, яка виглядає як неповна форма поведінкового акту. Так, поза загрози - це майже завжди комбінація тенденцій до атаки і втечі. За допомогою ритуальних демонстрацій досягається збереження усталених ієрархічних відносин і підтримання порядку в ієрархічній структурі. Основні демонстрації символізують або загрозу, або умиротворення. У першому випадку імітується збільшення розмірів тіла (підняття пір'я, плавників, вовни), у другому випадку - зменшення розмірів, підставка вразливої частини тіла, відтворення дитячого поведінки або поведінки самки. У природі ми зустрічаємо численні приклади не тільки внутрішньовидової, але і міжвидової комунікації. Вельми схожі демонстрації, розраховані на обман ворога. Зазвичай вони пов'язані з фарбуванням тіла, спрямованої на наслідування «вигідному» в даній ситуації

зразком. Таке явище отримало назву **мімікрія**. Це може бути і захисне забарвлення, що робить тварина непомітним, і, навпаки, яскраве забарвлення, що робить його схожим на кого-небудь небезпечного. У другому випадку загальною тенденцією є збільшення обсягу тіла і «плями-очі», які ми спостерігаємо у самих різних тварин. Прояв всіх форм поведінки перебуває під впливом добових, сезонних і інших ***біологічних ритмів.***

**Інші класифікації поведінки.** Найбільш часто вживані класифікації поведінки докладно розглянуті в фундаментальній керівництві Р. Хайнда «Поведінка тварин» (1975, гл.2). Назвемо деякі з них.

*♦ За безпосередніми причинами, що викликають той чи інший поведінковий акт.* Наприклад, всі види активності, частота або інтенсивність яких достовірно підвищуються під дією чоловічого статевого гормону, можна об'єднати і позначити як «статева поведінка самця». Подібно до цього всі види взаємодії самців з суперниками можуть бути описані як «агоністична поведінка».

♦ *За функціями* - угруповання різних форм поведінки в залежності від тієї ролі, яку вони відіграють у житті тварини. Цей спосіб дає можливість окреслити такі категорії, як загроза, залицяння, добування їжі і т. Д.

♦ *За походженням в філогенезі* - широко використовується етологами при розгляді проблем еволюції поведінки, зокрема еволюції власне інстинктивних дій. В її основі лежить ретельне порівняльне вивчення поведінки видів з різним ступенем спорідненості.

♦ *За способом формування в онтогенезі* - одна з найважливіших і найбільш

поширених. Враховує особливості прояву даного поведінкового акту в процесі індивідуального розвитку. Відповідно до цієї класифікації поведінку традиційно поділяють на *вроджене (інстинктивне) і придбане в результаті навчання.* Це наближається до прийнятого в фізіології ВНД виділення двох видів діяльності - умовно і безумовно рефлекторної. Вроджена поведінка забезпечує пристосування особини до умов середовища, зазвичай характерним для виду в цілому. Придбане поведінка - спосіб індивідуального

пристосування особини до мінливих умов середовища.

**Класифікація форм поведінки, запропонована Л. В. Крушинський.**

Практично в будь-якому дослідженні поведінки виникає питання про те, чи є даний поведінковий акт вродженим або набувається в процесі накопичення індивідуального досвіду. Для точної відповіді на питання про співвідношення вроджених і набутих компонентів в поведінці потрібно спеціальний аналіз із застосуванням генетичних методів і деприваційних експериментів (виховання в ізоляції від дії тих чи інших факторів зовнішнього середовища). Відповідь в кожному конкретному випадку особлива, причому найбільші труднощі виникають, коли мова йде про складні когнітивні функції. Найчастіше саме розподіл на «вроджене» і «придбане» проводиться абсолютно неправомірно. Наприклад, у багатьох випадках, коли поведінковий акт сформувався без явної участі асоціативного навчання, його відносять до категорії вроджених, слідуючи примітивної логіки дихотомічного розподілу. Однак це далеко не завжди вірно, оскільки, по-перше, не всі індивідуальні пристосувальні поведінкові реакції є результатом навчання, і, по-друге, якщо для появи поведінкового акту не потрібно навчання, це ще не означає, що він здійснюється по готовій генетичній програмі . Тут ми стикаємося з досить поширеним варіантом змішування понять. Пояснення цьому дає класифікація форм поведінки, запропонована Л. В. Крушинський (1986). Вона поєднує в собі два критерії: 1) *спосіб формування в онтогенезі,* 2) *принципові нейробіологічні механізми, що лежать в основі здійснення даного поведінкового* *акту.* Використовуючи ці критерії, Л. В. Крушинський виділив три основні категорії поведінкових актів.

♦ Поведінка, яка будується по ***спадково обумовленій*** *програмі і не вимагає* для свого розвитку ***спеціального навчання*** *або тренування*. В цілому відповідає вродженим, або інстинктивним діям.

♦ Поведінка, яка формується ***поступово, у міру накопичення індивідуального досвіду.*** Це різні форми звикання і навчання.

♦ Поведінка в новій для тварини ситуації, на основі *екстреного* ***прийняття ним рішення, без попереднього навчання і при відсутності відповідної спадкової програми.*** Доцієї категорії відноситься елементарна розумова діяльність (мислення) тварин.Реальна поведінка тварини являє собою складне переплетіння названих компонентів.У ряді випадків подібні за зовнішнім вираженням дії можуть відрізнятися за їхспіввідношенням.

Індивідуальне пристосування тварини до умов середовища може здійснюватися двояко: навчання дає йому можливість пристосуватися до постійно діючих, але знайомих факторів середовища, що варіюються, а завдяки різним видам мислення, або розумової діяльності, тварина може відповісти екстреною і адекватною реакцією на непередбачені зміни звичних умов, що практично неможливо досягти лише на основі навичок і звичок, набутих навчанням. Як підкреслює Л. В. Крушинський (1986), особлива пристосувальна роль елементарної розумової діяльності полягає в *«забезпеченні адаптивної реакції вже при* *першій зустрічі з новою ситуацією».* У сучасній науці явища, які відносяться до елементарної розумової діяльності, залишаються найменш вивченими, проте їх опис, аналіз та інтеграція в загальну систему знань про когнітивні процеси дуже важлива. Справа в тому, що елементарне мислення тварин більшою мірою, ніж інші когнітивні процеси, наприклад, просторова пам'ять, родинно невербальному мисленню людини.

**Питання для самоконтролю**

1. Чим відрізняється комунікація тварин від мови людини?

2. Чим відрізняється комунікація людини та комунікація тварин?

3. Чи є людська мова єдиною формою другої сигнальної системи?

4. Які функції виконує агресія у суспільстві? Чи буде можливим існування без агресії?

5. Охарактеризуйте переваги та шкоди, які надає агресивна поведінка?

6. Охарактеризуйте різноманіття сексуальних стратегій в тваринному світі:

характеристики основних стратегій (проміскуїтет, полігінія, поліандрія, моногамія).

7. Наведіть пиклади зміщуваної активності в поведінці людини.

8. Наведіть приклади ритуалізації в поведінці людини.

9. Оберіть певну групу тварин (хижаки, комахи, птахи, примати, дельфіни тощо) та складіть характеристику поведінки цієї групи тварин.