

**МІНІСТЕРСТВО ВНУТРІШНІХ СПРАВ УКРАЇНИ  
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ВНУТРІШНІХ СПРАВ**

*Факультет № 6  
Кафедра соціології та психології*

**ТЕКСТ ЛЕКЦІЇ**

навчальної дисципліни «**Зоопсихологія та порівняльна психологія**»  
обов'язкових компонент  
освітньої програми першого (бакалаврського) рівня вищої освіти

*053 Психологія (практична психологія)*

**Тема № 8.** *Формування поведінки тварин та її біологічні форми*

**Харків 2023**

**ЗАТВЕРДЖЕНО**

Науково-методичною радою  
Харківського національного  
університету внутрішніх справ  
Протокол від 30.08.2023 № 7

**СХВАЛЕНО**

Вченою радою факультету № 6  
Протокол від 25.08.2023 № 7

**ПОГОДЖЕНО**

Секцією Науково-методичної ради  
ХНУВС з гуманітарних та соціально-  
економічних дисциплін  
Протокол від 29.08.2023 № 7

Розглянуто на засіданні кафедри соціології та  
психології Протокол від 15.08.2023 № 8

**Розробники:**

1. Доцент кафедри соціології та психології, кандидат психологічних наук  
Філоненко В.М.

**Рецензенти:**

1. Доцент кафедри педагогіки та психології Харківської державної академії  
фізичної культури, кандидат психологічних наук, доцент Павлик О.М.

2. Доцент кафедри соціології та психології факультету № 6 Харківського  
національного університету внутрішніх справ, кандидат психологічних наук,  
доцент Шиліна А.А.

## План лекції

1. Основні складові поведінки.
2. Інтеграція поведінки.
3. Поведінка тварин під час здобування корму.
4. Загальне значення харчування.
5. Харчова спеціалізація тварин.
6. Формування поведінки тварин під час здобування корму. Складні форми поведінки, пов'язані з харчуванням.
7. Запасання корму.

## Рекомендована література:

### Основна

1. Доценко В.В. Зоопсихологія та порівняльна психологія : навч. посібник Х. : ХНУВС, 2011. - 254 с.
2. Ільєнко М.М., Савелюк Н.М. Зоопсихологія з елементами порівняльної психології : навч. Посібник Київ : Ліра-К, 2017. - 207 с.
3. Москалець В. П. Зоопсихологія і порівняльна психологія [текст] : підручник К. : «Центр учбової літератури», 2014. – 200 с.

### Додаткова:

1. Коляденко Н. В. Зоопсихологія та порівняльна психологія: підручник / Н. В. Коляденко. — Київ : ДП «Вид. дім «Персонал», 2019. — 508 с.

## Текст лекції

### Вступ

#### **Основні складові поведінки**

Ще в XIX в. вчені вказували на різне походження різних поведінкових актів. Так, зокрема, Ч. Дарвін чітко виділив три основні категорії поведінки: інстинкт, здатність до навчання і елементарну "здатність до міркування". Ця класифікація є найбільш вірною і є загальноприйнятою і в наші дні. У попередніх розділах ми досить детально розглянули кожен з цих категорій. Основне завдання цієї глави полягає в тому, щоб визначити питому вагу кожної з цих категорій у формуванні всього комплексу поведінки.

#### **Поведінковий акт**

Харчовий, статевий, оборонний, материнський і деякі інші рефлекс є, згідно з положенням павлівської школи, тією вродженою основою, на якій будується вся подальша поведінка. Це чітке виділення групи вроджених рефлексів абсолютно необхідно і виправдано при вивченні рефлексорної діяльності. Однак коли ми переходимо від вивчення закономірностей рефлексорної діяльності нервової системи до вивчення закономірностей

поведінки, то проводити чіткий поділ актів поведінки на умовні та безумовні виявляється неможливим.

Уявімо собі досить звичайну ситуацію, яку, цілком можливо, доводилося спостерігати багатьом власникам домашніх собак. Отже, припустимо, що у собаки, що мирно спить на своєму місці, виникла спрага. Ця **мотивація** змушує її піти на кухню, де зазвичай стоїть її миска з водою. Однак миска виявляється порожньою, і собака не може задовольнити свою **потребу**. Вона починає ганяти порожню миску по підлозі, щоб привернути увагу господаря. Той же, сидячи в зручному кріслі, дивиться телевизор і не звертає ніякої уваги на шум, що виробляється собакою. Тоді вона біжить до господаря, шкребе його лапою, скиглить і намагається покликати за собою, але він не реагує і на це. Після всіх безуспішних спроб підняти господаря з крісла, собака біжить до входних дверей і починає люто гавкати, вдаючи, що за дверима хтось є. Коли господар йде до дверей, вона перестає гавкати і біжить на кухню до водопровідного крану.

Цю картину можна розбити на кілька фрагментів: виникнення спраги і пошук води - **безумовно-рефлекторні** реакції. Коли собака йде до миски на кухню - це вже цілий **ланцюг умовно-рефлекторних** реакцій. Подальші дії собаки не вкладаються в уявлення про звичайні умовні рефлекси. Спроба звернути на себе увагу господаря за допомогою лапи і скиглення - це **складна умовно-рефлекторна асоціація**. Але коли собака імітує наявність стороннього за дверима - це вже явно **розумна дія**.

Таким чином, будь-який **акт поведінки** є складним переплетінням безумовних, умовних рефлексів і елементів розумової діяльності, чіткий поділ яких виявляється можливим далеко не завжди.

### **Інстинкти**

Основою, на якій базується виконання будь-якого поведінкового акту, служать **інстинкти**. Вони спонукають тварину до виконання біологічно доцільного акту при дії певних специфічних подразників. В основі цієї доцільності лежить певна генотипично зафіксована програма, яка сформувалася в процесі філогенезу. Характерною рисою більшості інстинктів є їх приуроченість до певних вікових або сезонних періодів. При цьому поява багатьох з них докорінно змінює весь стереотип життя тварини. Незважаючи на величезну біологічну доцільність поведінкових актів, здійснюваних на основі інстинктів, вони, тим не менш, **приспосовують тварин лише до специфічних умов їх існування**. Характерною особливістю інстинктів є те, що вони, як правило, **здійснюються при першій же зустрічі тварини зі специфічним подразником**. Однак в деяких випадках інстинкти можуть проявлятися спонтанно.

### **Навчання**

Крім інстинктів і емоцій, організм має чудові механізми у вигляді **різних форм навчання**, що служать для пристосування до різноманітних умов довкілля. Характерна особливість поведінки цього типу -

необхідність *повторюваності* певної ситуації, в якій здійснюється поведінковий акт. В результаті повторюваності поведінка набуває адаптивного характеру за рахунок вироблення умовних рефлексів. При їх утворенні індіферентний подразник набуває сигнальне значення для організму в результаті поєднання з подразником, що викликає інтенсивну реакцію. Провідна основа навчання - пам'ять. Так як в природі більшість подій повторюється, то саме цей шлях пристосування до навколишнього середовища є найбільш універсальним і найменш енергоємним для організму.

### **Розумова діяльність**

За допомогою розумової діяльності здійснюється *адаптивна поведінка* при першій зустрічі тварини з різноманіттям зовнішнього світу. Цей тип поведінки є для тварини найбільш важким. Прояви розумової діяльності дуже різноманітні. Вони чітко помітні в уникненні твариною небезпек, ловлі дичини, подоланні перешкод, зокрема, відкриванні різних заборів і т.д. Однак розумова діяльність далеко не завжди проявляється в повсякденному житті, здебільшого тварина воліє діяти за *звичним шаблоном*. У поведінці людини шаблони також відіграють величезну роль, часто ми вважаємо за краще діяти автоматично, не замислюючись. Згадаймо, наприклад, як важко нам доводиться в чужій квартирі, що є дзеркальним відображенням нашої. Людині, що звикла їздити щодня по одному і тому ж маршруту на роботу, буває досить непросто змінити його. Важко буває перебудуватися з звичних і завчених понять на нові і т.д. Коротше кажучи, думати - важко.

Інстинкти, навчання і розумова діяльність мають різні *норми реакції*. Поняття про норму реакції - основне положення генетики, з позицій якої розглядаються взаємини індивідуально придбаного і природженого у формуванні фенотипу. Успадковуються не встановлені ознаки організму, а лише певні норми його реакцій. Генотип не змінюється під впливом зовнішнього середовища в процесі онтогенезу. Відмінності між певними особами обумовлюються модифікаціями, які виникають в межах різних норм реакцій організмів. Фенотип формується в результаті взаємодії генотипів обумовлених норм реакцій і тих зовнішніх умов, в яких розвивається тварина.

Ці положення були дуже актуальними і при розгляді ролі вроджених і індивідуально набутих ознак у формуванні поведінки. Норми реакцій кожної з трьох складових поведінки обумовлюють відносну роль вроджених і набутих компонентів. В процесі філогенезу відбувається суттєвий перерозподіл питомої маси інстинктів, навчання і розумової діяльності. У вищих тварин розумова діяльність починає грати все більшу і більшу роль в поведінці.

Таким чином, ми приходимо до висновку, що у формуванні адаптивної поведінки, яка здійснюється за допомогою розуму, провідну роль відіграє надзвичайно широка норма реакції тварини на різноманітні фактори навколишнього середовища. Інстинктивні акти поведінки є приватним

пристосуванням тварини до конкретних екологічних умов. Ці дві групи поведінкових актів не слід змішувати.

Розгляд адаптивної цінності різних категорій поведінки висуває вельми актуальне питання про взаємовідносини навченості і розумової діяльності у формуванні поведінки. Як розумова діяльність, так і здатність до навчання - вельми широкі форми адаптації організмів до середовища їхнього перебування. Безсумнівно, що розумова діяльність філогенетично більш молода форма пристосування, ніж здатність до навчання. У процесі індивідуального життя особини обидві ці форми адаптації тісно взаємодіють один з одним. Вивчення такої взаємодії має велике теоретичне і практичне значення. Воно важливе для розуміння закономірностей індивідуального розвитку найбільш складних форм поведінки.

Три складові поведінки можуть бути розчленовані в експериментальних умовах, а в реальному житті тісно взаємодіють один з одним. Однак у кожному конкретному випадку значимість кожної з цих складових може бути різною.

### **Інтеграція поведінки**

При вивченні поведінки тварин в природі і лабораторії вчені постійно стикаються з необхідністю виділення із загальної складної картини окремих деталей - деяких *елементарних складових*. Так, класичний слинний рефлекс у собаки супроводжується рухом до їжі, зміною дихальної функції, серцевої діяльності, включенням секреторної і моторної функцій кишечника, активізацією функції ендокринних залоз і т.д. Тому поняття рефлексу як елементарної одиниці поведінки виявляється неприйнятним, і дослідникам доводиться приймати це як єдиний досить складний фрагмент поведінки.

### **Унітарні реакції**

Л. В. Крушинський (1960) ввів поняття унітарної реакції, яку він визначає як цілісний акт поведінки, що формується в результаті інтеграції умовних і безумовних рефлексів, співвідношення яких не суворо фіксоване. Цей акт поведінки спрямований на виконання одиночної пристосувальної дії, яка при різних способах здійснення має певний шаблон кінцевого виконання. Унітарна реакція поведінки складається з різних рефлексів, які можуть мати різне співвідношення вроджених і індивідуально придбаних компонентів.

Пояснимо це на такому прикладі. Собака зустрічає господаря, який прийшов додому, з тапочками в зубах. Причин такої поведінки може бути принаймні дві: або собака спеціально навчена подавати тапочки, або вона має вроджену спадково обумовлену апортировочну реакцію. Собаки з такою спадковістю без будь-якого попереднього навчання відчують потребу носити в зубах різні предмети. Предмети ці можуть бути дуже різні, починаючи від гілочки і закінчуючи великими каменями або палицями. Собаки, які мають вроджену схильність до апортировки, навчаються носити і подавати дресирувальнику предмети легко і швидко. У той же час собаки, що не володіють даною реакцією, навпаки, освоюють даний навик з великими

труднощами і вимагають специфічних прийомів дресирування. Тому процес навчання собаки подачі тапочок також міг йти зовсім по-різному. Але кінцевий результат виконання поведінкового акту (унітарної реакції) однаковий: собака подає тапочки.

Відомі дослідники генетики поведінки Д. П. Скотт і Д. Фуллер (1965) в якості одиниці поведінки брали **зразок поведінки** - вони характеризують його як особливу і незалежну частину поведінки, що має складну адаптивну функцію. Фактично поняття "унітарна реакція" і "зразок поведінки" є практично одним і тим же.

### ***Складні інтеграції поведінки***

Окремі унітарні реакції або зразки поведінки об'єднуються в складну поведінку, що відповідає фазам життя тварини - **біологічним формам поведінки**. Л. В. Крушинський визначав їх як багатоактну поведінку, побудовану з окремих унітарних реакцій, пов'язаних із забезпеченням основних біологічних потреб. Якщо тварина змушена змінити свою поведінку, вона часто не виробляє нових рефлексів, а складає новий комплекс з уже готових шаблонів - унітарних реакцій. У той же час в рамках єдиної біологічної форми поведінки вона може змінювати ці шаблони шляхом вироблення нових умовних рефлексів і включення розумової діяльності.

Л. В. Крушинський вважає можливим виділити у тварин такі найбільш загальні біологічні форми поведінки:

- харчова;
- оборонна;
- статевая;
- батьківська;
- поведінка потомства по відношенню до батьків.

Д. П. Скотт і Д. Фуллер описували **системи поведінки**, які вони вважали відповідними біологічними формами поведінки за Л. В. Крушинським. Однак багато з наведених ними прикладів поведінки собаки, очевидно, відносяться до ще більших об'єднань (агресивна, харчова, статевая і т.д.).

Найбільш загальними підрозділами є **типи активності**. Багато фізіологів виділяють тільки чотири їх типи: оборонний, харчової, пов'язаний з розмноженням, комфортний. Зоологи зазвичай відокремлюють материнську поведінку від статевої. Д. П. Скотт (1962) вважав особливою за своєю природою поведінку новонароджених, пов'язану з порушенням материнської активності: заклик про допомогу, крики при голоді і т.д.

Л. М. Баскін (1976) виділяв наступні типи активності:

- харчова;
- оборонна;
- соціальна;
- статевая;
- материнська;

- • комфортна.

### **Формування біологічної форми поведінки на прикладі мисливської поведінки вовка**

Вдалим прикладом *формування біологічної форми поведінки* з окремих унітарних реакцій може служити *поведінку здобування їжі у вовків*. Основним способом видобутку їжі для вовків є охота, причому, оскільки вони можуть полювати на самих різних тварин, прийоми їх видобутку досить сильно відрізняються один від одного в деталях.

У мисливській поведінці вовка виділяють наступні етапи: *пошук* видобутку, за яким слідує *виявлення і крадіжка, зустріч з жертвою, переслідування, напад, вбивство, перенесення до місця поїдання, поїдання, запасання*. Всі етапи цього складного поведінкового комплексу мають яскраво виражену видову специфіку і розвиваються відповідно за цілком певними схемами, регламентованими видом видобутку. Способи полювання на лося, зайця, або ховраха відрізняються один від одного.

Мисливська поведінка вовків являє собою складний комплекс дій, що розвивається відповідно до загальної схеми реалізації інстинктивної поведінки.

Розвиток даного комплексу у вовків починається з виникнення у звірів харчової мотивації, зумовленої зниженням рівня глюкози в крові, що в свою чергу викликає роздратування харчового центру в центральній нервовій системі і появу відповідної домінантності. З появою почуття голоду вовки відправляються на пошук видобутку, тобто в силу вступає пошукова стадія інстинкту. Ця стадія протікає по-різному: вовки можуть почати відразу ж шукати сліди передбачуваного видобутку або відправитися на те місце, де вони полювали в минулий раз, наприклад до стада північних оленів, колонії ховрахів або до річки, по якій йдуть на нерест лососі. Як відомо, саме пошукова стадія інстинкту буває найбільш варіабельною. Виявлена дичина виконує роль ключового подразника і сприяє розвитку наступного етапу інстинктивної поведінки: завершальній фазі, що складається в даному випадку з нападу, вбивства і подальших стадій мисливської поведінки.

Спостереження Д. Міча за полюванням зграї вовків, що спеціалізується на великих копитних, показали, що маршрути пошуку видобутку, як правило, постійні і залежать від сезону року; ці маршрути вельми раціональні і слідує не тільки по найбільш багатим дичиною місцях, але і забезпечують найкращі можливості підходу до жертви. Виявляють свою здобич вовки найчастіше чуттям, рідше на слух і ще рідше на око. Почувши запах тварини, або відчувши його близьку присутність, вовки, що йдуть попереду, а за ними і всі інші, зупиняються, починають метушитися, збуджено виляючи хвостами, приносяться, уважно дивляться в напрямку видобутку, іноді здійснюють розвідувальні стрибки вгору або піднімаються на задніх лапах. Виявивши дичину, вовки починають її крадіжку, прагнучи наблизитися до жертви на дистанцію вірного кидка. При цьому хижак узгоджується з поведінкою жертви,

поїодиться безшумно, коли вона насторожено оглядає місцевість, і продовжує з дивним терпінням і витримкою, часом поповзом, підбиратися все ближче і ближче.

За зустріччю слідує напад в стрімкому кидку, а потім хватка або переслідування, якщо жертву не вдалося відразу зупинити. Напад **кидком** становить обов'язковий етап будь – якого вовчого полювання на великих тварин. Кидок застосовується і в горах, і на рівнині при добуванні оленів, лосів, гірських баранів і козлів, рідше кабанів або косуль. На відкритих місцях цей прийом використовується рідко через те, що вовкові важко наблизитися до жертви на близьку відстань. Якщо хижакові не вдалося зупинити видобуток або зробити вирішальну хватку протягом перших 200-500 м, то полювання здебільшого припиняється, так як очевидно, що подальше переслідування є марним. Таким чином, жертвами вовків рідко стають здорові тварини. Переслідування ослаблених або хворих тварин може тривати на значно більшій відстані. Відрізнити хвору тварину від здорової хижаки навчаються поступово. Такий навик є вдалим прикладом вироблення диференціувального умовного рефлексу в природній обстановці.

Більш дрібну дичину, наприклад зайців або диких кроликів вовки можуть переслідувати значно довше, поки здобич не виб'ється з сил. При полюванні на стадо вовки прагнуть розігнати його або відбити від групи одну або кілька тварин. Конкретні прийоми досягнення цієї мети варіюються: відволікання уваги ватажка, несподіваний кидок, атака з протилежних сторін, проникнення всередину стада для створення паніки, але найбільш часто - напад на тварин, що відокремилися від групи. Під час нападу вовки використовують гон по фронту, коли вони не вриваються в стадо, а женуть його, поки одна або кілька тварин не знесиляться і не відстануть. Через кілька хвилин погоні вони втрачають швидкість, відокремлюються від інших і стають легкою здобиччю. Вовки не гонять стадо довго і, якщо слабких тварин не виявляють, припиняють погоню. Вони немов "вичавлюють" з стада слабких тварин.

Крім описаного вище основного способу полювання, який мисливці називають з **підходу**, застосовуваного в різних ситуаціях (при випадковій зустрічі або з попереднім пошуком, з переслідуванням або без нього), вовки використовують і інші прийоми.

Так, виявивши жертву, або знаючи заздалегідь про її місцезнаходження, зграя вовків розділяється на дві частини. Одні ховаються в засідку, інші стають загоничами. Засада влаштовується на шляху ймовірного ходу сполоханої жертви. Такий спосіб полювання називається **нагон**.

**Облава** або **загін** полягає в переслідуванні жертви з перехопленням шляхом. Спосіб заснований на прагненні багатьох тварин тікати від переслідувача не по прямій, а по колу. Виявивши жертву, вовки також поділяються на дві або кілька груп. Одні женуть її, інші рухаються навперейми, коли жертва відхиляється в сторону. Перехоплювачів зазвичай буває менше, ніж

переслідувачів. Нерідко хижаки женуть жертву, рухаючись паралельними курсами. При цьому естафету переслідування приймають звірі на тому фланзі, в сторону якого змістився шлях руху жертви. Узгодженість дій в такому колективному полюванні дуже велика. Зміна ролей загоничів і перехоплювачів економить сили переслідувачів. Подібні полювання бувають за копитними і зайцями.

Полювання за допомогою "*окладу*" складається в оточенні жертви, взяття її "в кліщі" або кільце. Такий спосіб ефективний як щодо однієї особини, так і по відношенню до групи, стада, але застосовується головним чином до нездатних до активної оборони тварин.

Іноді вовки заганяють жертву у вкрай несприятливі для неї місця, наприклад в глибокий сніг, болото, на обрив і т.п. Цей мисливський прийом носить назву *загін в кут*.

Досить часто вовки використовують такий прийом, як *чатування*. Зазвичай поодинокі звірі нерухомо чатують підхід або появу жертви. Хижаки вміло вибирають укриття, з огляду на спосіб життя, поведінку жертви, погодні умови. Підстерігають на стежках у солонців, водопоїв або переправ, шляхом руху стада північних оленів, сайгаків, що пасеться, у нір гризунів.

У використанні вовком мисливських прийомів є сезонні особливості. Влітку вовки полюють головним чином поодинокі, часто використовуючи крадіжку жертви, в їх видобутку багато дрібних тварин, дитинчат. Взимку, коли збільшується стайність вовків, вони частіше практикують групові полювання; серед жертв переважають великі тварини.

Здобуваючи мишоподібних гризунів, вовки розкопують їх нори, або виганяють звірів на поверхню землі. Це так зване *мишковання*. Цей прийом здійснюється певним чином. Спочатку звір нерухомо стоїть або сидить на місці, прислухаючись чи принюхуючись до шелесту, якій виробляє мишоподібний гризун, що рухається під землею або снігом, повертаючи голову то одним, то іншим вухом до землі. Потім раптом швидко підстрибує, б'є лапами в одну точку і швидко копає в одному місці. Звірятко, таким чином, виявляється відрізним від основної нори і потрапляє в зуби хижакові. Іноді перелякана різкими ударами в дах нори жертва вискакує на поверхню землі і тут же виявляється схопленою. Подібні ж прийоми полювання вовки використовують і при лові курячих птахів, що ночують під снігом, але в цьому випадку рухи звірів бувають набагато більш обережними. Рухи і пози під час мишковання у лисиць, вовків, собак і шакалів абсолютно ідентичні (рис. 8.2).

Очевидно, багато власників собак могли спостерігати за подібною поведінкою своїх вихованців під час прогулянок в полі. Мишковання часто спостерігається при групових іграх собак, коли один з компаньйонів виявляється під якимось прикриттям, наприклад, під ковдрою. Іноді собаки мишкують просто заради розваги, полюючи на свідомо неїстівну дичину,

наприклад, землерийок, кротів або рептилій. В цьому випадку жертва не поїдається, а служить об'єктом гри, часто собаки валяються на ній і труться об неї різними частинами тіла.

Наступна стадія полювання - **напад і вбивство жертви**. Велику дичину вовки і дикі собаки намагаються набігу схопити за череву або шию, потім різким ривком голови наносять жертві велику і глибоку рану. Чималу роль грають прийоми нападу, яким хижак навчила мати.

Дрібну дичину вовки зазвичай з'їдають цілком і відразу ж на місці затримання. Велику ж здобич вони намагаються забрати в затишне місце. Невеликих тварин вовки хапають за шию і перетягують свою здобич в зубах, високо піднявши голову. Велику дичину перетягують волоком. Поїдаючи велику жертву, вовки наїдаються досита і перший час тримаються поблизу від туші, охороняючи свою здобич від численних "нахлібників" - дрібних хижаків, птахів, мишоподібних гризунів. Правда, зазвичай через велику їх кількість вовкам не вдається з'їсти тушу цілком. Серед хижаків сімейства собачих широко поширене закопування їжі на чорний день. Вовки і собаки переносять шматки м'яса в шлунку і потім відригують їх, великі шматки переносять в зубах. Під час транспортування м'яса в шлунку у вовків і собак загальмовується секреція травних залоз, і м'ясо відригується практично без ознак перетравлення. Свої запаси звірі зазвичай закопують в землю або лісову підстилку. Копають вони лапами, а закопують носом. Багато вовки і особливо лисиці мітять потім свої запаси сечею. У собак це явище зустрічається значно рідше.

Таким же чином самки приносять їжу дитинчатам. Інстинкт запасання у звірів дуже міцний і при утриманні в неволі іноді вражає своєю безглуздістю, коли звір починає "закопувати" шматок на підлозі, часом обдираючи до крові ніс. Навіть незважаючи на тисячоліття існування собаки у вигляді домашньої тварини цей інстинкт в більшій чи меншій мірі зберігається і у них. Собаки часто ховають і шматки їжі, і улюблені іграшки, "закопуючи" їх на голому місці.

Отже, прийоми видобутку їжі шляхом полювання у вовків дуже різноманітні. Вони дозволяють їм добувати як диких, так і домашніх тварин, діяти самостійно, малими групами або зграєю, використовувати особливості місцевості, фізичні, екологічні та поведінкові особливості жертв. Багатство мисливських прийомів - одна з головних причин надзвичайної мінливості поведінки цих тварин, що дає їм здатність витримувати інтенсивне переслідування з боку людини.

Хижацька поведінка вовка, незважаючи на інстинктивну основу, надзвичайно пластична. Кожна його стадія являє собою унітарну реакцію, що складається зі складного переплетення вроджених, спадково обумовлених і придбаних елементів. Під час конкретного полювання абсолютно не обов'язкова реалізація всіх складових частин комплексу поведінки щодо здобування їжі, що пов'язано і з особливостями жертви, і кількістю звірів, які беруть участь в полюванні.

Так, наприклад, полювання на новонароджених копитних, оленів або зайчат, що сидять на гніздах наземно-гніздових птахів фактично обмежується етапом пошуку, який відразу ж завершується швидким вбивством, і безпосередньо переходить в поїдання жертви. Цікаво, що в період масового отелення копитних вовки переміщаються до характерних місць отелення і щодня їх обстежують. Виявивши самку, яка недавно народила, звірі ретельно, як лягаві собаки, прочісують цю площу і зазвичай легко знаходять новонароджених.

Становлення мисливської поведінки вовків будується на основі вроджених рис: прагнення наздогнати об'єкт, що тікає, зачаїтися, коли він підійшов, діяти як з твариною, що мишкує. В незграбних спочатку діях вовчєня переглядають майбутні стадії і способи добування жертви: переслідування, засідка, мишковання. Якщо вовчєнят кілька, то в їхніх іграх чітко видно прообрази майбутніх групових прийомів полювання: облави, нагону і окладу. Такі ж елементи зберігаються в іграх дорослих вовків, їх же ми спостерігаємо і у собак.

Таким чином, фундаментом мисливської поведінки, по-видимому, служать ці шість особливостей, три з яких виявляються в одиночних іграх і три - в групових. Всі інші риси мисливської поведінки дорослих тварин формуються за рахунок навчання та передачі досвіду батьків на основі високорозвиненої розумової діяльності, характерної для всіх собачих. В іграх цуценят присутні і багато прийомів, пов'язаних з нападом на жертву і її вбивством. Під час боротьби вони імітують укуси в область шиї, плечей і рідше - живота і кінцівок.

### **Формування різних форм поведінки домашніх собак на основі мисливської поведінки вовка**

Дуже багато рис поведінки собак, які використовуються людиною, є окремі блоки із загального комплексу мисливської поведінки вовків. Так, наприклад, гончі собаки з голосом переслідують здобич по сліду або "по зрячому", ловлять дичину, вбивають, але не поїдають її. У комплекс поведінки лягавих собак входить пошук човником, прічування, затаювання у вигляді стійки або положення лежачи, а також полохання дичини, але відсутні активне переслідування, затримання видобутку і її поїдання. Поведінка лайок нагадує полювання вовків методом "загороди в кут", але без вбивства і поїдання видобутку. Найбільш повно реалізується комплекс мисливської поведінки у хортів, але у них часто відсутня перша стадія - пошук видобутку, а також остання - поїдання.

Здатність слідувати за стадом трав'яїдних тварин, вміння роз'єднати його і відокремити з нього окрему тварину, що лежить в основі поведінки пастуших собак, також є елементом групового полювання на стадних тварин.

Норне полювання не характерне для вовків, воно включає в себе всі елементи поодинокого полювання на дичину середнього розміру, а також

мишковання. У норному полюванні присутні і елементи одноборства з противником, що належать до свого біологічного виду, оскільки нірні собаки мають практично ті ж розміри, що і їх противники: лисиці, єнотовидні собаки і борсуки.

Таким чином, при аналізі всього комплексу поведінки тварин можна виділити такі основні біологічні форми поведінки, як здобування їжі, комфортна, оборонна, статеві і батьківська. Крім того, практично у всіх формах поведінки тварини взаємодіють один з одним, будують різноманітні споруди, здійснюють більш-менш далекі міграції.

## **БІОЛОГІЧНІ ФОРМИ ПОВЕДІНКИ**

### ***Поведінка щодо здобування їжі***

#### **Загальне значення харчування**

Харчування займає одне з найважливіших місць серед всіх проявів життєдіяльності тварин. Їжею тваринам служать і різні рослини, від нижчих - водоростей, лишайників, грибів, до вищих - квіткових, і найрізноманітніші тварини. Характер харчування визначає ставлення даної особини до найважливіших для неї елементів середовища - джерел необхідних харчових речовин, тобто до багатьох інших рослинних і тваринних організмів. Таким чином, саме характер харчування в значній мірі обумовлює стан даної тварини в біоценозах. Видатний російський фізіолог І. М. Сеченов більше 150 років тому (1861) вказав, що "організм без зовнішнього середовища, що підтримує його існування, неможливий, тому в наукове визначення організму повинно входити і середовище, що впливає на нього". Без вивчення діяльності щодо здобування їжі та харчування не можна зрозуміти ні біології виду в цілому, ні окремих проявів життєдіяльності особин, груп, популяцій. Аналіз етограм представників найрізноманітніших видів показує, що незалежно від набору кормів, використовуваних в їжу, діяльність щодо здобування їжі тварини неминуче займає основну частку всієї її добової активності. За характером харчування тварин можна розділити на м'ясоїдних, що харчуються в основному їжею тваринного походження, і рослиноїдних. Тип харчування визначає особливості обміну речовин і будови тіла тварини. З особливостями здобування їжі і харчування тісно пов'язаний цілий комплекс видових морфофізіологічних адаптивних рис скелета і мускулатури, особливо органів руху, органів травлення, нервової системи та органів чуття. Такі, наприклад, гострі втяжні кігті кішки і її очі, пристосовані до денного і нічного зору; дуже гострий нюх і слух лисиці; здатність комахоїдних кажанів відшукувати в темряві і переслідувати комах, що летять, за допомогою ультразвукової локації та ін.

Цікаво відзначити, що, харчуючись однією і тією ж їжею, різні тварини використовують різні способи її здобування. Так, безліч тварин середньої смуги харчуються насінням сосни і ялини, дістаючи їх з шишок різними характерними для даного виду способами. Клести надкушують лусочки шишок, білки обгризають шишку цілком, залишаючи від неї лише голий стрижень, дятли

розбивають шишку, вставляючи її в спеціальний "верстат" - "кузню". За характером пошкоджень знайденої на землі шишки досвідчений натураліст абсолютно безпомилково визначає, хто з мешканців лісу використовував в їжу її насіння.

Більшість морських і річкових птахів є *іхтіофагами*, тобто харчуються рибою. При цьому кожен вид птахів використовує свій, видоспецифічний спосіб її добування. Так, чайки і крячки літають над водою і схоплюють рибу, яка опинилася біля самої поверхні. Баклани і гагари пірнають за рибою на велику глибину. Зимородок затаюється і вартує рибу, сидячи на гілці, що нависла над водою, а побачивши здобич, пірнає за нею. Чаплі, вистежуючи рибу, повільно ходять по мілководдю і вражають свою здобич влучним ударом дзьоба. Пелікани добувають рибу, заганняючи косяк риби в середину своєї зграї, ляскаючи по воді крилами, а потім використовують дзьоби з мішками в якості сачків.

Пересування в пошуках місць, найбільш зручних для пасіння або полювання за живою здобиччю, вимагає від тварини чіткого сприйняття різномірних сигналів, здатності орієнтуватися в просторі і відповідних доцільних реакцій, здійснюваних за посередництвом складних поєднань безумовних і умовних рефлексів.

При уважному вивченні біології видів часто виявляється, що, незважаючи на особливості обміну речовин і будови тіла тварини, такі поняття як *хижий* і *рослиноїдний* часто виявляються досить умовними. Так, наприклад, більшість типових хижаків часом їдять ягоди і фрукти, трав'яні гризуни з жадібністю поїдають комах, а олені, що харчуються ягелем, не гребують пташиними яйцями і гніздами лемінгів.

Корми, які використовуються представниками кожного виду, діляться на *основні*, *другорядні* і *випадкові*. За ступенем їх привабливості корму поділяють на *бажані*, *такі, що поїдаються охоче* і *вимушені*. Бажаний корм, як правило, біологічно найбільш цінний для споживача в умовах даного сезону і географічної обстановки. Але потреба організму в поживних речовинах може досить сильно змінюватися в залежності від сезону року і фізіологічного стану тварини. Відповідно до цього можлива і зміна кормових переваг. До категорії вимушених відносять корми, які споживаються головним чином при голодуванні.

Іноді тварини поїдають, здавалося б, неїстівні або навіть отруйні корми. Причини цих дивних пристрастей полягають в тому, що окремі види тварин можуть бути нечутливі до деяких отрут і використовувати їх в якості ліків.

За ступенем кормової спеціалізації тварин ділять на *стенофагів* і *еуріфагів*.

До стенофагів відносяться види, які мають вузьку харчову спеціалізацію та харчуються досить обмеженим діапазоном кормів. Яскравий приклад стенофагів - гігантський мурахоїд, який живиться тільки термітами і мурахами,

міцні житла яких він руйнує великими кігтями передніх лап. Його гнучкий, довгий, покритий липким слизом язик легко проникає в ходи і камери термітника і витягує приклеєних особин. Типовим стенофагом є добре відомий усім сумчастий ведмідь коала, який живиться майже виключно листям евкالیпта, а також велика панда, звана бамбуковим ведмедем через харчування молодими пагонами бамбука.

Життя стенофагів можливе тільки при постійній наявності джерела їжі, тому такі види зазвичай поширені в тропічних зонах земної кулі.

В умовах помірних і холодних зон північної півкулі типових стенофагів мало, більшість видів наших тварин - еурифагі, або всеїдні тварини. Це, наприклад, бурий ведмідь, єнотовидний собака, борсук, кабан, сірий пацюк, сіра ворона і ряд інших.

### **Формування поведінки щодо здобування їжі**

Поведінка щодо здобування їжі виникає в результаті певних гуморальних зрушень в крові, перш за все зниження рівня глюкози, що створюють осередок стійкого підвищення збудливості в певних відділах центральної нервової системи. Воно чітко розділяється на наступні фази:

- • пошук харчового об'єкта;
- • добування їжі;
- • її поїдання;
- • запасання.

Тривалість і характер пошукової стадії в значній мірі залежать від того, наскільки добре дана особина орієнтується на своїй території і наскільки постійно там розташування потенційних харчових об'єктів. Велике значення має і велика кількість кормів. У процесі пошуку їжі тварині доводиться часом вирішувати досить складні логічні завдання, пов'язані з вибором необхідної стратегії.

Абсолютно різні стратегії, що залежать від морфології даного виду і характеру їжі, тварини можуть використовувати і при добуванні їжі. Як вже говорилося, вовки, полюючи на тварин різного розміру, використовують абсолютно різні прийоми. У тих же випадках, коли вовки поїдають рибу, викинуту рибалками на берег, або їдять кавуни або дині на баштанах, їх поведінка нічим не відрізняється від поведінки будь-яких трав'яїдних тварин.

Харчування є одним з постійних і індивідуалізованих занять тварин. При пошуку їжі кожна особина максимально використовує можливості свого мозку, ніж підвищує ефективність харчової поведінки. У цьому плані вплив умов добування їжі є одним з основних чинників, що формують поведінку тварин.

Тварина може поїдати їжу або безпосередньо там, де вона знайдена, або нести її в більш зручне або затишне місце. Якщо кількість здобутої їжі велика і не може бути з'їдена відразу, то тварини можуть робити запаси.

Виникненню у багатьох видів цієї важливої адаптивної риси поведінки щодо здобування їжі - здатності збирати та зберігати запаси корму взапас -

сприяють сезонні зміни якості або доступності корму, коливання врожайності насіння і "м'якушевих" плодів, чергування рясних їжею і голодних сезонів. Ця особливість поведінки добре виражена у небагатьох груп птахів і величезного числа видів ссавців і особливо характерна для видів, щодо осілих і діяльних протягом всього року. Багато видів, які проводять всю зиму в норі, але не впадають в повну сплячку (звичайний хом'як, бурундук, довгохвостий ховрах) збирають запаси насіння, так як нерідко пробуджуються від зимового сну і годуються ними. Їх комори розташовуються обов'язково в норі, поруч з зимівельних камерою. Навесні ці звірята виходять з нір настільки рано, що не можуть знайти достатньої кількості повноцінних кормів, ще прихованих під щільним снігом. Поширення цієї пристосувальної риси поведінки серед ссавців у великій мірі пов'язано з географічним та кліматичним середовищем. Представники різних видів при запасанні їжі використовують різні стратегії. Так, наприклад, багато хижих ссавців влаштовують свої комори не в спеціально приготованих сховищах, а в будь-якому місці на великій індивідуальній мисливській ділянці, де вдається добути кількість корму більше добової потреби. Багато хижаків ховають запаси, щоб не привертати уваги пернатих - воронів, ворон, сорок, сойок, які нерідко розтягують частину їх видобутку і своїм криком привертають більше небезпечних чотириногих конкурентів.

Бурий ведмідь великий в обсязі видобуток не обробляє на шматки, а, відтягнувши в затишне місце, завалює гілками, мохом і поступово використовує, часом навіть охороняючи від настирливих "нахлібників".

Деякі дрібні хижаки з родини куніцеподібних роблять відносно великі запаси. Так, комори ласки і горностає іноді містять до 20-40 польовок і мишей, зібраних в одному місці, у чорного тхора знаходять кілька десятків жаб. В запасах європейської норки виявляли від 2 до 5 кг дрібної риби, у американської норки - до 20 кг і т.д.

Звірі, що мешкають в норах або дуплах, можуть влаштовувати великі комори безпосередньо в своїх оселях або поруч з ними.

Деякі гризуни влаштовують спільні комори. Нерідко запаси навіть дрібних звірків бувають настільки великі, що частина їх залишається на наступне літо. Так, наприклад, одного разу в Біловезькій пущі вагою величезного запасу жолудів, зібраних желтогорлими мишами, були виламані стінки дупла на великому дубі, і 47 кг жолудів висипалися на землю. Нерідко трапляється і так, що зібрані запаси розкрадають інші, більш сильні ссавці. Ведмеді восени і навесні руйнують нори бурундуків, добуваючи зібрані ними кедрові горішки; стада північних оленів на болотистих тундрах півночі Сибіру з великою жадібністю поїдають соковиті паростки осоки, зібрані в коморах поліркою Миддендорфа. Протягом століть у народів - аборигенів Східного Сибіру, Камчатки, Забайкалля і Північної Монголії існував звичай осінньої заготівлі кореневищ і цибулин, викопаних з комор полірок. Встановлено, що плоди ліщини, кедр, дуба, липи, зібрані бурундуками, желтогорлими і

лісовими мишами відрізняються виключно високою якістю, оскільки гризуни відбирають їх, користуючись своїм тонким чуттям.

### **Складні форми поведінки, пов'язані з харчуванням**

Надзвичайна важливість цієї біологічної форми для тварин сприяє прояву різноманітної складної поведінки. Саме в сферах добування їжі найчастіше спостерігається застосування тваринами знарядь, на цьому ж ґрунті різні види тварин утворюють симбіози.

### **Утворення симбіозів**

**Симбіозом** зазвичай прийнято називати такі взаємодії між тваринами різних видів, які приносять їм взаємну вигоду. Подібні взаємини зазвичай відзначаються в здобуванні їжі і оборонній біологічних формах поведінки, причому найчастіше вони будуються на поєднанні обох цих форм. Таких прикладів відомо безліч.

У ті часи, коли в американських преріях паслися багатотисячні стада бізонів, виник симбіоз між цими гігантами і маленькою *воловою пташкою*. Ці пташки робили ходи в густій шерсті бізонів, в яких зігрівалися в зимовий час. Тут же вони і годувалися, поїдаючи комах, які поселяються на тілі бізонів. Таким чином, птиці рятували бізонів від надокучливих комах, а бізони надавали їм "стіл" і "дах над головою", а також забезпечували охорону.

Класичний приклад симбіозу - *рак-відлюдник* і *актинія*. Дорослий рак сам знаходить і переносить актинію до себе на раковину, в якій він живе. Таке співжиття виявляється взаємовигідним. Актинія захищає рака від нападу риб, для яких він представляє ласу здобич. Рак-відлюдник, активно переміщаючись по дну, створює більш сприятливі умови для харчування актинії, позбавленої можливості самостійно пересуватися.

Поступово розростаючись, підошва актинії охоплює раковину, перетворюючись в трубку, яка продовжує рости вперед, козирком наростаючи над тілом рака. При таких "будівельних" здібностях співмешканця швидкорослому раку не доводиться часто міняти раковини. Деякі види актиній виявляються здатні до розмноження, тільки мешкаючи на раковині, зайнятий раком-відлюдником. Поселяючись на порожніх раковинах або на живих молюсках, вони не розмножуються. Очевидно, рак-відлюдник виділяє якісь речовини, необхідні для нормального розвитку актинії. Іноді в цьому симбіозі з'являється і ще один учасник - представник одного з видів *багатоцінкових черв'яків*, який живе безпосередньо в раковині, і виконує функції прибиральниці. Коли рак харчується, черв'як висовується з раковини і захоплює шматочки їжі. Цікаво, що раки ніколи не намагаються з'їсти черв'яків, що живуть в їх раковинах, в той час як цілком охоче вживають в їжу черв'яків того ж виду, що трапляються їм поза раковин. Змінюючи раковину на більш простору, рак не забуває перенести туди і "свого" хробака. Актинію він також пересаджує на нову раковину. При цьому актинія у відповідь на стиск

колишнього раку відразу ж відчіплюється від субстрату і легко дає перемістити себе на нове місце.

Ще один приклад симбіозу - **риби-чистильники** південних морів. У зоні Малих Антильських островів мешкає цілий ряд риб, що харчуються виключно паразитами, що живуть на тілі більших риб. Риби, уражені зовнішніми паразитами, регулярно припливають до місць проживання цих санітарів на своєрідну чистку. Наприклад, такі мандрівні риби, як кефаль, припливають до чистильників цілими косяками і, завмерши в похилому положенні головою вниз, дають себе обробити. Подібні ж функції виконують і креветки. Риби підставляють їм найбільш уражені місця, і "санітар", забравшись на "клієнта", проводить повну "санацію". При цьому риби відкоплюють зяброві кришки і відкривають рот. Чистильники безбоязно спрямовуються в пащу до великих риб, а ті не роблять жодних спроб їх проковтнути. Якщо потенційний "клієнт" сам не висловлює бажання скористатися гігієнічною процедурою, чистильник, щоб привернути його увагу, виконує своєрідний танець, розкриваючи плавники, опускаючи і піднімаючи хвіст.

Співдружність чистильників з "клієнтами" обопільно корисно. Санітари годуються виключно за рахунок паразитів. Тропічні риби теж не можуть обходитися без чистильників: останні не тільки знищують паразитів, але і обробляють рани, видаляючи відмираючі тканини. Одного разу на рифах біля Багамських островів був проведений своєрідний експеримент. Аквалангісти, працюючи декілька днів поспіль, виловили всіх чистильників. Після цього більшість риб покинуло даний риф, а у тих, які там залишилися, на тілі і плавниках незабаром з'явилися рани, пухлини, місця, уражені грибками. Різні види риб-чистильників є в морях всіх широт.

Цікавим прикладом симбіозу служить поведінка **медоуказчика**. Цей птах, що мешкає в Південній Америці, вважає за краще харчуватися личинками диких бджіл, однак дістати їх самотійно з гнізда він не в змозі. Виявивши бджолине гніздо, медоуказчик починає видавати різкі звуки, які залучають тварин, здатних розорити дупло, зайняте бджолами, наприклад, ведмеда. Коли ведмідь розкриває дупло і починає поїдати бджолині стільники, птиця поїдає личинок, які в достатку вивалюються з сот. Такою особливістю медоуказчика користуються і люди. Ці птахи, виявивши бджолине гніздо, летять сповіщати про це видобувачів дикого меду і виводять їх до нього. При цьому часто птиці встановлюють міцний зв'язок з певними людьми, виконуючи функції своєрідної мисливської собаки.

Прикладів різноманітних симбіозів можна навести безліч, вони досить широко поширені і зустрічаються практично на всіх щаблях еволюції тваринного світу.

Наприклад, єгипетський бігунок (*Pluvianus aegyptius*), який видзьобує органічні залишки, які застрягли між зубів крокодила. Крокодил цьому не противиться і широко розкриває пащу

### Групові полювання

Для представників деяких видів характерні групові полювання. Це, перш за все, види, що полюють на велику здобич. Так, леви, які живуть прайдами, полюють на зебр, антилоп, а іноді навіть на молодих слонів і носорогів. Багато прикладів колективного полювання описано у представників сімейства собачих. Дивно злагоджена поведінка під час полювання виявляють вовки і гиєнові собаки.

Групові полювання гиєнових собак були описані Дж. Гуддол в книзі "Невловимі вбивці". Вона зазначає, що гиєнові собаки полюють зграями, діяльність яких чітко координується. Лідер з самого початку обирає потенційну жертву і кидається до неї. Решта собак біжать за ним, і всі переслідують одну і ту ж тварину, поки вона не втече або не потрапить їм в зуби. Якщо гиєнові собаки зустрічають велике стадо, то зграя робить короткий ривок в бік групи тварин, а потім, зупинившись або рухаючись кроком, уважно спостерігає за антилопами, які кидаються врозтіч. Потім, в залежності від наявності можливої жертви, собаки можуть погнатися за якою-небудь однією твариною або пробігти рясю мимо і повторити той же прийом з іншим стадом.

Іноді, переслідуючи стадо, зграя гиєнових собак розбивається на групи і одночасно переслідує кілька тварин. Найчастіше всі погоні зливаються в одну. Схоже, що кожна собака стежить за ходом полювання в іншій групі і кидає свою жертву, якщо бачить, що в іншій собаки або групи собак є більше шансів наздогнати здобич.

Колективні полювання спостерігаються у дельфінів.

При цьому описані випадки, коли дельфіни за власною ініціативою співпрацювали з рибалками, заганняючи рибу в сітки. Спільно полюють і деякі птахи, як уже говорилося, злагодженими групами ловлять рибу пелікани. Іноді в цих полюваннях беруть участь і баклани. Автору неодноразово доводилося спостерігати успішно злагоджені полювання на щурів і голубів у ворон, що діяли парами або невеликими групами.

### Орудійні дії

Про використання знарядь при добуванні їжі тваринами в даний час написано багато. Так, наприклад, широко відома ця особливість *людиноподібних мавп*. Багато з них "вивуджують" термітів з термітника прутиками і травинками; відносять на тверді підстави - "ковадли" пальмові горіхи і розбивають їх за допомогою каменів, використовуваних як молотків. Описані випадки, коли мавпи, побачивши відповідний камінь, підбирали його і тягали з собою, поки не добиралися до плодоносних пальм. Застосуванню прутиків для "ловлі" термітів і каменів для розбивання горіхів, які складають їх звичайний корм, мавпи, навчаються поступово, починаючи з раннього дитинства. Хоча загальноприйнято розглядати орудійну діяльність мавп як прояв розуму, вона у великій мірі є результатом навчання і наслідування.

Орудійна діяльність описана не тільки у людиноподібних мавп, а й у деяких інших видів ссавців, а також у птахів. Поряд з тим, що ця діяльність може проявлятися як розумні рішення в новій ситуації або формуватися як повсякденний навик за рахунок навчання і наслідування, орудійні дії входять в звичайний видоспецифічний репертуар поведінки окремих видів тварин. До таких видів відносяться, наприклад, *морські видри - калани*, а також декілько видів птахів - *галапагоські дятлові в'юрки*, деякі представники *воронових*.

Орудійна діяльність каланів вивчена досить докладно. Ці тварини часто використовують в їжу двостулкових молюсків, попередньо розбивши їх об камінь. Це відбувається наступним чином. Виринаючи з води з молюском в зубах, калан перевертається на спину, кладе його на груди і починає бити молюска о камінь, що лежить на його грудях. Після кожної серії ударів калан робить коротку паузу, протягом якої намагається дістати тіло молюска. Якщо це не вдається, тварина повторює серію ударів. Після того, як молюск з'їдений, калан пірнає за наступним. Використовувані в якості ковадла камені мають гладку поверхню і певний розмір. Пірнаючи за наступним молюском, калан зазвичай тримає камінь під пахвою. Дорослий калан поїдає близько семи кілограмів молюсків щодня. Дорослі самки цілеспрямовано навчають дитинчат розколювати раковини і підбирати відповідні для цього каміння.

Прикладом орудійної діяльності, пов'язаної з добуванням їжі, може служити і специфічна поведінка *єнота-полоскуна*. Вони живуть на деревах поблизу води, ретельно миють у воді будь-які харчові об'єкти перед тим, як з'їсти його, виробляючи абсолютно специфічні "пральні" рухи. Цю особливість єнотів свого часу успішно використовував у дресируванні В. Л. Дуров, створивши свій знаменитий цирковий номер "єнот-прачка", який і сьогодні користується незмінним успіхом у глядачів.

Однією з найпростіших форм орудійної і конструктивної діяльності птахів є використання отворів і щілин в деревах в якості затискачів для шишок при вилученні з них насіння, що спостерігається у *дятлів*. Годуючись насінням сосни або ялинки, великий строкатий дятел вибирає на якомусь дереві проміжок між стовбуром і сучком, вставляє туди попередньо зірвану з дерева шишку і видовбує з неї насіння. Зірвавши наступну шишку, дятел вибиває з "верстата" використану і вставляє в нього нову. Подібні місця використовуються дятлом постійно, іноді протягом багатьох років, і називаються "кузнями дятла". Близько постійних кузень зазвичай лежить безліч розбитих дятлом шишок.

Найбільш відомий приклад цього роду орудійної діяльності демонструють *Дарвінови в'юрки*, що відносяться до різних видів. Вони використовують гілочки або кактусові голки для вилучення личинок комах з-під кори дерев, причому це основний спосіб добування їжі, характерний для будь-якого представника виду. Дятловий в'юрок вже в ранньому віці, відразу ж після вильоту з гнізда, починає маніпулювати прутиками, поступово вдосконалюючи техніку їх застосування для добування личинок. Ця поведінка проявляється і у

молодих птахів, вихованих в ізоляції від родичів, тобто не вимагає навчання наслідуванням. Вважають, що дятлові в'юрки генетично схильні до цього способу маніпулювання прутиками або колючками кактусів. Характерно, що в'юрки не тільки використовують готові гілочки і голки, але можуть обробляти їх, надаючи їм потрібну форму: вкорочувати, відламувати бічні пагони. В цьому відношенні їх поведінку зовні цілком можна порівняти з поведінкою шимпанзе, які відповідним чином готують прuti для добування термітів з термітника.

Кілька видів хижих птахів - **стерв'ятників**, що мешкають в Африці, охоче вживають в їжу яйця страусів. Однак розбити шкарлупу стерв'ятник не в змозі. Знайшовши страусине яйце, він відправляється на пошуки відповідного каменю. Знайшовши камінь, птах починає вельми влучно кидати його в яйце, і таким чином розбиває його.

Орудійна діяльність птахів далеко не завжди обмежується проявами інстинкту у окремих видів. Відомо, наприклад, що представники деяких видів сімейства воронових здатні вдаватися до вживання знарядь при самих різних обставинах.

Найбільш переконливим свідченням їх здатності до розумного вживання знарядь може служити поведінка **блакитної сойки**. Залишена перед дослідженням без їжі, один з піддослідних птахів відривав від постеленої в клітку газети смужки, притримуючи їх лапами, згинав дзьобом навпіл, а потім просовувала через прuti і, як палицею, підгрибав шматочки їжі, що залишилися за кліткою. Натуралісти неодноразово спостерігали, як **ворони**, які не зуміли дотягнутися до води, наливої в вузьку високу банку, приносили й кидали в банку камінці, поки рівень води не виявиться достатнім для того, щоб птах міг напиться. Щодо представників цього сімейства існує безліч свідчень їх здатності до розумного застосування предметів як знаряддя в новій ситуації.

У зв'язку з різноманітністю застосування тваринами знарядь для добування їжі, ми вважаємо незайвим нагадати, що все експериментальне вивчення орудійної діяльності в лабораторіях проводилося із застосуванням саме харчових подразників.

### **Будівельна діяльність, пов'язана з харчуванням**

Багато видів тварин для добування їжі будують різноманітні споруди. Будівельну діяльність тварин також можна віднести до категорії орудійних. Цікаво відзначити, що подібна діяльність характерна головним чином для безхребетних тварин. Одним із способів є будівництво різноманітних ловчих пристроїв - від простих ловчих ям до найскладніших кругових мереж у деяких павуків.

Великий інтерес представляють собою ловчі ями, які споруджує комаха, що носить назву **мурашиний лев**. Личинки, які вилупилися з яєць цієї комахи, починають будувати ловчі ями-вирви на піщаних поверхнях ґрунту, в захищених від дощу і вітру місцях. Ці ями мурашиний лев вириває своїм власним тілом: різко згинаючи його, він підкидає піщинки високо в повітря,

піддягаючи їх головою. Ці рухи поступово прискорюються, піщані фонтанчики здіймаються один за іншим, і незабаром утворюється воронка до 10 см в діаметрі і до 5 см в глибину. Розмір її залежить не тільки від величини самого мурашиного лева, але і від того, як довго він не їв до початку будівництва. Личинка йде в ґрунт по спіралі, так що викинутий нею пісок рівномірно розподіляється по краях воронки. Закопавшись на дні ямки і виставивши назовні лише тільки широко розкриті щелепи, будівельник пастки підстерігає жертву. Мураха або інша невелика комаха, що підійшла занадто близько до краю воронки, зісковзує вниз, прямо в щелепи мисливця, що стрімко зникаються.

Абсолютно унікальними спорудами є *ловчі мережі павуків*. Спосіб лову видобутку полягає в тому, що павук сидить близько розкинутої мережі і чекає, поки яка-небудь дрібна комаха заплутається в павутині. Форми павукових мереж дуже різноманітні і видоспецифічні: кругова мережа павука-крестовика, дуже складні конфігурації мережі павуків-тенетників та ін. Вибір місця для поселення і облаштування тенет має для павука дуже велике значення. Перш ніж побудувати павутину, павук протягом деякого часу бігає від одного предмета до іншого, оцінюючи умови місцевості.

Найбільш своєрідними і цікавими у павутини є рухливі пастки для комах. Вони являють собою трикутну мережу, що нагадує за планом будови кругову і натягнуту зазвичай на сухих нижніх гілках ялин. Найчастіше павук тримає кінці павутинної нитки передніми ногами, а сам прикріплюється за допомогою особливої нитки до будь-якої гілці. Намотуючи страхувальну нитку на черевце і повиснувши вниз головою в очікуванні здобичі, він туго натягує весь ловчий апарат. Жертва, яка потрапила в павутину, натикається на пухнасту крібеллярну павутинку, що складається з двох осьових ниток, оточених дуже тонкою шовковою "ватою", і заплутається в її петлях. Як тільки павук відчуває коливання ниток, його задні ноги відпускають "страховку", яка стрімко розмотується, за рахунок цього краю мережі зближуються, пастка закривається, і жертва заплутається в частих петлях.

Личинки деяких комах ставлять мережі під водою. Такі пастки споруджують, наприклад, личинки *ручейників*, які живуть в нерухомо закріплених павутинних трубках і тому не можуть активно розшукувати корм. Вони "винайшли" різні типи ловчих мереж, що забезпечують постійне надходження їжі. Існує цілий ряд видів ручейників, личинки яких живуть в різних типах водойм. Залежно від типу водойм личинки ручейників будують абсолютно різні ловчі мережі. У стоячих або слабопроточних водоймах їх пастки схожі на ставні сітки, які своїми коливаннями сигналізують про кращій видобуток. У повільно проточній воді деякі ручейники споруджують схожі на верші дрібнопористі мережі з тонкими ворсистими стінками. Така верша фільтрує воду, немов планктонна сітка, і на ній залишаються дрібні живі істоти і навіть личинки комах. У швидких струмках живуть личинки ручейников,

мережі яких надають малий опір течією. Мережа завжди встановлюється ними поперек течії. При виготовленні ловчої мережі личинкою ручейника нитки протягуються поперемінно і склеюються ротовим апаратом личинки таким чином, що виходять прямокутні осередки. Нитки проходять то знизу, то зверху основи, нагадуючи за структурою виткані людиною тканини. Личинка тягне поперемінно нитки основи з обох сторін "тканини", а потім прокладає по ним утокову нитку.

Крім ручейників, павуків і мурашиних левів є й інші будівельники пасток. Так, в Південній Європі і Північній Африці зустрічаються мухи, личинки яких будують ловчі ями. Личинки деяких двокрилих ловлять здобич за допомогою липких ниток.

### **Розведення комахами об'єктів харчування**

Деякі види *мурашок* і *термітів* самі вирощують їжу в спеціальних камерах всередині житлової колонії або за її межами. Наприклад, американські мурахи-листоїди вирощують гриби. У гнізді у листорізів споруджені просторі спеціальні камери-теплиці, що досягають майже метрової довжини і тридцяти сантиметрів в перерізі, в яких мурахи закладають подрібнене листя, змочені їх слиною і удобрені екскрементами, які служать субстратом для вирощування грибів. Велика частка мешканців колонії цих мурашок доводиться на мурах-фуражирів, що займаються заготовками листя.

Добре відомо, що цілий ряд видів мурах спеціально розводить тлю для вживання в їжу їх солодких виділень. При цьому вони спеціально переносять маточне поголів'я попелиць на зручні рослини, а іноді навіть спеціально садять рослини, необхідні для розведення потрібного виду попелиць. Деякі види мурашок будують для своєї "живої їжі" спеціальні стійла; захищають попелиць від хижаків і паразитів. Так, садові мурахи оточують скупчення попелиць на молодому пагоні рослини чохлом, зліпленим з грудочок землі. *Остробрюхі мурахи* використовують для побудови "хліва" картонну масу, а деякі інші мурахи - деревну тирсу або навіть частини живих рослин. Південноазіатські *мурахи-кравці* споруджують крім основного - житлового - ще й допоміжні гнізда з листя, в яких живуть попелиці, які дають їм дорогоцінний цукор.

### **Зміна поведінки здобування їжі під впливом зовнішніх умов**

Діапазон використовуваних кормів і способи їх видобутку можуть піддаватися значним змінам в залежності від зміни зовнішніх умов. Швидка зміна видових стереотипів поведінки здобування їжі і утворення нових навичок відбувається у великій мірі завдяки *опосередкованому навчанню*.

Цікаві зміни відбулися за останні десятиліття в харчуванні великих строкатих *дятлів*. Ці птахи, що харчувалися в основному дерев'яними шкідниками, в теплі роки частково перейшли на вирощування пташенят головним чином попелицями, зскрібаючи їх дзьобом з листя і пагонів. У холодні дощові роки, коли припиняється розмноження попелиць, багато дятлів

починають хижаčiti, плюндруючи гнізда дрібних птахів, переважно дуплогніздових. Можна думати, що це явище так чи інакше пов'язано зі зменшенням в культурних лісах старих дерев, заражених шкідниками.

У 1948 р було описано, як **великі синиці** в Англії навчилися протикати дзьобами картонні кришки у пляшок з вершками, які торговці залишали вранці біля дверей будинків своїх клієнтів, і випивати частину вершків. З цього приводу Р. Шовен писав: "Цей трюк," винайдений "окремими птахами, перейняли інші, так що він широко поширився в досить великому районі, і молочники вже не наважувалися залишати вранці молоко у дверей будинків. Ймовірно, перші синиці навчилися цьому методом проб і помилок, а інші, наслідуючи першим".

У наших селищах і містах нерідко зустрічаються синиці - "форточниці", які навчилися розкльовувати згортки з продуктами, вивішувані взимку за вікно, або лежать на балконах. Подібним же чином поводяться ворони і галки.

Вельми цікава історія виникнення хижої поведінки у новозеландського **папуґи кеа**. Цей невеликий птах, розміром з ворону, живе в гірських районах Нової Зеландії і харчується зазвичай рослинною їжею і дрібними тваринами. Однак у зв'язку з розвитком вівчарства деякі кеа почали проявляти хижацькі схильності, нападаючи на овець і завдаючи їм своїм потужним дзьобом величезні рани в області спини. Вівці від цього гинуть, і їх м'ясо поїдається папугами. Перші випадки такого хижацтва були відзначені в 1868 р. Можна припускати, що їм передували випадки "чистки" овець папугами від паразитів. При "чистці" ранки на шкірі овець кровоточили, і кров припала, ймовірно, за смаком папугам. Потім хижацтво кеа прийняло досить широкі масштаби, причому, мабуть, велике значення мало при цьому опосередковане навчання.

Цікавий приклад швидкої зміни особливостей поведінки **гайвороння** спостерігали в Чорноморському заповіднику в 1960-і рр. Граки, що гніздяться в лісах заповідника, завжди харчувалися в основному комахами - шкідниками сільського господарства. Однак раптом у групи, що живе відокремлено, які гніздяться на островці, стали проявлятися хижацькі схильності. Ця група граків жила в змішаній колонії з малою білою чаплею. У цих двох видів нерідко виникали бійки, під час яких розбивалися яйця і які роздзьобували пташенят в гніздах. Незабаром граки почали відвідувати сусідній острів і розкльовувати в гніздах яйця чайок. Особливо великої шкоди вони завдавали гніздам чорноголових чайок, які при тривозі не захищають своїх кладок. Так граки пристосувалися до видобутку висококалорійного і легкодоступного корму.

У антропогенний період філогенезу відбуваються особливо швидкі зміни поведінкових адаптацій тварин. Людина так чи інакше все сильніше втручається в життя тварин нашої планети. Вона прискорює природний еволюційний процес і надає йому нові напрямки.

А. Н. Формозов приводить цікаві спостереження за поведінковими адаптаціями тварин до людини. Так, він зазначає, що в 1948 р. в Актюбінській області *лисиці* виходили до залізничного полотна неподалік від тих станцій, на яких йшла торгівля копченою та в'яленою рибою, і чекали, коли з вікон потягу, що проходить пасажери викидали рибні відходи. Він же описує, як *ластівки* літають близько людини, що йде пішки і слідують за возом або автомашиною, схоплюючи комах, що вилітають з трави. Подібно до цього, *сокіл-чеглок* ловить дрібних птахів, які виполохували від шуму потягу. Слід зазначити, що відносно недавно з'явилася техніка, яка спочатку викликала різку оборонну реакцію у багатьох тварин, але потім в результаті адаптації перетворилася не тільки в індиферентний подразник, але в ряді випадків стала служити і позитивним умовним харчовим подразником. Колишня ідилічна картина орача і супроводжуючих його граків тепер замінилася трактором, що йде з плугами. Стрекотіння такого трактора привертає тварин, що полюють за хробаками, личинками комах і дрібними гризунами. За тракторами по оранці рухаються часто колони граків, галок, ворон, річкових і сизих чайок, боривітри і кобчики, а нерідко і лисиці азартно полюють за гризунами. При цьому вранові птиці швидко встановлюють, в якій частині поля тримається найбільш багата ґрунтова фауна, і слідують за трактором саме на цій ділянці.

Багато птахів концентрується під час косовиці в районі луків. Слідом за косаркою рухаються і годуються граки, ворони, шпаки, лелеки, сизоворонки. Ластівки ловлять наполоханих дрібних комах, а інші птахи поспішно хапають все живе, що раптово виявляється на поверхні скошених трав. Так само як покіс, птахів привертають на луки посіви трав і полив. Граки, галки, чайки, сороки, сизоворонки, одуди і інші птахи збираються на ділянках полів, де починається полив. Дотримуючись вздовж краю повільно наступаючої води, птиці ловлять комах, що виповзають на поверхню.

Багато птахів та ссавців зв'язали свою поведінку з технікою рибних промислів. Так, птиці сімейства буревестників - глупишів живуть в північних морях в основному за рахунок відходів тралового лову. Так само поведуться в різних морях і багато видів чайок, для яких звук працюючих на судах лебідок, які обирають трали і неводи, служить харчовим подразником. Ці птахи в масах накопичуються близько риболовецьких суден. Так, наприклад, неодноразово зазначалося, що під час вивантаження із суден відкритих ящиків з рибою ворони і чайки збираються до транспортерних стрічок і спокійно їдуть на них, поїдаючи сайру з рухомих ящиків.

Дельфіни часто переслідують під водою трал, що йде з уловом і витягують зубами рибу через вічко. Морські леви біля берегів Камчатки звикли забиратися в трали, які йдуть в воді і пожирати рибу. Навіть будучи витягненими на борт судна, вони ведуть себе досить незалежно і стрибають назад в море.

### **Винахід нових способів добування їжі**

Види тварин, що володіють особливо пластичною поведінкою, іноді виявляються здатними винаходити оригінальні способи добування їжі. Так наприклад, звичайні *сірі щури*, що живуть на берегах річки По в Італії, освоїли абсолютно нетиповий для наземних гризунів вид їжі, а саме водних молюсків. Видобувають їх щури, пірнаючи у воду і занурюючись на дно річки. Походження цієї форми поведінки є загадкою для вчених.

Цікаві зміни відбуваються в поведінці *звичайного шпак*. Цей птах, сильно тяжіє до людини (частковий синантроп), відрізняється надзвичайною пластичністю поведінки. В не дуже суворі зими тисячні зграї шпаків залишаються зимувати у великих містах. Зимуючі шпаки харчуються в основному на міських звалищах всілякими відходами і не упускають можливості пополювати за гризунами, що в цілому зовсім не характерно для цих комахоїдних птахів. Зазвичай в такому полюванні беруть участь відразу кілька птахів, що завдають гризуну удари дзьобом. Влітку при вигодовуванні пташенят деякі шпаки добувають їжу не тільки вдень, але і в сутінках і навіть уночі, полюючи у запалених ліхтарів на комах, які злітаються на світло. Крім того, шпаки в цей період часто харчуються і мешканцями ставків і річок: комахами, пуголівками і дрібною рибкою. При цьому, одні птиці, стрімко пролітаючи над поверхнею води, вихоплюють з неї мальків, які випливали до поверхні. Інші ж, як справжні іхтіофаги, на кілька секунд зависають у трьох-п'яти метрах над водою, а потім стрімко кидаються вниз, і подібно чайкам і крачкам вихоплюють з води рибок.

Безліч різноманітних пристосувань до добування нетрадиційних видів їжі демонструють сірі ворони та інші тварини, що живуть в містах.

### **Експерименти, пов'язані з запасанням їжі птахами**

Заготівля їжі на зиму характерна для цілого ряду видів птахів. Деякі види сов влаштовують комори в дуплах, куди вони приносять здобутих мишей і дрібних птахів. Активно ховають в щілинах кори різні насіння синиці і повзики. Деякі види сорокопудів наколюють спійманих комах на шипи колючих рослин.

Створення запасів їжі і запам'ятовування їх просторових координат входить в обов'язковий видоспецифічний репертуар поведінки виду.

Дуже активно роблять запаси сойки і кедровки різних видів. Взимку і навесні вони відшукують свої запаси, причому виявляють при цьому дивовижну точність, яка свідчить про запам'ятовування координат кожної з таких "комор". Кожна кедровка в період плодоношення кедра запасє понад тридцять тисяч його насінь, які ховає приблизно в десяти тисячах різних місць. Абсолютно дивним виявляється те, що ці птахи безпомилково знаходять свої комори і після випадання снігу, який досить помітно змінює рельєф і зовнішній вигляд місцевості. Виявилося, що основними орієнтирами для птахів служить розташування дерев і великих валунів, що свідчить про наявність у них в голові

хорошої когнітивної карти місцевості. Дана здатність була використана дослідниками в якості *екологічної моделі просторової пам'яті птахів*.

У 1960-і рр. У стаціонарі Біологічного інституту з метою вивчення цієї здатності кедровок була проведена серія експериментів. Вони проводилися в такий спосіб. У сезон плодоношення кедрів в побудовану прямо в тайзі велику вольєру після деякого періоду голодування випускали по черзі кедровок. Отримавши доступ до кедрових шишок і вгамувавши перший голод, птаці починали розпихувати горіхи під мох, коріння чагарника, під стовбури дерев. Спостерігачі точно фіксували розташування комор, а птахів потім видаляли з вольєра на різні проміжки часу (від декількох годин до декількох днів). Після повернення в вольєру всі піддослідні птахи безпомилково виявили переважну кількість своїх комор, причому практично не чіпали чужих. Кедровки діяли при цьому цілеспрямовано і, по-видимому, абсолютно точно пам'ятали, де знаходяться їхні запаси. Характер поведінки кедровок в експерименті повністю відповідав тому, що спостерігали в природних умовах орнітологи.

Здатність до систематичного запасання корму накладає відбиток на загальну структурно-функціональну організацію мозку і поведінки птахів.

Була виявлена пряма залежність між виразністю запасання у п'яти видів воронових (чотири види американських сойок і колумбійська кедровка) і їх здатністю до деяких видів навчання, включаючи радіальний лабіринт. При цьому було показано, що чим більш важливу роль у виживанні виду грає здатність створювати запаси корму, тим краще птаці вирішували експериментальні завдання, в яких було необхідно користуватися просторовими характеристиками.

Вчені задалися питанням - які характеристики подій, поряд із запам'ятовуванням просторових координат, фіксують птаці при влаштуванні запасів? Роботи англійської дослідниці Н. Клейтон показали, що птахи запам'ятовують складну інформацію і можуть відповісти не тільки на питання, *де* захована їжа, але також *що* заховано і *коли* це сталося. В одному з експериментів сойки запасали два види корму: горіхи і борошняних черв'яків. Виявилося, що при випробуванні через 4 години вони однаково точно і активно знаходили обидва види запасів, тоді як через 104 години шукали тільки горіхи і не підходили до комори з "швидкопсувним продуктом". На підставі цих та ряду подібних фактів такого роду когнітивну діяльність птахів можна розглядати як прояв *"пам'яті на епізоди"*.

**Словник термінів:** Поведінковий акт, Унітарна реакція, Мотивація, Потреба, Безумовно-рефлекторна реакція, Ланцюг умовно рефлекторних реакцій, Складна умовно рефлекторна асоціація, Норма реакції, Апортіровочна реакція, Зразок поведінки, Біологічні форми поведінки, Системи поведінки, Типи активності кормодобувальна поведінка, Мишкування. Комфортна поведінка, Оборонна поведінка, Будівельна діяльність, Еурифаг, стенофаги,

іхтіофаг, зоофаги, фітофаг, Запасання їжі, Симбіоз, Грумінг, Тергоровая реакція, Агресія.

### **Питання до семінару:**

З яких основних складових інтегрується весь комплекс поведінки?

Яка роль інстинктивної поведінки в поведінці і еволюції?

Яка роль навчання в поведінці і еволюції?

Яка роль розумової діяльності в поведінці і еволюції?

Пристосування до дії яких чинників середовища забезпечує інстинкт?

Пристосування до дії яких чинників середовища забезпечує навчання?

Пристосування до дії яких чинників середовища забезпечує розумова діяльність?

Що таке «норма реакції» стосовно поведінковим ознаками?

Що таке зразок поведінки?

Що таке біологічна форма поведінки?

З яких унітарних реакцій складається комплекс мисливського поведінки вовка?

Які особливості поведінки домашніх собак сформувалися на основі мисливської поведінки вовків?

Перерахуйте основні способи добування їжі.

Що таке еуріфагі?

Що таке стенофаги?

Що таке симбіоз?

Перерахуйте кілька прикладів симбіозу, пов'язаного з харчуванням.

Що таке комфортна поведінка?

Що таке грумінг?

Що таке тергорова реакція?

Що таке пасивно оборонна реакція?

Що таке агресія?

Що таке агоністична поведінка?

Що є причиною виникнення харчової мотивації?

Які складні форми поведінки виникають у тварин в зв'язку з харчуванням?

У чому проявляється пластичність поведінки в добуванні корму?