

**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 № 9. Соціальна поведінка

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. Структура спільноти і механізми її підтримки.
2. Спільнота тварин.
3. Структура популяцій та внутрипопуляційні відносини.

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

Утворення спільнот

Соціальній поведінці тварин присвячений великий розділ науки про поведінку. Соціальну поведінку важко розглядати в якості окремої біологічної форми поведінки, оскільки соціальні елементи відзначаються і в добуванні їжі, і в статевій, і в оборонній, і навіть в комфортній поведінці. Вивчення характеру ієрархічних взаємин тварин і розвиток соціальної поведінки в онтогенезі грає важливу роль для розуміння поведінки людини.

На даний момент досить докладно описані внутрішньогрупові відносини у великого числа видів практично всіх таксономічних груп тварин. Увагу дослідників сьогодні привертають проблеми, пов'язані з просторовою та етологічною структурою популяцій.

Традиційно прийнято ділити всі види тварин на тих, що ведуть **поодинокий і груповий спосіб життя**. Але насправді, згідно з численними спостереженнями, суворо одиночних видів практично не існує. У певні періоди життя всі особини так чи інакше контактують з представниками свого і чужих видів, і 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 діяльність по добуванню їжі. Відомо, наприклад, що ефективність харчування багатьох риб в косяку вище, великі синиці

ефективніше добувають корм в складі груп (або навіть пар), ніж поодинокі; зграї морських птахів вистежують скупчення планктону або косяки риб з великим успіхом, ніж це роблять поодинокі особини і т.д. 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 і для захисту від хижаків. Скупчення великої кількості особин істотно підвищує ймовірність раннього виявлення небезпеки, а властива стадним тваринам система взаємного сповіщення робить цей факт надбанням всієї групи. Звукові сигнали тривоги зазвичай не є видоспецифічними, а являють собою своєрідне "есперанто" тварин і сприймаються однозначно практично всіма видами тварин, що мешкають в одних і тих же місцях. Наприклад, тривожні сигнали птахів сприймаються багатьма ссавцями.

Оповіщення про небезпеку може здійснюватися і пасивним шляхом. Так, серед стада копитних, косяка риб або зграї птахів, що спокійно пересувається або відпочиває, особина, яка помітила хижака і жбурнула від нього або видала тривожний крик, негайно привертає увагу інших особин і викликає рухову реакцію. Крім специфічних звукових сигналів про помічену небезпеку таку ж роль для групи грають і крики переляку або болю, що видаються особинами, схопленими хижаком або тими, які несподівано виявили небезпеку в безпосередній близькості.

У риб широко відома реакція на так звану *речовину переляку*, що виділяється в воду окремими особинами і викликає відповідну реакцію у інших членів зграї. Подібні ж речовини виявлені у пуголовків і навіть у будинкової миші.

Своєчасне виявлення небезпеки і сигналізація про неї підвищують ефективність способів порятунку від хижака, а в ряді випадків викликають активно-оборонну поведінку. При цьому можливості безпосередньої оборони в складі зграї також безсумнівно вище. Поодинокі особини часто просто не в змозі захиститися від хижака, від якого стадо або зграя обороняється цілком успішно. Здобичню хижаків в стадах копитних стають лише відсталі або спеціально відбиті в сторону особи. У деяких видів мавп самці, зазвичай досить агресивно ставляться один до одного, кооперуються при спільному захисті від хижаків. Павіани при небезпеці утворюють групу, спереду, ззаду і з боків якої розташовуються дорослі самці. Така побудова зграї нагадує "оборонний лад" деяких копитних.

Груповий спосіб життя настільки ж характерний для багатьох видів тварин, як забарвлення, будова тіла і інші спадкові риси. Багато особливостей забарвлення, пахучих залоз, органів чуття та інші морфологічні риси сформувалися в еволюції як пристосування до суспільного способу життя і сприяють спілкуванню.

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.

Характер внутрішньовидових взаємовідносин особин тісно пов'язаний зі структурою популяцій, в яких вони співіснують, і їх розподілом в просторі. Складність і узгодженість взаємин в спільнотах високоорганізованих ссавців і птахів в великій мірі залежать також від рівня розумової діяльності, характерного для даного виду.

Структура спільноти і механізми її підтримки

Індивідуальна дистанція

У формуванні суспільних відносин між тваринами величезне значення має так звана **індивідуальна дистанція**. Під нею розуміється мінімальна відстань, на яку конкретна особина підпускає до себе в звичайних умовах особин як свого, так і інших видів. Навіть будучи членом зграї, кожна тварина намагається захистити себе від усіляких випадковостей, наприклад, від несподіваного нападу одного зі своїх побратимів. Індивідуальна дистанція в співтоваристві є певним віддаленим аналогом території одиночної тварини. Це свого роду крихітна особиста територія, яку тварина "носить з собою".

Величина індивідуальної дистанції змінюється в залежності від різних факторів. Вона мінімальна у період спільного життя виводка, коли мати обігріває своїх дитинчат і годує їх молоком. Дитинчата з ще не досконалою терморегуляцією тримаються впритул один до одного, підтримуючи тим самим для себе більш-менш постійну температуру. Те ж саме відбувається і в сім'ї одиночних птахів. Однак у міру того як пташенята виростають, в сім'ї виникають явні ознаки взаємного антагонізму, який пізніше призводить до її розпаду і відновлення типового для виду одиночного способу існування. Наприклад, пташенята багатьох видів птахів протягом деякого періоду після вильоту з гнізда під час відпочинку сидять на гілочці впритул один до одного. Однак у міру дорослішання між ними все частіше і частіше виникають конфлікти, і вони перестають підпускати до себе своїх братів і сестер. З того моменту, коли пташенята починають харчуватися самостійно, мати і батько перестають їх годувати і починають проявляти пряму агресію по відношенню до дорослих пташенят. Саме в цей час пташенята залишають околиці рідного гнізда, і сім'я поступово розпадається.

Другий період, коли тварини нехтують індивідуальними дистанціями, доводиться на час утворення пар. У багатьох видів самець і самка вступають в тілесний контакт тільки в моменти парування. Весь інший час вони тримаються віддалік один від одного, і будь-яка спроба з боку одного з членів пари порушити індивідуальну дистанцію нашоується на недвозначну загрозу. Так,

наприклад, самці і самки бурундуків поза короткого періоду шлюбного сезону проявляють яскраво виражену агресію один до одного. Вкрай агресивно ставляться один до одного поза сезоном розмноження і представники багатьох видів птахів, наприклад повзики, малі пісочники й ін. Життя в сім'ї, під час якої тварини постійно змушені нехтувати збереженням індивідуальних дистанцій, охоплює зазвичай не більше двох-трьох місяців в році. 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 між окремими особинами в групі завжди встановлюється певна дистанція, яка необхідна для їх нормальної взаємодії. Це добре помітно і на людях. Ми звикли розмовляти на певній дистанції: щоб не кричати, але і не бризкати одне одному слиною в обличчя. Це наслідок і наших фізичних особливостей - гостроти слуху, гучності голосу, - і нашого виховання, звичок. З іншого боку, індивідуальна дистанція може бути дуже різною. Так, одній людині для відчуття нормального контакту з співрозмовником необхідно заглядати йому в очі і поплескувати його по плечу, іншого ж така манера спілкування, навпаки, дратує.

Різна поведінка вимагає різної відстані між тваринами. Розпізнавання матері і дитинчати один одним, залицання самця до самки, загрози двох суперників виробляються на відстані *індивідуальної* дистанції. Стеження за переміщенням членів сусідньої зграї або чужинцем, що вторгається на територію, зайняту зграєю, - з відстані *групової* дистанції. Існує і *видова* дистанція - відстань, на якій тварина здатна відрізнити представника свого виду від інших.

Роль агресії в підтримці структури спільноти

Як це не парадоксально на перший погляд, але одним з найважливіших чинників підтримання структури спільнот є агресія. Вивченню феномена агресії приділяв велику увагу К. Лоренц. Цій проблемі присвячена його книга "Агресія (так зване" зло ")", написана в 1966 р і перекладена на російську мову в 1994 р

Як вказує К. Лоренц, існування груп з тісними індивідуальними зв'язками між особинами можливо тільки у тварин з досить розвиненою здатністю до спрямованої агресії, у яких об'єднання двох або більшої кількості особин сприяє кращому виживанню. У розділі, присвяченому біологічним формам поведінки, ми докладно розглядали різні види агресії і їх роль в житті тварин.

У процесі утворення і підтримки стабільних громадських груп агресія в основному є внутрішньовидовою. Вона відіграє колосальну роль у формуванні та підтримці структури індивідуалізованих співтовариств, оскільки сприяє встановленню упорядкованих ієрархічних відносин між тваринами. Крім того, внутрішньовидова агресія забезпечує ізоляцію окремих груп особин всередині популяції, що сприяє збереженню їх автономності при зустрічі на одній

території. Внутрішньовидова агресія протидіє проникненню в дане співтовариство чужих особин, а також обмежує число самців шляхом вигнання їх частини. Завдяки цьому виникає *резерв* мігруючих особин, за рахунок якого поповнюється недолік самців в інших популяціях.

Одним з показників загального рівня агресивності у того чи іншого виду може служити *мінімальна величина індивідуальної дистанції*. У поодиноких видів окремі особини зазвичай зберігають між собою великі дистанції, ніж в спільнотах. Безпосередній тілесний контакт між особинами подібних видів є свого роду винятковим явищем і можливий лише в деякі моменти життя. Взаємини між дорослими особинами однієї статі побудовані в цілому на взаємному антагонізмі. У соціальних видів, навпаки, особини як різних, так і однієї статі можуть легко і тісно контактувати між собою. Рівень внутрішньовидової агресивності у них значно нижче. Але, тим не менш, не дивлячись на відносне зменшення рівня агресивності у соціальних видів, саме агресія сприяє упорядкуванню відносин в їх громадах і виникненню ритуалізованих демонстрацій.

В еволюції агресивної поведінки можна відзначити дві основні тенденції. Перша, більш характерна для суспільних видів, полягає в *зниженні загального рівня агресивності* або в підвищенні порога прояву агресивних реакцій. Друга, що спостерігається у тих видів, в житті яких важливу роль відіграють територіальні відносини, виражається переважно в *ритуалізації агресивної поведінки*. Загальний рівень агресивності у цих видів може бути дуже високий, а поріг виникнення агресивних реакцій - низький, але всі прояви агресивності вкрай ритуалізовані і приймають форму яскравого і диференційованої загрозової поведінки. Однак виділення названих тенденцій є досить умовним, обидві вони можуть проявлятися паралельно або ж в тій чи іншій мірі компенсувати одна одну, перебуваючи в складному переплетенні.

Ритуалізація поведінки

При встановленні і підтримці *ієрархії* в спільнотах багато реакцій і зразків поведінки набувають сигнальне значення.

Як відзначав Н. Тінберген, вираженість практично всіх демонстрацій визначається співвідношенням рівня агресивності і страху, які в даний момент переживає тварина. Демонстративна поведінка тварин, а заодно і людини, чудово описує В. Дольник у своїй книзі "Неслухняні діти біосфери", уривок з якої ми наводимо нижче.

" **Демонстрація замість нападу.** ..У Еволюції тварин відбувався подібний процес: агресивний напад змінювався демонстрацією загрози - можливістю нападу. Особливо при сутичках особин одного і того ж виду. Демонстрація, викликаючи у супротивника страх, дозволяє виграти сутичку, не вдаючись до сутички, дуже небезпечної для обох сторін. Фізичне протиборство замінюється психічним протистоянням. Тому розвинена агресивна поведінка, що включає в

себе багато загроз і дій, що лякають, корисно для виду. А для добре озброєних видів – є росто рятівною.

"Грізно він закричав, списом величезним потрясши" . Супротивника найпростіше налякати, показавши йому ті засоби захисту і нападу, якими володіє даний вид тварин. У риби це шипи в плавцях. Тому риби, погрожуючи, розсовують плавники і піднімають гребні; багато риби встають у воді вертикально, виставивши їх назустріч противнику. У плазунів, птахів і ссавців знаряддя нападу і захисту найчастіше розташовані на щелепах, і вони загрожують, розкриваючи пащу. Така форма загрози зручна при міжвидових конфліктах, оскільки вона всім зрозуміла. Людина при загрозі так само, як і мавпи, скалить зуби Одна лише розкрита паща не може передати всі відтінки загрози, тому у багатьох видів вона супроводжується змінами зовнішнього вигляду голови: розширюються або звужуються очі, притискаються вуха, зморщується ніс, вигинаються губи, насуваються брови, рухається шкіра на лобі і тімені. Досягається це за допомогою скорочення м'язів обличчя і голови. Якщо на шкірі є до того ж вирости або пучки пір'я, вовни і всі це розфарбоване в кілька кольорів, виходить цілий код сигналів про стан і наміри тварини, як справжніх, так і уявних.

... Збільшення оскалу природний відбір використовує дуже часто. Нешкідлива вухата круглоголовка, що мешкає в Середній Азії, при зустрічі з противником піднімає тіло над землею, розкриває пащу і розгортає складки шкіри навколо неї таким чином, що створюється враження великої зубастою і яскраво пофарбованої пащі. Загроза пащею часто супроводжується звуками - від шипіння багатьох плазунів до реву ссавців. Пісня самця птиці, якою б гарною вона нам не здавалася, також містить загрозу іншим самцям.

... Я великий і могутній. ... Хто старше, той більший, є сильнішим і досвідченішим. Бійку з ним маленький супротивник свідомо програє. ... Птахи перебільшують себе, розпушуючи пір'я, а ссавці - вздибляють шерсть. У людини ця реакція є атавізмом, але у деяких людей при конфлікті "ворушиться волосся на голові".

У сильно озброєних тварин - сильна мораль. Конфлітуючи, два самці отруйної гадюки тягнуться, хто встане вище, і намагаються принизити один одного, але не розкривають пащі. Більш того, вони так впевнені в дотриманні правил поєдинку, що нерідко повертаються потилицею до пащі противника, не боячись бути укушеним.

... Нарешті, перебільшення розмірів досягається і заняттям більш високої точки в просторі. Програма так проста, що досить змусити суперника дивитися знизу вгору, і він відчує себе нижче тебе. Коли птахи сідають на дерево, домінанти займають найвищі гілки, а за верхівку найчастіше борються.

... Він низько впав. ... Якщо ж справа доходить до боротьби, то у дуже багатьох видів мета її - принизити супротивника в самому прямому сенсі цього слова: повалити або кинути на землю. Падіння може супроводжуватися

фізичним збитком, але може бути і зовсім безболісним, як у кидали один одного змії.

... А я маленький такий. Що робить той, хто програв? Перш за все, він "складає зброю" - шипи, хохли, кігті, зуби, роги - ховає їх, щоб не лякати переможця. Сам применшує свої розміри - з тією ж метою. Маленький, згорблений, беззбройний противник не страшний. Страх залишає переможця, а з ним закінчується і агресивність. Багато тварин падають і перевертаються черевом догори - принижують себе якомога сильніше. Людина висловлює різну ступінь покірності, опускаючи голову, кланяючись, падаючи на коліна і, нарешті, валяючись в ногах.

Якщо програш передбачуваний заздалегідь, тварина може при зустрічі з більш сильним противником відразу прийняти позу підпорядкування.

У такому випадку воно не страшне, і у супротивника не виникає агресії. Якщо вона, звичайно, не накопичилася в надлишку ".

Ритуали і демонстрації

Ритуали і демонстративні акти поведінки, що проявляються тваринами в конфліктних ситуаціях, можна розділити на дві групи: ритуали загрози і ритуали умиротворення, які гальмують агресію з боку більш сильних родичів. Про ритуали загрози досить докладно сказано В. Дольник. Крім того, в ритуалізації домінування велике значення має демонстративне спаровування і примус до грумінгу.

К. Лоренц виділив кілька основних особливостей заспокоїливих ритуалів.

Демонстративне підставлення найбільш вразливої частини тіла. Дуже цікаво, що подібну поведінку часто демонструють потенційні домінанти. Так, під час зустрічі двох сильних і впевнених у собі самців собак або вовків потенційні суперники протягом деякого часу оцінюють один одного. Спочатку ці тварини наближаються одна до одної на спрямлених кінцівках, з піднятою на загривку шерстю, супроводжуючи свої рухи глухим гарчанням. Протягом деякого часу вони кружляють на місці, демонструючи один одному оскал з грізним гарчанням, однак серйозної бійки між тваринами не відбувається. В кінцевому рахунку одна з тварин відвертає голову і підставляє своєму суперникові область сонної артерії, вигнуту назустріч укусу. Після подібної демонстрації суперники поступово розходяться в різні боки. Ворони в такій ситуації підставляють очі своєму суперникові. Сенс подібної демонстрації полягає в тому, що тварина сигналізує таким чином: "Я тебе не боюся, але просто не хочу з тобою зараз зв'язуватися!"

Однак аналогічні пози демонструють і слабші тварини. Галка підставляє під дзьоб птаха, якого потрібно заспокоїти, свою незахищену потилицю - звичайну мішень при серйозному нападі з метою вбивства. У багатьох видів птахів оперення на таких ділянках тіла має особливе забарвлення. У галок воно шовковисто-сіре, а у тих воронових, які більші і темніші, на потилиці є більш світла пляма. Як вказує Н. Тінберген, подібним же чином демонструють спокій і

чайки. Вони відвертають від противника дзьоб, підставляючи супротивнику білосніжну потилицю або пляму на потилиці, що має особливий малюнок на світлому фоні.

У багатьох тварин заспокійливим сигналом служить *запрошення до грумінгу*. Так у багатьох видів гризунів підлегла тварина дозволяє домінуючій виллизувати своє хутро. Червоні амадини - маленькі птахи, що відносяться до сімейства ткачикових, для заспокоєння агресивно налаштованого сусіда вдаються до так званої демонстрації "запрошення до чищення пера". При зустрічі двох птахів, один з яких схильний до нападу, другий нагинає або високо задирає голову і при цьому підіймає оперення горла або потилиці. Агресор реагує на подібну дію абсолютно певним чином. Замість того щоб напасти на сусіда, він покійно починає перебирати дзьобом розпущене оперення його горла або потилиці.

Це лише один з небагатьох прикладів, який показує, що тілесний контакт між окремими особинами у суспільних видів служить необхідною ланкою в регулюванні взаємовідносин між членами спільноти. У амадин він безпосередньо пов'язаний з процесами встановлення тісних зв'язків або з усуненням антагонізму між особинами в групі. Величезну роль грумінг грає в спільнотах мавп. Однак у них чищенням хутра займається не домінант, а навпаки, підлегла тварина. Підрахунок числа всіх внутрішньогрупових контактів, пов'язаних з взаємним доглядом за хутром, чітко показав, що найбільш високопоставлений самець-лідер значно частіше за всіх інших користується послугами з боку інших членів групи, тоді як тварина, останнім в системі ієрархії, частіше за всіх інших доглядає за хутром своїх побратимів. Серед мавп вдається виділити пари, між якими відносини, пов'язані грумінгом, спостерігаються частіше, ніж цього слід було б очікувати виходячи тільки з ієрархічних відносин. Взаємини між такими особами ґрунтуються на більш тісних індивідуальних зв'язках, на більшій взаємній прихильності.

У більш гострих ситуаціях, коли нізкоранговим тваринам загрожують серйозні травми з боку домінантів, вони можуть проявляти реакцію *віддання себе на волю сильного*. Так, наприклад, собаки і вовки в подібних випадках падають на спину, підставляючи супротивнику найбільш вразливі місця: живіт і геніталії, видаючи при цьому характерний вереск. Ця поза часто супроводжується сечовипусканням. Широко поширені подібні демонстрації і у мавп. У такі моменти нізкорангові макаки резуси припадають до землі і втрачають будь-яку можливість будь-яким способом протидіяти своєму мучителю. Аналогічна демонстрація спостерігається і у горил: особина, не здатна постояти за себе, розпластується на землі, опускає голову і ховає кінцівки під черево. Тварина, яка прийняла таку позу, фактично повністю віддає себе на милість переможця, який має тепер змогу безперешкодно нанести удар в будь-яку вразливу частину тіла поваленого супротивника. Поза повної покори створює непереборну психологічну перешкоду для нападу, і агресор, як

правило, негайно припиняє ворожі дії. Такі ж функції виконують і деякі акустичні сигнали тварин, наприклад різкий вереск і інші крики, що видаються тваринами при відчутті болю.

Відтворення деяких елементів дитячої поведінки. Найпоширеніший варіант ритуалу заспокоєння у птахів - це імітація пози пташеня, що випрошує корм. У представників сімейства собачих часто зустрічається демонстрація, при якій підпорядкована тварина, видаючи характерні звуки, прагне лизнути домінанта в кути рота. Ця поза нагадує щенячі дії, спрямовані на випрошування корму у дорослої тварини. Описана вище демонстрація віддання себе на волю сильнішого у собак і вовків також у великій мірі є відтворенням дитячої поведінки. Подібні ж демонстрації мають досить широке поширення в шлюбних іграх тварин.

Вираз соціальної покірності за допомогою дій, характерних для поведінки самки при спарюванні. Ці дії типові для багатьох мавп. У різних видів макак і павіанів панівна тварина, намагаючись залякати особину нижчого рангу, приймає перед нею позу, ідентичну позі самця в момент спарювання. Одночасно третирувана тварина, демонструючи свою покірність, імітує позу самки *перед спарюванням*. При цьому справжня статеві приналежність мавп, що з'ясовують свої стосунки, не має ніякого значення. У деяких випадках ця взаємна демонстрація призводить до прямого тілесного контакту, який для недосвідченого спостерігача виглядає як нормальне спарювання. Ритуальний поворот задньої частини тіла означає визнання більш високого рангу іншої мавпи. Поза підставляння є вродженою, і мавпи демонструють її з самого раннього віку без будь-якого навчання, навіть при вихованні в ізоляції від родичів. Як уже згадувалося, ті частини тіла, які тварини демонструють в знак загрози або підпорядкування, пофарбовані особливо яскраво і помітно, саме цим підкреслюється виразність церемонії.

Використання сексуальної поведінки в конфліктах, пов'язаних з субординацією, досить широко поширене в тваринному світі, як у видів суворо суспільних, так і у поодиноких. **Ритуалізація агресивності** виявляється особливо важливою в житті і збереженні тих видів, які мають у своєму розпорядженні органи, здатні завдати смертельного удару. Так, наприклад, самці південноафриканських скорпіонових павуків, вступаючи в конфлікт один з одним, ніколи не пускають в хід свої хеліцери - крючкоподібні вирости щелеп, на кінцях яких відкриваються протоки отруйних залоз. Замість цього вони завдають один одному абсолютно безболісні удари сильно подовженими передніми кінцівками. Точно так же отруйні зуби багатьох видів змій, що служать для умертвіння видобутку, ніколи не використовуються в якості зброї при ворожих зіткненнях між самцями, що змагаються. Безліч спостережень показує, що агресивні сутички в групах гризунів набагато частіше приводять до загибелі конкурентів, ніж в групах хижаків, наприклад вовків. Це відбувається саме завдяки високій ритуалізації поведінки хижаків.

Крім ритуалізації поведінкових реакцій у тварин існує безліч зовнішніх пристосувань, які служать спеціально для демонстрації різних станів. Так, наприклад, як вказує В. Гейтс, роги копитних тварин, на перший погляд представляють собою грізну зброю, як правило такими не є, а використовуються їхніми власниками головним чином для залякування супротивника під час шлюбних турнірів. Уважне вивчення форми рогів у більшості видів копитних показує, що за допомогою такої зброї нанести опонентові скільки-небудь серйозну рану практично неможливо. У багатьох видів роги вигнуті всередину або звернені назад, або багаторазово розгалужуються, тоді як найбільш ефективними в якості знаряддя нападу були б короткі загострені роги, звернені прямо вперед.

У момент зустрічі суперників роги служать "демонстративним органом", що в першу чергу привертає увагу недруга і змушує його наблизитися не збоку, а спереду. У подальшій сутичці такі роги виконують роль інструменту, що захоплює роги суперника і відводить можливий удар. Ще в юності, будучи членом "холостяцького стада", кожен самець на досвіді навчається за зовнішнім виглядом визначати потенційні силові можливості опонента і уникати серйозних і тривалих сутичок з усвідомлено найсильнішим противником.

Аналогічні ритуальні органи є у представників будь-якої іншої групи тваринного світу. Всі ці "прикраси" явно демонструються перед іншими особинами свого виду, перед самкою або суперником за рахунок специфічних форм демонстративної поведінки. Демонстрування цих сигнальних структур несе життєво важливу інформацію, яка вказує іншим особам на статеву приналежність, яку демонструє тварина, на його вік, силу, право власності на дану ділянку місцевості і т.д.

До подібних же демонстрацій, спрямованих на блокування агресії, відносяться багато специфічних рис зовнішності дитинчати, наприклад кругла голова, укорочена морда, специфічний запах і голос і т.п.

Ієрархія

У громадських видів тварин основною системою регулювання взаємовідносин всередині спільноти є *система ієрархії*. Перша зустріч тварин рідко обходиться без деякої напруженості і взаємного прояву агресивності. Найчастіше виникає бійка або, щонайменше, особини рішучими жестами і загрозливими звуками демонструють свою недружелюбність. Однак після того як відносини з'ясовані, бійки виникають рідко. Знову зустрічаючись, тварини беззаперечно поступаються більш сильному супернику дорогою, кормом або іншим предметом конкуренції. Порядок підпорядкування тварин в групі називають *ієрархією*. Подібна впорядкованість взаємовідносин в групі виявляється дуже функціональною, так як веде до зменшення енергетичних і психічних витрат, що виникають при постійній конкуренції і з'ясуванні відносин. Тварини, що знаходяться на нижніх щаблях ієрархії, котрі піддаються агресії з боку інших членів групи, психічно відчують себе пригнобленими, що

викликає і важливі фізіологічні зміни в їх організмі, зокрема виникнення підвищеної **стрес реакції**. Саме такі особи найчастіше стають жертвами природного відбору.

Норвезький дослідник Т. Шьелдерупп-Еббе в 1924 р, спостерігаючи за курками, що деруться, зауважив, що деякі з них можуть безкарно клювати сусідів. При цьому він виявив впорядкованість відносин між птахами в групі. При формуванні групи відбувається "з'ясування стосунків" птахів один з одним, в ході якого поступово виділяється одна, яка першою отримує доступ до корму і ганяє від нього всіх інших. Нижче неї на **ієрархічній драбині** розташовується птах другого рангу, який перевершує всіх, окрім головної, домінантної особини, і т.д. У самій основі сходів знаходиться особина, яку ганяють всі члени групи.

Така ієрархічна система утворюється при зіткненнях птахів в боротьбі за місце, їжу тощо. На ранніх етапах встановлення ієрархії між птахами відбувається багато бійок. Після остаточного встановлення ієрархії агресивні сутички між курками практично припиняються і в групі підтримується порядок підпорядкування особин. Зазвичай при наближенні високорангових птиць підлеглі особини поступаються їй без опору. Шьелдерупп-Еббе назвав це явище **the pecking order**, що в буквальному перекладі означає **порядок клювання**. Птахи як би дотримуються його в своїй поведінці і клюють лише тих, хто розташовується рангом нижче них.

Подібний тип ієрархії називається **лінійним**. Такі "ідеальні" спільноти в світі тварин зустрічаються виключно рідко. Серед безхребетних їх утворюють, наприклад, цвіркуни і річкові раки, у яких ієрархічні відносини також будуються на основі індивідуального розпізнавання. У той же час у більшості видів тварин виявляються різні відхилення від строго лінійного порядку.

Формування ієрархічної структури в групі є механізмом, завдяки якому одна або кілька тварин отримують пріоритет у всіх життєвих ситуаціях в групі. Підтримка ієрархічної організації здійснюється, перш за все, завдяки феномену домінування і підпорядкування. В процесі встановлення ієрархії відбувається виділення найбільш життєздатних особин, забезпечуючи переважний успіх їх потомства в процесі природного відбору. Так, у більшості видів більші за розміром тварини, як правило, домінують над особинами меншого розміру. Тому у багатьох видів саме більші і активніші самці є домінантами. Це також пов'язано зі статевою активністю самців. Показано, що підвищення в крові рівня статевого гормону **тестостерону** різко посилює агресивність самця, що, в свою чергу, сприяє перемозі найсильнішого в сутичках за володіння самкою. Така ситуація, безсумнівно, вигідна з точки зору статевого відбору, оскільки потомство переможця має шанс виявитися більш життєздатним.

Високорангові тварини - завжди сильні, здорові звірі з високим рівнем гормонів. Звичайно, велике значення має і особистий досвід тварини, здатність виживати самому і виводити групу з важких ситуацій. У разі хвороби, отримання каліцтв або просто старчого постаріння головних звірів їх змінюють

тварини з ядра зграї. Практично вся система внутрішньогрупових відносин може змінюватися в залежності від різних причин. Такі, наприклад, як порушення структури групи, як зміна зовнішніх умов, зміна фізіологічного стану тварин і інші фактори. В ході соціального спілкування можуть змінюватися і дії окремих особин.

У стабільних групах справжні бійки бувають рідко. Вони виникають найчастіше при вторгненні чужинця або при конфліктах між групами.

Роль територіальності у встановленні ієрархії

Кожна стабільна група тварин живе зазвичай на більш-менш чітко окресленій території. Саме з правом тварини або всього стада на певну територію часто буває пов'язана ієрархія. Прибулець, незнайомий з місцевими умовами, як правило, потрапляє в скрутне становище. Він зазнає поразки від господарів, навіть якщо об'єктивно вони слабкіше. Як зазначає К. Лоренц, готовність тварин битися за свою ділянку зменшується у напрямку від його центру.

Власник території, перебуваючи в її межах, користується повним домінуванням. Кордон території означає місце, починаючи з якого він поступається домінуванням своєму сусідові. Території, зайняті сусідніми групами, зазвичай перекриваються, утворюючи свого роду "нейтральні води", в яких тварини користуються однаковими правами. Однак проникнення в глиб чужої території загрожує серйозним конфліктом.

Група може спільно переміщатися і захищати загальну територію, проте всередині групи одні тварини постійно домінують над іншими. Ієрархічна організація домінування всередині групи пов'язана не з певною ділянкою, а з відносними рангами особин, які спільно живуть на одній ділянці. Крім загальногрупової території у кожного члена групи може бути своя особиста зона, на яку він не стане допускати інших, навіть більш високих за рангом звірів. Ця особиста територія може являти собою індивідуальну дистанцію навколо тварини, на яку вона не підпускає до себе нікого, крім випадків безпосередніх контактів (про індивідуальні дистанції докладно йшлося вище).

Число зіткнень в групі тварин різко збільшується при нестачі їжі, місця або інших умов існування. Так, в штучній обстановці, що перешкоджає появі нормальної ієрархічної структури, у тварин часто відзначається підвищена агресивність. В таких умовах значно частіше окремі сутички між тваринами призводять до виникнення каліцтв або навіть смертельних наслідків.

Таким чином, взаємини тварин в групі в великій мірі залежать від щільності популяції та інших умов проживання. Дуже велике значення має і правильність формування агресивних реакцій в онтогенезі.

Зміна ієрархії

Свого часу польськими зоологами був проведений цікавий експеримент, спрямований на вивчення ієрархічних відносин в популяції мишей. Для цього були створені експериментальні популяції мишей з самок одного забарвлення і

різнокольорових самців. Оскільки генетика забарвлень мишей вивчена досить добре, то кольори звірків були підібрані таким чином, що за забарвленням народжених мишенят можна було безпомилково визначити, який із самців є їхнім батьком. Ці експерименти виявили цікаву закономірність. Відразу ж після зсаджування піддослідних мишей в один вольєр між самцями починаються бійки, спрямовані на встановлення ієрархії. Однак, незважаючи на це, в даний період багато самців встигають спаровуватися з самками, про що свідчить народження різнокольорових мишенят. Після встановлення ієрархії з самками злучається тільки один доміант. У цей період його феромони надають переважну дію на відтворну функцію інших самців, і вони в розмноженні не беруть участь. Через деякий час в популяції знову починають з'являтися різнокольорові мишенята, що супроводжується новими бійками за ієрархію між самцями, в результаті чого доміантом стає новий самець. Після встановлення нової ієрархії знову слідує період гормонального придушення статевої активності низькорангових самців, який припиняється незадовго до наступного сплеску бійок. Виділення доміантним самцем феромонів, що пригнічують статево активність інших самців, припиняється незадовго до того моменту, коли він здає свої позиції по іншим параметрам. Таким чином, зміна ієрархії завжди виявляється пов'язаною з руйнуванням певних механізмів, що пригнічують плодючість тварин.

Згасання статевої активності, затримка дозрівання статевих продуктів і ембріонів зазвичай спостерігаються у тварин з підвищеною стрес-реакцією. Стрес виникає у тварин в результаті підвищеної статевої активності, несприятливих фізичних або психічних впливів. Показано, що у доміантів також спостерігається гострий, але короткочасний стрес, пов'язаний з боротьбою за завоювання позицій. У той же час у тварин, що знаходяться на нижчому щаблі ієрархії або піддаються гонінням з боку своїх побратимів, виявляється сильний хронічний стрес.

У кожному добре структурованому суспільстві будь-який доміант рано чи пізно здає свої позиції, і його місце займає новий, як правило, більш молодий і сильний член групи. Зміні доміанта зазвичай передують період запеклої боротьби за владу серед можливих претендентів.

Подібну картину часом доводиться спостерігати власникам домашніх собак. Будь-яке підростаюче щеня, зростаюче в суспільстві людей і вважає людське оточення своєю зграєю, рано чи пізно починає робити спроби зайняти своє місце на ієрархічній драбині. І дійсно, людина за багатьма позиціями програє собаці: у неї значно гірше нюх, вона не так швидка, як собака, реагує на наближення небезпеки і т.п. Велике щеня до того ж дуже швидко розуміє свою фізичну перевагу перед людиною і починає завойовувати своє право на навколишню територію. У тому випадку, якщо господар і члени його сім'ї покажуть цуценяті, що її бояться, то подальше перебування такої собаки в будинку стає небезпечним для здоров'я, а іноді і життя оточуючих. Якщо

пуценяті, що зарвалося, не дати відразу ж зрозуміти, що роль господаря як ватажка непохитна, то неминучі конфліктні ситуації. Саме з цієї причини багатьом власникам доводиться розлучатися в одnorічному віці з вівчарками, догами та іншими великими собаками. Однак при належному вихованні господареві все ж вдається, незважаючи ні на що, утримувати позиції домінанта у відносинах з будь-якими собаками, чому сприяв багатовікової відбір, що супроводжувався прямим знищенням особин, що не підпорядковувалися людині.

Співтовариства тварин

Одиночний спосіб життя

Як уже згадувалося, розподіл тварин на одиночних і суспільних в значній мірі умовно. Строго кажучи, назвати з повним правом одиночними можна лише таких тварин, які живуть на самоті протягом всього свого життя і лише на короткий час вступають в контакт з особиною протилежної статі, щоб залишити потомство. Яскравим прикладом строго одиночного виду може служити звичайна білка. І самці, і самки цього виду протягом усього року живуть порізно. Лише на початку сезону розмноження самець вторгається на територію самки, яка спочатку зустрічає його вороже. Після запліднення пара проводить разом кілька днів, а потім самець знову залишає ділянку перебування самки. Самка вирощує молодих білок, які, досягнувши повної самостійності, відразу покидають ділянку своєї матері і розселяються в різних напрямках. Кожна молода білка тепер займає власну ділянку і залишається на ній до кінця життя. Таким чином, в житті такої одиночної тварини, як білка, все ж існує два періоди, коли окремі особини змушені тісно спілкуватися один з одним: під час утворення короточасних пар і в момент спільного існування виводка. В цілому існування білячої популяції визначається взаємним антагонізмом між особинами. Цей антагонізм зникає і в тих випадках, коли білки здійснюють вимушені міграції в пошуках корму.

Подібним же чином складаються відносини між статевими партнерами у більшості хижаків, що відносяться до сімейств куньїх і котячих. Єдиним винятком з усіх кішок є леви, які живуть сімейними групами - Прайдами. Прикладом найбільшого хижака середньої смуги, який живе поодиноким, є бурий ведмідь. В цілому ж одиночний спосіб життя поза сезоном розмноження характерний для досить великої кількості видів ссавців. Серед птахів існує чимало видів, які можна назвати поодинокими, або територіальними, на тій підставі, що в сезон розмноження кожна пара живе ізольовано, охороняючи кордони своєї території. Але в інші сезони року застосування до них терміну "поодинокі", або "територіальні", виявляється не цілком точним. По-перше, до кінця сезону розмноження птахи практично перестають охороняти територію. У цей час самець, самка і виводок молодняка живуть разом. Пізніше кілька виводків можуть об'єднатися або ж розпадаються, а їх члени знову випадковим чином об'єднуються із собі подібними в зграйки, які, випадково перемішуючись

з іншими такими ж зграйками, кочують до початку наступного сезону розмноження. Лише у порівняно небагатьох видів птахів, наприклад таких, як зарянки, кам'янки і сорокопуди, окремі особини поза сезоном гніздування ведуть строго одиночний спосіб життя і охороняють кордони своїх ділянок.

У переважній більшості випадків поодинокі тварини ведуть осілий спосіб життя і займають індивідуальні ділянки. На основі активного пошуку і взаємного перекривання ділянок проживання формуються внутрішньопопуляційні угруповання, в яких особини знаходяться в постійних закономірних взаєминах.

Основні типи спільнот

Спільнотою називається такий тип взаємин тварин, при якому особини утворюють стабільні угруповання, що займають і захищають певну територію. Вони підтримують постійний обмін інформацією, перебувають у відносно постійних стосунках і схрещуються переважно один з одним. Залежно від типу співтовариство може включати в себе більше чи менше число особин. Як правило, співтовариство являє собою більш дрібну, ніж основна популяція, групу особин даного виду, яку іноді називають мікропопуляцією.

Для порівняльного вивчення поведінкових і структурних особливостей спільнот тварин необхідно виділити конкретні ознаки, за якими можуть різнитися між собою угруповання особин різних видів. Такими ознаками можуть служити:

- • тривалість існування угруповань;
- • взаємна координація дій особин в групі;
- • міцність зв'язків між особинами;
- • підтримку цілісності групи (агресія по відношенню до чужинців свого виду).

Вивчення спільнот показує наявність широкого діапазону типів соціальної організації тварин, починаючи від одиночного способу життя і закінчуючи дуже складними спільнотами приматів і суспільних комах.

Розглядаючи різні типи соціальних структур, К. Лоренц ділив всі співтовариства тварин на два класи, які докорінно різняться:

- • анонімні, що не мають структури;
- • персоніфіковані, або індивідуалізовані, засновані на особистих контактах, в яких можливий розподіл ролей.

Класифікація спільнот тварин будується, таким чином, на оцінці міцності контактів і індивідуального впізнавання один одного окремими особинами.

Анонімні спільноти

Анонімними прийнято називати такі співтовариства тварин, в яких відсутня складна структура взаємин між окремими особинами, вони як би не знайомі один з одним персонально. Було прийнято вважати, що анонімні спільноти характерні головним чином для нізькоорганізованих груп тварин, а з ускладненням нервової системи і поведінки в цілому відбувається і ускладнення

соціальної організації. Однак це не зовсім так. До таких анонімних співтовариств відносяться перелітні зграї, скупчення багатьох видів птахів на ночівлі або тварин різних видів у водопоїв, хоча останні можуть складатися з більш дрібних груп, члени яких персонально знають один одного. Стосовно анонімних співтовариств деякі дослідники використовують термін "групова поведінка", що відрізняється за змістом від терміну "соціальна поведінка", що характеризує взаємини тварин в персоніфікованих спільнотах.

Вчені виділяють три типи анонімних спільнот:

- • скупчення, або агрегації;
- • відкрите співтовариство;
- • закрите співтовариство.

Твердження про те, що в анонімному співтоваристві тварини персонально не знайомі один з одним в достатній мірі умовно. У деяких видів птахів, наприклад лебедів, диких гусей і журавлів, сімейні групи або подружні пари тримаються разом і зберігають особисті зв'язки і в перелітних зграях. Однак у більшості видів птахів під час перельотів і кочівель члени однієї сім'ї або шлюбні партнери перестають впізнавати один одного. Пара може знову об'єднатися на період гніздування просто в силу збереження птахами прихильності до певної території, оскільки і самець, і самка (кожен сам по собі) прилітають на старе місце.

Організація поведінки в анонімному співтоваристві

Поряд з незаперечними перевагами груповий спосіб життя таїть у собі і певні "екологічні небезпеки". Тісне скупчення великої кількості особин одного виду, тобто особин, що пред'являють однакові вимоги до середовища, не виключає, а скоріше має на увазі можливість виникнення внутрішньопопуляційної конкуренції. Природно, що це біологічно невигідно для популяції в цілому. Тому фактична реалізація переваг групового способу життя можлива лише за певних біологічних умов. Однією з важливих умов є наявність досить стійких і рясних джерел їжі. В силу цього груповий спосіб життя найчастіше ведуть тварини, які харчуються масовими видами корму: планктоном, трав'янистою рослинністю, стайними видами риб і т.п. Але навіть і в цьому випадку утворення численних осілих груп на скільки-небудь тривалий час практично неможливо. Ефективно зменшити можливість виникнення харчової конкуренції між окремими особинами в стаді або зграї в подібному випадку може тільки кочовий спосіб життя. Однак скупчення значної кількості особин в обмеженому просторі групи, що постійно переміщується, може бути стійким і життєздатним лише в тому випадку, якщо взаємне розташування і життєдіяльність тварин всередині групи мають упорядкований характер, який досягається чіткою регуляцією взаємних відносин особин в зграї і хорошою синхронізацією дій всіх складових груп тварин. Спостереження, експерименти і побудова математичних моделей показують, що взаємне розташування особин

навіть в найпростіше організованих зграях риб або птахів має адаптивний характер.

Так, наприклад, внутрішайні групи риб і багатьох видів птахів, особливо великих, наприклад гусей або журавлів, нерідко мають форму клину або уступу. Така форма сприяє поліпшенню гідродинамічних умов пересування як зграї в цілому, так і кожної особини окремо, що, зрозуміло, неможливо при хаотичному розташуванні особин. Крім аеродинаміки польоту така побудова, дивно нагадує "статутні" побудови підрозділів літаків, що безсумнівно, полегшує маневр. Конкретний характер побудови зграї, зокрема відстань між сусідніми особинами, не залишається строго постійним, оскільки форма і величина повітряних або водних завихрень залежать від швидкості руху. Однак при певних умовах зграя виявляється здатною провести швидку перебудову. Так, спостереження за зграями шпаків показали, що, виявивши хижака, велика (до 50 000 особин) зграя шпаків ущільнюється, вибудовується клином і кидається на нього. Хижі птахи уникають наближатися до таких зграй, оскільки зіткнення з ними нерідко призводить до падіння, а часом і до загибелі хижака.

Підтримка певної просторової структури зграї забезпечується системою спеціальних адаптацій. Стайним тваринам притаманний вроджений стереотип поведінки, що виражається в безперервній орієнтації на сусідніх особин. Цей механізм підтримується рядом морфофізіологічних адаптацій - таких як наявність контрастних, що кидаються в очі елементів забарвлення у форм з переважно зоровою орієнтацією, різних форм локації, добре розвиненого нюху. Про здатність нюхової орієнтації у риб вже говорилося при описі дослідів зі сприйняттям "запаху страху". Спеціальні дослідження показують, що сприйняття запаху зграї не тільки стимулює прояв фізіологічних "ефектів групи", але і сприяє підтримці взаємозв'язку між особинами. Це, зокрема, властиво личинкам ряду видів лососевих риб; у міру дорослішання роль нюхових стимулів у них зменшується, поступаючись місцем зорової орієнтації.

У вищих хребетних тварин (птахи, ссавці) велику роль у взаємній орієнтації грає активна сигналізація, зокрема звукова. Постійна подача звукових сигналів забезпечує їм можливість не тільки збереження постійного зв'язку та цілісності зграї або стада, а й регуляції відстані між особинами, завдяки чому підтримується адаптивність побудови групи і синхронізація різних форм діяльності.

Стала підтримка інформативних контактів як однієї з умов не тільки збереження адаптивного "ладу" стада, а й забезпечення його цілісності вкрай важлива. Стереотип поведінки, пов'язаний з підтримкою взаємної орієнтації особин, спрямований, по суті справи, на постійний обмін інформацією всередині групи. Особи, які втратили інформативні зв'язки з групою, негайно виявляють посилену рухову пошукову активність, яка знижується лише за відновленні контактів. Це характерно для всіх стадних тварин, в тому числі і таких, як, наприклад, мавпи, у яких структура стада досить складна. В умовах

збереження інформативних контактів можлива певна ступінь свободи в поведінці і пересуваннях окремих особин, що, однак, не порушує, діяльності всього стада в цілому. Так, у риб постійне стеження за пересуванням зграї в цілому відкриває можливість окремим особам змінювати швидкість і напрямок своїх пересувань в межах, що не порушують руху всієї зграї. Зміни освітленості, прозорості води і ряду інших умов можуть викликати перестроювання, в тому числі - розосередження зграї, але це завжди можливо лише в межах, що забезпечують збереження інформативною зв'язку.

Підтримка стада або зграї як стійкого цілого вимагає не тільки упорядкованого просторового розміщення особин, але і певної синхронізації їх діяльності. У найпростішому вигляді система взаємної орієнтації тварин доповнюється чітко вираженими наслідувальними реакцій. У цьому випадку тварини в зграї орієнтуються на групу найближчих сусідів, з якими знаходяться в безпосередньому інформативному контакті. На них же спрямовані і наслідувальні реакції.

Сигнал небезпеки сприймається зазвичай крайніми в стаді тваринами, а вже від них по ланцюжку передається іншим, при цьому досить швидко прокочуючи по стаду з кінця в кінець і зробивши "хвилю збудження" – яка швидко переміщається по скупченню тварин в зону, в якій вони реагують на дії сусідів зміною своєї пози. Власне просування вперед при цьому дуже невелике. Як пише Л. М. Баскин, поширення "хвилі збудження" легко спостерігати в отарі овець. Коли, наприклад, вівці повертаються ввечері з пасовища, вони сподіваються отримати вдома ласу підгодівлю у вигляді ячмінного борошна або комбікорму. Однак це задоволення дістається їм не щодня. Передні вівці підбігають до порожніх годівниць, і їх розчароване бекання негайно сповіщає про відсутність корму. Цей крик хвилиною прокочується отарі і, через кілька секунд, задні вівці, які ще не побували у годівниці, вже оголошують повітря обуреним криком.

Хвилі руху бувають затухаючими і лавиноподібними. Причини згасання різні: пасивність особин, яких хвиля зустрічає на своєму шляху; видалення від подразника; звикання до нього, якщо він виявляється байдужим. Лавиноподібні хвилі, виникнувши, не тільки не загасають, але навіть збільшують свою потужність. Врешті-решт вони приводять всю зграю в рух.

Агрегації, або скупчення, - це такі об'єднання тварин, які формуються під впливом якогось фізичного фактора середовища (їжі, температури і т.п.). Прикладом агрегації можуть служити зграйки пуголовків в прогрітих сонцем місцях водойми. Скупчення характерні для багатьох видів безхребетних. З скупчення тварин часто виникає стадо, поведінка членів якого зазвичай взаємопов'язане. Причиною виникнення скупчення, як правило, буває схожість потреб.

Особливо багато тварин збирається на ділянках, багатих їжею. Наприклад, лососі, що йдуть на нерест, привертають до себе всіляких хижаків, як

чотириногих, так і пернатих. По кількості птахів і звірів на берегах річок можна безпомилково судити про наявність в річці прохідних риб. Великі скупчення кабанів, ведмедів, оленів і птахів спостерігаються у фруктових лісах Кавказу, коли тут з'являється урожай дикої яблуні і груші. Не менше їх число збирається в дубняках в роки великої кількості жолудів. Багато різноманітних тварин накопичується в кедрових лісах при гарному врожаї шишок.

Однак можливий і інший шлях утворення скупчень, пов'язаний зі схожістю реакцій тварин на фактори середовища: рельєф, вітер, течія, вологість і т.п. Рухаючись в одному напрямку, тварини автоматично збираються біля перевалів, переправ через річки, в протоках і інших подібних місцях. Скупчення тварин в цьому випадку відомий американський еколог В. К. Оллі порівняв з виникненням пробок на автомобільних дорогах. Там, де шосе широко і пряме, машини йдуть швидко і не заважають один одному. Але на ділянці, де ведуться ремонтні роботи, їх швидкість знижується, і вони починають накопичуватися перед в'їздом на вузьку ділянку.

Хороші приклади подібних скупчень дають перелітні птахи. Обходячи моря, вони збираються по їх берегах, перетинаючи гори - у перевалів. На думку орнітологів, деякі острови служать як би орієнтовними точками, за якими птиці перевіряють правильність своїх штурманських "розрахунків". Тут, немов у перехрестя, виникають величезні пташині скупчення. Часто, опинившись в поле зору один одного, тварини зближуються і далі рухаються разом. Таке сусідство допомагає їм орієнтуватися, вчасно помічати ворога, не побоюючись раптового нападу, відпочивати, поки сусіди не сплять.

Безліч представників різноманітних видів накопичується біля водойм в посушливий період. Дуже характерно, що в таких ситуаціях у тварин різко знижується агресивність по відношенню один до одного. У савані цей феномен отримав назву "водяне перемир'я".

Освіта скупчень тварин, як показали дослідження на багатьох гризунах, мавпах, кажанів, вівцях і інших тварин, веде до зниження у них обміну речовин. Причому основну роль тут відіграє не прямий вплив більш сприятливого мікроклімату в глибині стада, а рефлекторна реакція на присутність особин свого виду. Рівень обміну знижується і у миші, яка відокремлена від інших склом, і у невеликої рибки гольяна, яка посаджена в "стайну" воду, тобто туди, де раніше сиділи інші представники того ж виду. Несприятливі наслідки скупчення тварин істотно пом'якшуються їх взаємодопомогою. Так, в групі копитні швидше розкопують сніг. У глибокосніговий період зими в молодих сосняках і листяних дрібноліссях (з вербою, осикою, горобиною, ялівцем) збираються лосі. Численні стежки допомагають тваринам пересуватися. Мисливці називають подібні місця лосиними "стійлами". Точно такі ж скупчення на невеликих ділянках утворюють изюбри і кабани.

Анонімне співтовариство відкритого типу

Анонімні спільноти, члени яких не виявляють агресії по відношенню до особин, які знову приєдналася до свого виду, отримали назву **відкритих**. Такі спільноти утворюють, наприклад, багато копитних, кенгуру, жирафів, яких приваблює вид родичів; вони легко приєднуються до цієї групи, а потім так само легко залишають її. Види, що утворюють спільноти відкритого типу, як правило, мають сильно виражений стадний інстинкт. Велике значення для його розвитку має закарбовування особин свого виду. Зовнішній вигляд одного або групи тварин свого виду запам'ятовується як позитивний фактор середовища. Він стає збудником стадного інстинкту у молодій тварини. Відчуття більшої безпеки серед подібних собі підкріплює до цього байдужий подразник - стадо, перетворюючи його в умовно-рефлекторний. Стадний рефлекс виробляється у всіх тварин даного виду і закріплюється на все життя.

У відносно просто організованих зграях риб і деяких птахів особини, що складають групу, практично рівноцінні по їх екологічному значенню для зграї в цілому. Такий тип структури називають **еквіпотенційною**. У цьому випадку тварини в зграї орієнтуються на групу найближчих сусідів, з якими знаходяться в безпосередньому інформативному контакті.

Анонімне співтовариство закритого типу

У спільнотах такого типу відсутнє персональне впізнавання один одного, проте вже помічається деяка різнофункціональність особин. Головною відмінністю, за якою його члени розрізняють своїх і чужих, є яка-небудь ознака, характерна для даної групи. Найчастіше цією ознакою є особливий **груповий запах**, що формується під впливом цілої низки обставин. Груповий запах залежить насамперед від індивідуальних особливостей тварин групи, які найчастіше перебувають у тісному родинному зв'язку і через це мають біохімічну схожість. Величезну роль у створенні групового запаху грає мікробний пейзаж, характерний для тварин даної групи. Перенесення бактерій від особини до особини може здійснюватися в процесі взаємодії членів групи: спарювання, годування молодняка, при пологах і т.д. Таким чином, усередині кожної популяції підтримується певна **загальногрупова мікрофлора**, що забезпечує подібний запах членів групи.

Спільноти закритого типу характерні для багатьох гризунів, зокрема пацюків. Поява сторонньої особи на ділянці проживання колонії щурів призводить до того, що всі дорослі члени колонії накидаються на неї і, якщо вона не встигає покинути дану територію, вбивають. Єдина ознака, за якою щури відрізняють "своїх" від "чужих", - це специфічний для кожної колонії запах. Якщо щура з колонії натерти підстилкою, взятої з іншої колонії, вона зараз же буде вбита родичами, з якими до цього жила в повній злагоді.

Анонімні спільноти закритого типу фактично є перехідною формою до індивідуалізованих співтовариств, також в основному закритих для сторонніх особин.

Індивідуалізовані спільноти

Стабільні замкнуті угруповання, що мешкають на одному місці або вчиняють періодичні кочівлі, як правило, являють собою співтовариства з упорядкованою структурою взаємин між особинами. Такі спільноти називаються "індивідуалізованими", або "персоніфікованими", оскільки кожен член спільноти знає всіх інших "персонально". Структура взаємин тварин в індивідуалізованих спільнотах заснована на системі ієрархії і ритуалізації агресії.

Спільноти подібного типу, з більшою або меншою складністю взаємин в них, характерні для безлічі видів. Складні індивідуалізовані спільноти мають багато видів хижих ссавців, які добувають їжу колективним полюванням. Це, наприклад, гієни, леви, вовки, гієнові собаки та ін. Основою таких угруповань, як правило, служать сімейні групи, до яких можуть приєднуватися і неспоріднені тварини. Ядром зграї зазвичай буває група досить досвідчених, немолодих тварин, які давно знають один одного і знаходяться в "дружніх" відносинах. У подібних групах спостерігаються складні ієрархічні відносини, а вищий щабель ієрархії займає ватажок. Типовим для індивідуалізованих співтовариств є участь багатьох його членів у вихованні підростаючого молодняка, а також турбота старших особин про цілісність співтовариства і безпеки його членів. Характерним для них є і розподіл ролей тварин в групі. У таких вищих хребетних як людиноподібні мавпи і дельфіни, практично відсутня агресія по відношенню до чужинців, і їх спільноти набувають деяких рис, характерних для відкритих груп. Ступінь різноманіття і пластичності відносин в співтоваристві тварин тісно пов'язана з рівнем їх психічного розвитку. У спільнотах високоорганізованих тварин взаємодопомога і співпраця грають більш важливу роль, ніж агресивність, пов'язана з підтримкою ієрархічної структури.

Структурованість спільнот тварин у великій мірі залежить від просторової структури популяцій і їх динаміки.

У спільнотах високоорганізованих тварин відзначається так званий розподіл ролей. Це явище характерне для вовків і гієнових собак, левів, людиноподібних мавп і ін. Поділ ролей в співтоваристві полягає в тому, що окремі члени групи в різних ситуаціях виконують цілком певні функції. Таке спостерігається, наприклад, при спільному полювання вовків, коли одні звірі виконують функції загоничів, а інші лежать в засідці і чекають, коли загоничі виженуть на них велику здобич, наприклад оленя.

Наочним прикладом поділу ролей служить сімейна група гієнових собак. Група зазвичай являє собою дорослу пару з дитинчатами з минулих виводків, що підросли, іноді до складу групи входять і інші, як правило, родинні особини. Ця група зазвичай мешкає на цілком певній території, межі якої пильно охороняються. Щодня частина групи вирушає на полювання, частина особин залишається виконувати функції сторожів і охороняти територію від вторгнення

чужинців, деякі собаки виконують функції няньок і доглядають за підростаючими цуценятами. Здобуту їжу мисливці доставляють на територію зграї. На наступний день все повторюється, але часто звірі міняються ролями. Вчорашні мисливці залишаються охороняти територію, а колишні сторожа і няньки відправляються на полювання. Таким чином, розподіл ролей в зграї гієнових собак зазвичай носить характер своєрідного чергування. Іноді одні й ті ж звірі спеціалізуються на якійсь одній функції, наприклад догляді за дитинчатами і грі з ними. У різних ситуаціях на перший план можуть виходити особини, більш здатні до того чи іншого виду діяльності, наприклад, звір отримав травму, протягом якогось часу не може полювати і виконує роль сторожа. Такі відносини називають "рольовою ієрархією". В цілому дуже важливою особливістю поведінки цих тварин виявляється їх потенційна здатність виконувати всі функції, необхідні для повноцінного життя групи. Можливість виконання різних ролей в співтоваристві визначається у кожної особини складним поєднанням видових, спадкових ФКД і поведінки, заснованої на індивідуальному і соціальному досвіді. На "результуючому" впливі досвіду та вроджених задатків і заснована роль кожного індивідуума в співтоваристві.

Подібне розділення ролей існує і у бобрів. Члени сім'ї бобрів, що мешкають в одній хатині, по черзі стежать за бобрятами, допомагаючи їм вчитися плавати, знаходити вхід і вихід з хатки і т.д. Інші бобри приносять в хатку їжу, охороняють бобрят на березі. Звірі, не зайняті турботою про молодняк, займаються будівництвом, підтриманням рівня води в греблі, заготівлею кормів. В цілому розподіл ролей в спільнотах тварин, безсумнівно, робить їх соціальні відносини більш складними і різноманітними. Потрібно відзначити, що важливою особливістю спільнот ссавців, в яких спостерігається поділ ролей, є те, що окремі особини можуть в залежності від ситуації виконувати різні функції і жорстка спеціалізація у них, як правило, відсутня. Це відрізняє їх від спільнот суспільних комах.

Сім'я суспільних комах - мурах, бджіл, джмелів, термітів, ос - відрізняється цілим рядом особливостей. Усередині сім'ї чітко виділяються різні групи комах, що виконують цілком певні функції, а іноді навіть відрізняються один від одного будовою. У родині є самка (матка або цариця), яка безперервно продукує яйця, численні робітники, які виконують роботу з будівництва гнізда і заготівлі їжі, вирощування потомства, охорони гнізда і т.д. Сім'ї комах різних видів бувають різними за своїм складом і різноманітності виконуваних ними функцій. Найбільш складним і різноманітним з вивчених комах виявляється поведінка медоносних бджіл і деяких видів мурах. Як приклад розглянемо сім'ю медоносних бджіл. У бджолиної сім'ї сформувалося три типи особин: матка, робочі бджоли і трутні. Самці-трутні з'являються в процесі роїння (ділення сім'ї). У їх функції входить запліднення маток, що вийшли з лялечок. Після цього трутні гинуть, а молода запліднена самка з частиною старої сім'ї залишає вулик. Цей процес називається роїнням. Матка практично безперервно

відкладає яйця, догляд за якими здійснюють робочі бджоли-няньки. Робочі бджоли є недорозвиненими самками і виконують дії, спрямовані на підтримку життя бджолиної сім'ї. Жодна з особин, що входять до складу бджолиної сім'ї, не здатна до самотійного існування. Тому бджолину сім'ю розглядають як біологічну одиницю, всі члени якої тісно пов'язані один з одним, - це цілісний, єдиний організм. Групи особин, пов'язані певними функціями, фактично виконують роль окремих органів і їх систем. В цьому і полягає еусоціальність. Робочі бджоли в міру старіння зазвичай багато разів змінюють рід своїх занять. Це буває пов'язано з фізіологічним розвитком організму бджоли. Даний процес був досконально вивчений німецьким вченим, лауреатом Нобелівської премії Карлом фон Фришем.

Життя робочої бджоли від "народження" до смерті можна розділити на три періоди. У **перший період** життя (приблизно з 1-го по 10-й день) бджола працює всередині вулика і називається **вуликовою бджолою**. Вона чистить осередок і готує його для відкладання нового яйця. Через кілька днів в голові бджоли повністю розвиваються кормові залози, що виробляють "маточне молочко" із запасів перги. З цього моменту бджоли стають "годувальницями". До кінця цього періоду життя бджола вперше залишає вулик і спрямовується в **орієнтовний політ**, що триває приблизно п'ять хвилин. Цього часу було достатньо для фіксації в її пам'яті навколишньої місцевості біля вулику. У подальших орієнтовних польотах бджола продовжує знайомитися з місцевістю; після цього вона може перейти до виконання обов'язків, пов'язаних з перебуванням поза вуликом.

У **другій період** життя (приблизно з 10-го по 20-й день) кормові залози бджоли дегенерирують, і її робота в якості годувальниці закінчується. Але до цього часу досягають найвищого розвитку воскові залози, що виробляють будівельний матеріал для стільників, і бджоли приступають до будівництва. Іншими функціями бджіл цього віку є приймання і "упаковка" в осередку нектару, а також роздрібнення щелепами і ущільнення обніжжя, що складається з пилку, скинутої в осередку пчелами-складальницями. Займаються вони також прибиранням всілякого сміття, а нерідко і тіл загинувших бджіл, які виносять з вулика і викидають, відлетівши на деяку відстань. В кінці цього періоду життя деякі бджоли беруть на себе охорону льотка. Вони уважно обмацують вусиками всіх вхідних бджіл, захищають житло від ос та інших грабіжників меду і миттєво кидаються в атаку, якщо людина, кінь чи інший потенційний ворог занадто наблизиться до вулика.

У **третій період** життя (приблизно з 20-го дня і до кінця життя) бджола стає збиральницею. Вона вилітає за взятком, щоб приносити в вулик нектар і пилок квітів.

Таким чином, цикл робіт, виконуваних бджолою протягом її життя, знаходиться в прямій залежності від її фізичного стану і віку. Повернення до виконання колишніх функцій зазвичай неможливий. Однак в деяких випадках,

при гострій потребі бджолиної сім'ї в форсуванні тих чи інших робіт, можливо прискорене дозрівання тих чи інших залоз.

Цікаво, що явище еусоціальності відзначено і у одного з видів ссавців - східно-африканського гризуна голого землекопа (*Hetemcephalus glaber*).

Подібно до багатьох видів мурах, ці гризуни живуть колоніями з єдиною плідною самкою. Їх колонія є багатокілометровою мережею підземних ходів в дуже надійних ґрунтах. Схожість з мурахами посилюється тим, що заплутана система тунелів і гніздових камер колонії створюється на основі спільної діяльності її членів. Під час риття нір звірятка шикуються "конвеєром", в якому передня тварина виконує роль "прохідника", а далі йдуть "відкатник" і "переносники ґрунту". Вони проривають ці довгі тунелі навмання, в різних напрямках, забезпечуючи тим самим відшукування їжі - соковитих бульб багаторічних рослин. Колонії голих землекопів налічують до 250 тварин, у інших видів ссавців такі великі, складно інтегровані угруповання не відомі. Спостереження в лабораторії дозволили виявити ще одну дивовижну рису цих тварин, яку до сих пір спостерігали тільки у громадських комах. Феномен полягає в тому, що спеціалізація звірків змінюється в залежності від віку і розмірів. Молоді тварини (у віці двох-трьох місяців), спеціалізуються на "обслуговуючих" операціях. Пізніше ці ж звірята стають фуражирами, а потім, виростаючи, можуть бути "охоронцями", виконувати роботу по викиданню ґрунту або навіть почати розмножуватися. Найдивовижніший аспект життя голих землекопів - особливості їх розмноження. У більшості самок цих гризунів (як і у багатьох видів громадських перетинчастокрилих) репродуктивні функції пригнічені, проте на відміну від комах самки гризунів не стерильні. Якщо матка гине, її місце займає одна з робочих самок. Коли самка- працівниця перетворюється в відтворювальницю, у неї змінюється і поведінка, і зовнішній вигляд. Тіло витягується за рахунок подовження хребців. Ставши маткою, така самка набуває здатність пригнічувати статеву активність інших самок, а сама може приносити до п'яти виводків на рік, багаторазово спаровуючись з різними самцями. Матка може також змусити "ледарів" працювати, причому тим більше активно, чим менше звірків дійсно працює в даний момент.

Структура популяцій та внутрішньопопуляційних відносини (по І. А. Шилову, 1977)

Основні уявлення про структуру популяції

Просторова структура популяцій може істотно відрізнятися у різних видів. Однак основні її закономірності характерні для всіх тварин. Елементарними територіальними об'єднаннями можна вважати **зграї** і **стада**, **колонії** і **колоніальні поселення**, що забезпечують розмноження, що регулюють використання території і що організують сезонні міграції. Мінімальний соціальний осередок, цілісність і самостійність якого підтримуються в основному його власними, внутрішніми механізмами, називається **мікропопуляцією**. Подібні популяційні угруповання генетики

називають "*демами*" ^[2], а зоологи - "парцелу". Мікропопуляція є елементарною еволюційною одиницею.

Наступною ланкою в популяційній організації більшості видів служать більш складні територіальні об'єднання. У осілих тварин їх називають *поселеннями*, або *елементарними популяціями*.

Для мігруючих видів характерна складна популяційна структура. На місцях розмноження вони тримаються невеликими групами або стадами, іноді окремо самці і самки з молодняком. Птахи утворюють гніздові колонії або гніздяться парами, об'єднаними постійним спілкуванням і сигналізацією.

У міру підростання молодняку рухливість сімей збільшується, і формуються більші угруповання - *місцеві локальні популяції*. Концентруючись на міграційних шляхах, вони об'єднуються в більш великі групи - *популяції географічних районів*. Такі багатотисячні стада північних оленів і сайгаків або великі зграї перелітних птахів і мігруючих риб, що рухаються в одному напрямку загальною масою або окремими стадами. Населення великих географічних регіонів має власні системи кочових шляхів. На місцях зимівель величезні зграї або стада розбиваються на більш дрібні угруповання в порядку, зворотному тому, який дотримувався на початку міграцій. Складність популяційної структури таких видів збільшується за рахунок того, що самці і самки поза сезоном розмноження займають часом далеко віддалені один від одного території.

Нарешті, у деяких птахів і ссавців є як осілі, так і мігруючі популяції. На зимівниках і, рідше, в період розмноження вони можуть жити по сусідству, на одній території, обмінюючись тваринами.

Існування постійних і тимчасових поселень, ясно виражених у осілих тварин, в дійсності представляє собою універсальне явище. У стійких поселеннях зазвичай переважають дорослі осілі тварини, які об'єднуються у великі і стійкі "популяційні парцелли" (групи сімей, колонії), що ведуть малорухливий спосіб життя. У них йде інтенсивне розмноження. Це основна продуктивна частина популяції, що забезпечує її відтворення.

Нестійкі (тимчасові) поселення виникають за рахунок еміграції з основних поселень. Вони відрізняються меншою щільністю і більшою рухливістю мешканців, серед яких високий відсоток молодих, іноді ще особини, що дозрівають. Розмноження в таких поселеннях йде неактивно і тільки в дуже сприятливі роки досягає великої інтенсивності.

Етологічна структура регулює територіальне розміщення і забезпечує розмноження популяції. Вона виражається в утворенні різного роду угруповань з добре вираженою ієрархічною структурою, що виникають на основі спілкування особин. Порушення етологічної структури популяції може бути викликано несприятливою погодою, змінами довкілля, але частіше пов'язано зі змінами самої популяції, особливо зростанням і падінням чисельності тварин.

Фізіологічні механізми таких порушень найчастіше бувають пов'язані з ендокринною регуляцією.

Таким чином, просторова структура популяцій і система взаємин особин знаходяться в закономірному взаємному зв'язку. У міру посилення контактів особин на загальній території посилюється і структурованість, впорядкованість їх взаємовідносин.

Незважаючи на все різноманіття просторово-екологічної структури популяції різних видів, як вказує І. А. Шилов, можна виділити два принципи її побудови, що відрізняються способом використання території. Видам, що ведуть осілий спосіб життя, притаманний *інтенсивний* тип використання простору. Для видів, які протягом усього життя або періодично протягом тривалого часу (наприклад, сезонно), ведуть кочовий спосіб життя, характерний *екстенсивний* тип використання території.

Словник термінів: Агрегація. Анонімне співтовариство. Анонімне співтовариство закритого типу. Анонімне співтовариство відкритого типу. Біологічне сигнальне поле. Речовина переляку. Видова дистанція. Внутрішньовидова агресія. Ватажок. Груповий запах. Ієрархія. Індивідуалізоване співтовариство. Індивідуальна дистанція. Індивідуальна ділянка. Інтенсивне використання простору. Інтенсивний тип використання простору.

Питання до семінару:

Навіщо тварини об'єднуються в групи?

На основі чого відбувається утворення спільнот?

Що таке індивідуальна дистанція?

Від чого залежить індивідуальна дистанція?

Що таке видова дистанція?

Яка роль агресії в підтримці структури спільноти?

Зменшується чи збільшується внутрішньовидова агресія при переході до групового способу життя?

