

КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

ННЦ «Інститут біології та медицини»

Кафедра фізіології людини і тварин

Завідувач кафедри д.б.н., проф. Макарчук М.Ю.

Протокол №__ засідання кафедри

від “ ____ ” _____ 2023 р.

**ОБСЕРВАЦІЯ БАТЬКІВСЬКОЇ ПОВЕДІНКИ АФРИКАНСЬКИХ
КРОКОДИЛІВ (OSTEOLEAEMUS TETRASPIS) – КОРЕЛЯЦІЯ МІЖ
ПОТОМСТВОМ ТА ЛОКАЦІЄЮ ДОРОСЛИХ ОСІБ**

Кваліфікаційна робота магістра
денної форми навчання
за спеціальністю 091 «Біологія»
Варжанської Єлизавети Володимирівни

Науковий керівник від кафедри
д.б.н., проф. Макарчук М. Ю.

Робота виконана на базі Лундського університету під керівництвом PhD,
Associate Professor in Cognitive Zoology (Docent), Scientific Director, The
Cognitive Zoology Group, Mathias Othvas.

Оцінка захисту роботи

Київ – 2023 р.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

- CITES — Конвенція про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення
- МЧЗ — Метод “часових зрізів”
- РОПП — Реєстрація окремих поведінкових проявів
- ОПП — Окремий поведінковий прояв
- СП — Суцільне протоколювання

ЗМІСТ

ВСТУП	4
РОЗДІЛ 1. Огляд літератури	6
1.1. Крокодилоподібні.....	6
1.1.1. Історія виникнення.....	6
1.1.2. Загальний опис <i>Osteolaemus tetraspis</i>	7
1.1.3. Особливості життя та поведінки <i>Osteolaemus tetraspis</i>	8
1.2. Когнітивні здібності	11
1.2.1. Когнітивні здібності рептилій.....	11
1.2.2. Соціальна та батьківська поведінка.....	12
1.2.3. Батьківська поведінка крокодилоподібних.....	15
РОЗДІЛ 2. Матеріали та методи досліджень	17
РОЗДІЛ 3. Результати досліджень та їхнє обговорення	24
ВИСНОВКИ	50
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	51

ВСТУП

Крокодилоподібні (крокодили, алігатори, каймани та гярали) - це, мабуть, найбільш когнітивно складні з нині живучих непташиних рептилій. Вони демонструють багатий поведінковий репертуар у різноманітних контекстах, таких як полювання, просторова орієнтація та соціальна взаємодія, включаючи спілкування у кількох модальностях. Їхній передній мозок є найбільшим серед непташиних рептилій, і вони є єдиним загоном зі структурами, що нагадують кору головного мозку [1]. Рептилії, птахи та ссавці походять від спільного амніотичного предка, і цілком ймовірно, що вони мають спільні поведінкові та морфологічні риси. Крокодили - монофілетичний таксон, більш близький до птахів, ніж до лепідозаврів (ящірок і змій) [2]. Беручи до уваги зростаючу кількість свідчень того, що ссавці та птахи, розділені 325 мільйонами років, незалежно розвинули подібні когнітивні репертуари, важливо вивчити кожен лінійний передачі в глибокому минулому, щоб краще зрозуміти принципи соціально-когнітивної еволюції.

Ранні рептилії витіснили амфібій як домінуючих наземних хребетних і, будучи менш прив'язаними до води, широко розповсюдилися. Динозаври домінували на суші (225-266 мільйонів років тому; [2]). Однак наприкінці цього періоду вони раптово зникли, залишивши чотири ряди плазунів, які вижили донині: Chelonia, Crocodilia, Rhynchocephalia та Squamata. Ці ряди рептилій відокремилися від лінії, що веде до ссавців, близько 280 мільйонів років тому і, в свою чергу, не мали спільного предка протягом останніх 225 мільйонів років [2]. Жодна рептилія, яка живе сьогодні, не є примітивною формою або прямим предком ссавців. Тому ми повинні розглядати їхню поведінку з точки зору еволюційних обмежень, які діяли на них після розколу.

Між рептиліями та іншими хребетними може бути схожість у когнітивних здібностях і мозкових механізмах, що лежать в їх основі, але можуть існувати і різні контрасти. Те ж саме можна сказати і про порівняння між чотирма надрядами рептилій, що розділилися.

Щоб краще зрозуміти еволюцію пізнання, важливо дослідити когнітивні здібності рептилій у спосіб, який можна порівняти з величезним обсягом роботи, проведеної з ссавцями і птахами. Хоча процеси, що лежать в основі когнітивної поведінки рептилій, залишаються далекими від розуміння, нещодавні дослідження досягли помітного прогресу [2].

Незважаючи на її важливу роль для соціальної когнітивної поведінки, батьківська поведінка вивчена у тварин лише фрагментарно, тож її еволюція та походження залишаються незрозумілими. Щоб почати звуження цієї прогалини в знаннях, вчені почали досліджувати збережених архозаврів, щоб порівняти когнітивні здібності сучасних птахів - палеогнатів - з найближчими живими родичами птахів, крокодилами. Отже, нині ми не поінформовані про один з основних переходів у соціальному пізнанні [3]. У цій роботі ми проінтерпретуємо отримані дані у світлі того, що відомо про когнітивні процеси і механізми, що лежать в основі батьківської поведінки. Також ми обговоримо важливість роботи з рептиліями для глибшого розуміння когнітивної еволюції.

Актуальність даної роботи полягає у дослідженні батьківської поведінки: в поєднанні з дослідженнями еволюції мозку результати можуть пролити світло на вибір часу, тиск добору і можливе ослаблення еволюційних обмежень. Для того, щоб досягти повного розуміння еволюції пізнання, важливо, щоб ми розуміли подібності та відмінності в когнітивних процесах, що лежать в основі поведінки всіх амніот.

Метою роботи було дослідити особливості батьківської поведінки самця та самиці африканських крокодилів *Osteolaemus tetraspis* через різні обсерваційні методи.

Завданнями даної роботи були:

- Проведення літературного пошуку за темою дипломної роботи щодо когнітивних здібностей крокодилоподібних та щодо способу життя саме обраного об'єкту дослідження - африканських крокодилів *Osteolaemus tetraspis*;
- Обсервація поведінки самця, самиці та дитинчат обраного виду у тропікарії Хельсінборгу;

– Аналіз та порівняння результатів спостережень за батьківською поведінкою африканських крокодилів *Osteolaemus tetraspis*.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Крокодилоподібні

1.1.1 Історія виникнення

Крокодил (*Crocodylus*) — рід плазунів родини справжніх крокодилів, найрізноманітніший і поширений рід ряду крокодилових. Родова назва *Crocodylus* була запропонована Йозефом Ніколаусом Лауренці у 1768 р. [4] Рід *Crocodylus* містить 13-14 видів, що збереглися, і 5 вимерлих видів. Існують додаткові вимерлі види, які, як показали дослідження, більше не належать до роду *Crocodylus*, хоча вони ще не були перенесені до нових родів [5]. Його представники мешкають у всіх частинах світу, виключаючи Європу і Антарктиду, де великі плазуни взагалі не зустрічаються. Найпоширеніший в Африці, на півдні Азії, на півночі Австралії і в Океанії, зустрічається в Північній, Центральній і Південній Америках. Назва походить від грец. κροκόδειλος — черв'як, що вигрівається на камінцях, у ріні.

Крокодилоподібні рептилії відокремилися від базальних архозаврів у Тріасі понад 200 мільйонів років тому, а клада, до якої належать усі сучасні види, *Crocodylia*, існує вже близько 100 мільйонів років. Лише деякі з них пережили велике вимирання, що сталося наприкінці Крейди. Усі крокодили є земноводними і м'ясоїдними, полюючи на межі між водою і сушею. Вони мешкають у тропічних і субтропічних озерах, річках і узбережжях, проводячи більшу частину часу у воді або поблизу неї. Деякі поширюються в помірному кліматі. У всіх видів самці більші за самок. Усі вони час від часу виходять на берег, часто для того, щоб змінити температуру тіла, іноді за їжею, а іноді, щоб уникнути сильної течії. Парування відбувається у воді, а самки відкладають яйця в гнізда, побудовані або викопані на суші, і залишаються на суші протягом

тривалого часу в гнізді. Крім того, як архозаври, крокодили є близькі до динозаврів, включаючи птахів. До пізньої Крейди алігатори та крокодилові були окремими групами, проте анатомічні, фізіологічні та поведінкові відмінності між ними незначні. Багато рис крокодилів більше схожі на птахів, ніж на інших рептилій [1].

Крокодили, що збереглися, є залишками трьох ліній, які відокремилися від спільного предка десь у пізній Крейді: лінії гаріалів (*Gavialoidea*), лінії крокодилів (*Crocodyloidea*) та лінії алігаторів і кайманових (*Alligatoroidea*). Представники цих клад належать до родин *Gavialidae*, *Crocodylidae* та *Alligatoridae*, кожна з яких є підродиною відповідної надродини, і в кожній з них також є вимерлі види [1].

1.1.2. Загальний опис *Osteolaemus tetraspis*

Карликовий крокодил (*Osteolaemus tetraspis*), також відомий як африканський карликовий крокодил, ширококрилий крокодил або кістлявий крокодил, [6] - африканський крокодил, який також є найменшим з існуючих (живих) видів крокодилів. Африканські карликові крокодили мають досить мінливу таксономічну історію. Невеликі відмінності в морфології їхнього спільного ареалу були визнані давно, і представники роду в різні часи вважалися такими, що складаються з недиференційованого кланального виду *O. tetraspis*, двох підвидів (*O. tetraspis tetraspis* і *O. tetraspis osborni*) або двох повноцінних видів (*O. tetraspis* і *O. Osborni*) [1]. Карликові крокодили досягають середньої довжини дорослої особини 1,5 м, хоча максимальна зареєстрована довжина для цього виду становить 1,9 м. Дорослі особини зазвичай важать від 18 до 32 кг, причому найбільші самки важать до 40 кг, а найбільші самці - до 80 кг [7].

Дослідження морфології, опубліковане в 2007 році, і дослідження ДНК в 2009, 2013 і 2015 роках вказують на те, що три чітко відмінні популяції *Osteolaemus* можуть заслуговувати на повне визнання виду [7, 8, 9]. Це *O.*

tetrapis (Центральна Африка, крім басейну річки Конго), *O. osborni* (басейн річки Конго) і третій, можливо, неназваний вид (Західна Африка) [7]. Існує невизначеність щодо популяції в Нігерії (між *O. tetrapis* і, можливо, безіменним західноафриканським видом), оскільки вона не була вивчена [7]. Четверта група була знайдена в дослідженні невольників у 2013 році, але де представники цієї групи живуть у дикій природі, неясно [10].

Через невеликий розмір і підвищену вразливість до хижаків цей вид крокодилів має сильно броньовані шию, спину і хвіст, а також остеодерму на животі і нижній стороні шиї. У *Osteoleus* тупа коротка морда, довга і широка, схожа на морду карликового каймана Кюв'є, що, ймовірно, є наслідком зайняття ними схожої екологічної ніші. Зубний ряд складається з чотирьох премаксиллярних зубів, 12-13 на верхній щелепі та 14-15 на корінних зубах. *O. t. tetraspis* має світліше забарвлення, більш загострену, загнуту догори морду і більше броні на тілі, ніж *O. t. osborni*.

Карликові крокодили живуть від низин до середньогір'я в струмках, малих річках, болотах, басейнах і мангрових заростях, але зазвичай уникають основних ділянок великих річок [11]. Більша частина їхнього ареалу знаходиться в лісових районах, але він може поширюватися і на більш відкриті регіони, де струмки або річки добре затінені. Вночі вони можуть переміщатися на деяку відстань від води по суші [12].

Африканський карликовий крокодил, що перебуває під загрозою зникнення, є важливим джерелом їжі та економічним ресурсом для сільського населення Центральної Африки [10], і тому на нього ведеться інтенсивне полювання. Його відносно невеликі розміри і нижча конфліктність роблять його особливо вразливою мішенню [10]. Зростання чисельності населення, сучасні методи полювання і вдосконалена транспортна інфраструктура в Центральній Африці сприяли збільшенню комерційної торгівлі карликовими крокодилами та іншими видами м'яса в регіоні. *Osteolaemus* зареєстрований як вразливий вид у Червоному списку МСОП і як вид, що перебуває під загрозою зникнення у Вашингтонській конвенції CITES (Конвенція про міжнародну торгівлю видами

дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення) через експлуатацію та втрату середовища існування [6].

1.1.3. Особливості життя та поведінки *Osteolaemus tetraspis*

Карликовий крокодил - полохлива і переважно нічна рептилія, яка проводить день, сховавшись у водоймах або норах [7], хоча іноді може бути активною і вдень. Харчування відбувається переважно у воді або поблизу неї, хоча він вважається одним з найбільш наземних видів крокодилів і може розширювати схему харчування, виходячи на сушу під час великих вилазок, особливо після дощу [7].

Карликові крокодили є універсальними хижаками і були зареєстровані як такі, що харчуються широким спектром дрібних тварин, таких як риба, краби, жаби, черевоногі молюски, комахи, ящірки, водоплавні птахи, кажани та землерийки [12]. Вони можуть виживати відносно тривалий час без їжі. Під час сухого сезону карликові крокодили часто відступають у глибокі нори [11]. Вірний своєму усамітненому, нічному способу життя, карликовий крокодил викопує нору, в якій ховається і відпочиває вдень, і яка іноді може мати підводний вхід. Особини, які не мають для цього належних умов, зазвичай живуть між корінням дерев, що нависають над водоймами, де вони мешкають.

Тісно взаємодіючи лише в період розмноження, самки карликових крокодилів будують гніздові насипи на початку сезону дощів, який триває з травня по червень. Гніздо, розташоване біля води, являє собою насип з вологої, гниючої рослинності, яка “висиджує” яйця за рахунок тепла, що виділяється при розкладанні рослинного матеріалу. Відкладається невелика кількість яєць, зазвичай близько 10, і вони насиджуються від 85 до 105 днів. Дитинчата досягають 28 см, коли вилуплюються з яєць. Самка охороняє гніздо під час періоду насиджування, а після вилуплення яєць вона наглядає за новонародженими протягом невідомого періоду часу, оскільки молодь також

може бути з'їдена великою кількістю хижаків (птахами, рибами, ссавцями і рептиліями, включаючи інших крокодилів).

1.2 Когнітивні здібності

1.2.1. Когнітивні здібності рептилій

Когнітивні здібності можна простежити в часі, а їхнє походження краще зрозуміти, вивчаючи подібності та відмінності між різними видами, що займають різні позиції на дереві життя. Однак навіть близькоспоріднені види можуть суттєво відрізнятися у своєму пізнанні. Факторами, які можуть бути причетні до виникнення таких відмінностей, є поведінкові схильності видів. Вид, який більш схильний досліджувати нові стимули в навколишньому середовищі, може навчатися швидше, ніж той, який менш схильний до цього. Поведінкові схильності можуть відрізнятися через екологічні відмінності, а не через філогенетичну відстань, що призводить до того, що у близькоспоріднених видів спостерігаються зовсім різні когнітивні здібності. Тому важливо враховувати такі фактори, щоб зробити надійні висновки з порівняння когнітивних здібностей різних таксонів.

На відміну від птахів і ссавців, прийнято вважати, що рептилії володіють лише найпримітивнішими засобами взаємодії з навколишнім середовищем, рефлекторно реагуючи на сенсорну інформацію і майже не маючи вищих когнітивних функцій. Однак мозок рептилій, хоча структурно дещо відрізняється від мозку ссавців і птахів, використовує багато однакових клітинних і молекулярних процесів для підтримки складної поведінки в гомологічних ділянках мозку [2]. Більш глибоке розуміння когнітивних функцій рептилій дає ширший погляд на еволюційно збережені молекулярні та клітинні механізми, що лежать в основі когнітивних функцій, а також краще розуміння факторів, які призвели до еволюції складного пізнання [2].

Наявні дані свідчать про те, що дослідження когнітивних процесів у рептилій є надзвичайно продуктивно. Існують докази навчання у просторовій, фізичній та соціальній сферах, а також приклади поведінкової гнучкості у завданнях здобування їжі та ігрової поведінки. Рептилії здатні вирішувати деякі завдання у спосіб, який можна порівняти з іншими видами амніот. На жаль, поки що недостатньо даних, щоб говорити про схожість та відмінності в когнітивних здібностях чотирьох різних рядів рептилій, які відрізняються один від одного на нейронному рівні [2]. Оскільки ці групи розділилися близько 225 мільйонів років тому, цілком можливо, що в основі їхньої поведінки лежать різні механізми. На сьогоднішній день існують дані, які свідчать про те, що, принаймні в деяких випадках, їхні когнітивні здібності здаються схожими. Там, де вони, очевидно, відрізняються (наприклад, у просторовому пізнанні), наразі незрозуміло, чи є спостережувані відмінності результатом відмінностей у когнітивних здібностях, відмінностей у поведінковій екології, чи просто відмінностей у мотивації до виконання завдання [2].

Використання предметів як мисливських приманок є дуже рідкісним явищем у природі і спостерігається лише у кількох видів. Деякі дослідження показували використання гілок і палиць як приманок для птахів двома видами крокодилів. Принаймні один з них використовує цей метод переважно під час сезону гніздування своїх жертв. Це перший відомий випадок, коли хижак не просто використовує предмети як приманки, але й враховує сезонність поведінки здобичі. Це дає дивовижне уявлення про раніше невизнану складність поведінки архозаврів [13].

1.2.2. Соціальна та батьківська поведінка

Мало хто досліджував соціальне пізнання у рептилій, однак ті роботи, що існують, виявили, що рептилії можуть використовувати і використовують соціальні сигнали [14]. Прийняття візуальної перспективи іншого знаменує собою еволюційний зсув у формуванні розвиненого соціального пізнання. Воно

дозволяє використовувати увагу інших для виявлення прихованих аспектів оточення і є фундаментальним для людської комунікації та розуміння інших людей. Візуальне сприйняття перспективи також було виявлено у деяких інших приматів, деяких співочих птахів та деяких собак. Однак, незважаючи на його важливу роль у соціальному пізнанні, візуальне сприйняття перспективи у тварин вивчалось лише фрагментарно, і його еволюція та походження залишаються недослідженими [3].

Існують докази того, що ігуани, змії та черепахи (хоча ці докази непрямі) мають чутливість до напрямку погляду [15]. Це підтримує ідею про те, що чутливість до погляду може бути загальною для всіх рептилій і, можливо, для всіх амніот. Черепахи також здатні стежити за поглядом співрозмовника, проте загальність цієї здатності серед рептилій невідома [15]. Нещодавні дослідження цих же видів черепах показали, що вони здатні вчитися вирішувати завдання, спостерігаючи за поведінкою партнера. Це перший випадок, коли соціальне навчання було продемонстровано у рептилій. Щоб отримати повне розуміння цього явища у рептилій, необхідно дослідити соціальне навчання в інших рядах рептилій, а також продовжити вивчення процесів, що контролюють поведінку особини під час соціального навчання.

Крокодили швидко навчилися уникати токсичних жаб як здобичі під час експериментів Somaweera та ін. (2011), і лише чотири з 10 крокодилів напали на жаб під час наступних зустрічей. Порівняно з контрольною групою, крокодили, які знають жаб, наносили жабам менше укусів, утримували жаб у роті коротший час і частіше відмовлялися від жаб як від здобичі. Результати показують, що новонароджені прісноводні крокодили можуть швидко навчитися уникати отруйних жаб як здобичі. Отже, навіть якщо жаби спричиняють смертність більших крокодилів (як це трапляється в деяких районах), популяції можуть відновитися завдяки поповненню за рахунок вилуплених дитинчат [16].

Крокодили спілкуються між собою за допомогою стереотипних акустичних і візуальних сигналів, які передають репродуктивну, територіальну та іншу інформацію. Результати досліджень Phil Senter (2008) вказують на те, що наступні поведінкові ознаки є предковими для крокодилів родини Alligatoridae і,

отже, були присутні ще в пізній Крейді: вокалізація; сигнали у молодих особин; кружляння під час залицяння; вигнута дугою поза голови і хвоста; підняття носа; поплескування по голові; надута поза; наріальне гейзерування; булькання; взаємне тертя рилом; тертя рилом об спинну поверхню передбачуваного партнера. Поведінка залицяння предків (пізньокрейдяного періоду) включала кружляння, наральне гейзерування, булькання, взаємне тертя рилами та тертя рилами об спинну поверхню передбачуваного партнера. Поведінка багатьох видів крокодилів мало вивчена, і цілком можливо, що картина, представлена тут, зміниться з додаванням даних по більшій кількості видів крокодилів [17].

Батьківська турбота - це поведінкова та еволюційна стратегія, прийнята деякими тваринами, яка передбачає інвестиції батьків в еволюційну придатність нащадків. Моделі батьківської турботи широко розповсюджені і дуже різноманітні в тваринному світі. У різних групах тварин спостерігається велика варіативність у тому, як батьки піклуються про нащадків, а також у кількості ресурсів, які вони вкладають у цю справу. Наприклад, можуть існувати значні відмінності у кількості турботи, яку вкладає кожна стать, причому самки можуть прикладати більше зусиль в одних видів, самці - в інших, або ж ресурс можуть розподіляти порівну. Для опису цих відмінностей і закономірностей у батьківській турботі, які існують між статями, а також між видами, було запропоновано численні гіпотези.

У більшості видів розвиток продовжується одразу після відкладання яйця. Відомо, що в періоди сильного стресу та в інших відносно незвичних умовах (наприклад, у неволі) самки можуть утримувати відкладені яйця в яйцепроводі від кількох тижнів до кількох місяців. У деяких ситуаціях тривале утримання яєць призводить до того, що яйця розмивають стінку яйцепроводу і потрапляють у порожнину тіла [18].

Найпоширеніший тип батьківської турботи у ящірок - насиджування яєць. Насиджування яєць характерне для ящірок роду *Plestiodon*. Самки залишаються з яйцями в порожнинах під камінням і корою; батьківська діяльність включає вилизування яєць, видалення яєць, заражених мікробами, регулювання споживання води, напад на безхребетних і хребетних зловмисників, а також

збирання яєць, якщо гніздо потривожене [18] Для гримучих змії помірного поясу Північної Америки тепер добре задокументована присутність молодих особин. Самки залишаються зі своїм потомством на місці народження, доки малеча не осиплеться і не розійдеться. Враховуючи, що самки зазвичай нечасто харчуються, перебування з дитинчатами протягом 2 тижнів не є великими витратами порівняно з потенційним збільшенням виживання дитинчат [19].

1.2.3. Батьківська поведінка крокодилоподібних

Серед рептилій батьківська турбота рідкісна, за винятком крокодилів. У всіх видах, вивчених на сьогоднішній день, самки крокодилів відвідують гнізда під час інкубації яєць, допомагають пташеняткам і охороняють молодняк. Материнська поведінка включає відвідування та захист гнізда, відкриття гнізда, маніпуляції з яйцями для вилуплення дитинчат, транспортування яєць і молодняка ротом, а також догляд за ними після вилуплення. На відміну від інших рептилій, самці також можуть брати різну участь у батьківській турботі, головним чином, захищаючи молодняк, якому загрожують хижаки.

Батьківська турбота широко розповсюджена серед архозаврів (птахів, крокодилів, динозаврів і птерозаврів), і ця група є корисною моделлю для вивчення еволюції взаємодії між батьками і нащадками. У той час як сигналізація нащадків добре вивчена у птахів, модуляція батьківської турботи у крокодилів залишається відкритим питанням.

Акустична комунікація відіграє ключову роль у динаміці взаємовідносин батьків і дітей у крокодилів [20]. Вчені продемонстрували, що матері нільських крокодилів, які розмножуються в дикій природі, менш сприйнятливі до криків більших за розміром молодих особин. Використовуючи синтезовані звуки, вони також показали, що реакція самки залежить від висоти голосу - важливого сигналу, що містить інформацію про розмір дитинчат.

Таким чином, зміни в акустичній взаємодії можуть супроводжувати перерву в материнській турботі, а також розсіювання молодих крокодилів. Цей

процес міг бути характерним і для інших архозаврів, що демонстрували швидкий ранній ріст, таких як динозаври та птерозаври [20]. Хоча крокодили не мають спеціалізованого голосового органу, як птахи та ссавці, вони мають вібраційну мембрану - піднебінний клапан, який використовується для виробництва звуків [21, 22, 23]. Цей клапан росте разом з твариною, як і резонатори, утворені носовою та щічною порожнинами, і це може пояснити зміни акустичних властивостей крику, відповідно висоти тону та розподілу енергії в частотному спектрі [24].

Розширена батьківська турбота у крокодилів, визначена тут як турбота з боку батьків після винесення малят у воду, включає в себе батьківське годування і факультативний захист дитинчат. Звіти про тривалу батьківську турботу у *Osteolaemus tetraspis* зазначають, що їх довго годують кониками, бабками, а мати дає їм маленькі шматочки м'яса зі свого м'ясного раціону [25]. Коннерс (2002) спостерігав самку в неволі, яка переносила пташенят з гнізда у воду, і пташенята залишалися з батьками протягом шести місяців [26].

Спостереження Jeffrey William Lang стали першими документальними свідченнями того, як самець крокодила розкопував гнізда і переносив дитинчат до води без допомоги самки [27]. Поведінка самця була ідентичною тій, що спостерігалася у самок, і подібною до описаної у інших видів. Також повідомлялося, що самець крокодила випускає дитинчат до води, коли самка залишалася у воді біля основи гнізда і не брала участі в подальшій активності. Жоден з батьків не спілкувався з дитинчатами за допомогою вокалізації, хоча дитинчата вокалізували часто. Зокрема, вони активно привертали увагу батьків, вокалізуючи, піднімаючи голови, смикаючи хвостами і орієнтуючись на батьків у гнізді [27].

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Спостереження проводились у тропікарії Хельсінборгу, Швеція. Були отримані дані (70 годин відеоматеріалу) для 2 дорослих осіб *Osteolaemus tetraspis* (самка та самець) та їх вісьми дитинчат (кількість дитинчат у записах скоротилася до п'яти після 01.02.2023 у зв'язку з загибеллю трьох, що не була пов'язана з поведінкою дорослих осіб). Для спостереження, збору, аналізу та порівняння даних використовувалися такі методи:

- метод “часових зрізів”
- метод реєстрації окремих поведінкових реакцій
- метод суцільного протоколювання
- метод вибіркового протоколювання

Метод “часових зрізів” призначений для отримання придатних до порівняння кількісних описів цілісної поведінки тварини. Застосовується в тих випадках, коли стоїть завдання визначення динаміки активності. Суть цього методу полягає в “точкових” або “миттєвих” описах стану спостережуваного об'єкта, що здійснюються через рівні проміжки часу. При цьому все, що відбувається в цих проміжках, не фіксується. Таким чином, виключається мимовільна вибіркковість при описі дій тварини, опис стає об'єктивним і придатним для кількісного аналізу.

Тривалість проміжків (стала величина) між фіксаціями — 1 хвилина. Необхідною умовою застосування методу “часових зрізів” є наявність етограми, що відповідає завданням дослідження. Тривалість проміжків між фіксаціями була визначена таким чином: 1) чим вищою є швидкість вимірювань стану тварини, тим меншими мають бути проміжки між фіксаціями, 2) чим більшою є

кількість тварин, за якими одночасно ведуть спостереження, тим більше потрібно часу, щоб описати стан їх усіх, 3) чим більшою є тривалість окремого спостереження і чим довше продовжується окремий період спостережень, тим більшими можуть бути і проміжки фіксацій. Застосування обчислювальної техніки під час опрацювання дає змогу під час вибору тривалості перерви між фіксаціями керуватися тільки першими двома повідомленнями.

Спостереження методом “часових зрізів” дають змогу вирішити такі завдання: 1) визначення бюджету часу тварини, 2) виявлення динаміки активності в часі (протягом доби, сезонної тощо), 3) визначення ступеня синхронізації поведінки особин, 4) отримання індивідуальних дистанцій між тваринами тощо.

Метод реєстрації окремих поведінкових реакцій використовувався у тих випадках, коли досліджувалося не все різноманіття поведінкових реакцій, а лише частина з них (наприклад, контакти між дорослими особинами та дитинчатами або харчова поведінка), застосовується метод реєстрації окремих поведінкових проявів (РОПП). Суть цього методу - під час спостереження фіксують усі випадки прояву досліджуваних дій. Результати, отримані методом РОПП, не дають змоги судити про розподіл бюджету часу і про пов'язані з ним показники (наприклад, про рівень і зміни активності), але дають змогу оцінити частоту і тривалість дій (чого не дають змоги інші методи реєстрацій), точну їхню послідовність і спрямованість. При використанні методу РОПП було враховувано дійсну тривалість спостереження (тобто тривалість того проміжку часу, коли спостерігач гарантовано фіксував усі "окремі прояви"). Це необхідно для розрахунку частоти таких проявів.

Процедура спостереження методом РОПП полягає у тому, що спостерігач постійно тримає в полі зору об'єкти спостереження і відзначає всі випадки ОПП. Була врахована і тривалість проявів — використовувався відлік часу, записаний за допомогою камери. Запис спостережень методом РОПП зазвичай вели за допомогою системи умовних позначень, що позначали локації або більш дрібні одиниці поведінки, з яких складаються поведінкові акти, що фіксувалися. Коли під наглядом перебуває кілька тварин, то в порядку запису відображено -

хто є ініціатором контакту, а хто - реципієнтом. Для цього застосована таблична форма запису.

Метод суцільного протоколювання полягає в безперервному і максимально повному записі всіх дій тварини. Цінність зібраного таким методом матеріалу значно зростає, якщо крім реєстрації всіх дій тварини вдається відзначати і дію всіх потенційних зовнішніх стимулів. Стосовно окремої тварини метод "Суцільного протоколювання" ("СП") може розв'язувати всі ті завдання, які описано для методів, що наводилися раніше (оскільки суцільну форму запису можна легко перетворити на будь-яке з наведених вище спостережень). Поряд із цим метод "СП" дає змогу виокремити поведінкові послідовності різних рівнів, оцінювати загальні часові характеристики поведінкового потоку, встановлювати функціональні залежності між різними поведінковими проявами.

Обмеження методу пов'язані, по-перше, з неможливістю спостерігати за кількома тваринами одразу, а по-друге, з величезною надмірністю одержуваної інформації. При веденні запису вручну було використано систему умовних позначень для локацій та дій та неформалізовані словесні описи.

Метод вибіркового протоколювання дуже схожий на метод "суцільного протоколювання", але відрізняється тим, що протоколювання починалося тільки при певних обставинах за потреби (кормління або змінений стан середовища).

Серед методів розподілення уваги в просторі використовувалися методи "спостереження за фокальною твариною" при суцільному протоколюванні та "сканування", "тотальне спостереження" при методі "часових зрізів" та реєстрації окремих поведінкових реакцій.

Метод тотального спостереження можливий, якщо застосовувана методика спостережень, кількість тварин і їхня активність дозволяють — запис ведуть за всіма тваринами відразу. При цьому було чітко відзначено час зникнення тієї чи іншої тварини з поля зору або появу в полі зору нового об'єкта спостереження. Тотальне спостереження було застосовують за методики "Реєстрації окремих поведінкових проявів", рідше - спостерігаючи за методом

"Часових зрізів". Такий метод був використаний в більшості випадків для дорослих осіб.

Спостереження за "фокальною" твариною - єдино можливий спосіб виокремлення об'єкта при "суцільному протоколюванні". Фокальними тваринами при цьому методі були саме дорослі особини. Застосування методу "Часових зрізів" зазвичай дає змогу спостерігати не за однією "фокальною твариною", а за "фокальною групою" — самка + дитинчати, самка + самець або самка + самець + дитинчати.

Протягом стандартних проміжків часу спостереження проводилося за кожною твариною з групи по черзі; обиралася "фокальна" тварина, що виявляє в момент спостережень найбільшу активність або найважливіші форми активності, і спостереження проводились за такими тваринами протягом стандартних (3 години) або довільно обраних (наприклад, доки не скінчиться період активності) відрізків часу. Якщо немає стандартного періоду "фокального стеження", то, зазвичай, прагнуть до кінця серії спостережень отримати рівні обсяги матеріалу (сумарні тривалості спостережень) для всіх тварин у групі. Перехід від одного фокального об'єкта до іншого обумовлювали важливою активністю (переміщення між зонами) або незвичною поведінкою.

Метод сканування - це одномоментні реєстрації стану кожної тварини в групі по черзі. При зникненні або появі в полі зору спостерігача нових тварин порядок сканування змінюється. Сканування застосовується під час спостережень методом "часових зрізів" за дитинчатами та іноді дорослими особинами, чий стан складно описувати одразу для кількох тварин. При цьому зникає одночасність часових зрізів і, відповідно, можливість вивчати синхронізацію поведінки.

Процедура спостереження складалася з:

1. Етап підготовки: аналіз літератури, складання вихідних уявлень про об'єкт спостереження, вибір методики та обладнання;
2. Етап розробки схеми спостереження: розробка конкретного плану, попередній сеанс спостереження для уточнення деталей, позиції, часу;

3. Етап проведення спостереження: запис відеоматеріалу, написання протоколу за отриманим матеріалом;
4. Етап обробки та інтерпретації результатів.

Для отримання відеоматеріалу було використано камеру JVC QUAD PROOF full HD Everio R. Також було розроблено мапу середовища (Рис 1.1, 1.2, 1.3), в якому знаходилися об'єкти спостереження, та закодовано локації їхнього перебування. Латинські букви та цифри використовуються для позначення уточненої локації особин, різними кольорами виділено великі зони (area) для аналізу переміщень, рожевим кольором позначено двері, через які відбувається взаємодія з працівниками тропікарію. За допомогою мапи та мови програмування Python було розроблено програмне забезпечення для автоматичної статистичної обробки отриманих етограм.

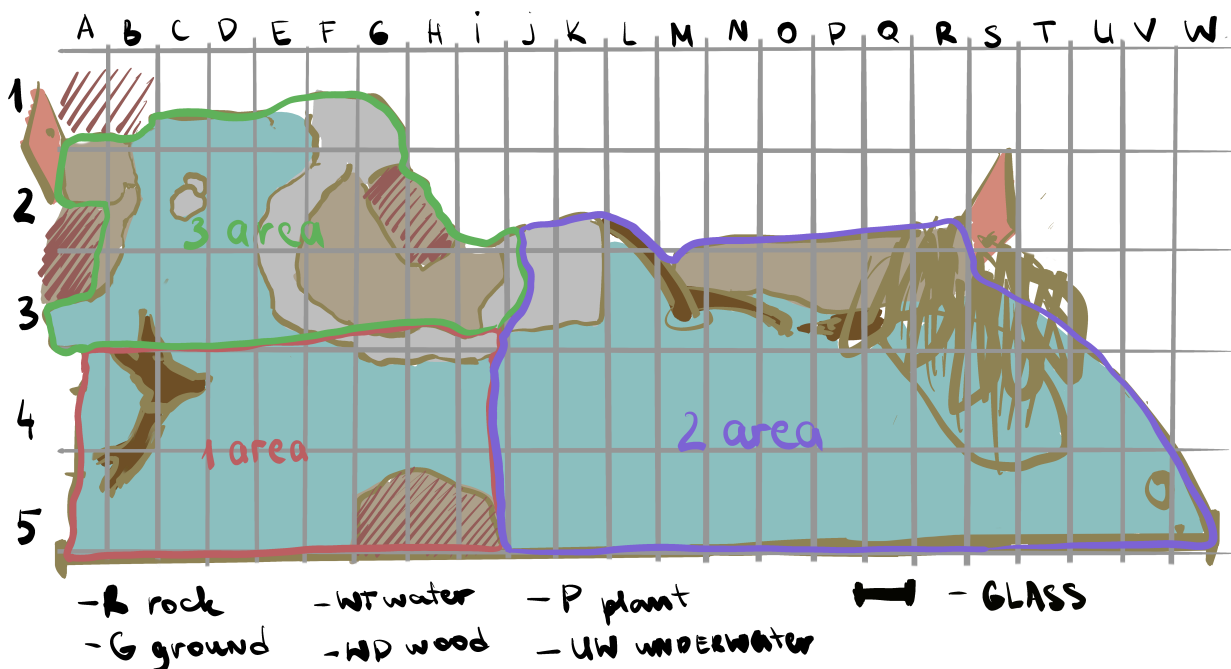


Рис. 1.1 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням локацій (секторів), зон та поверхонь перебування

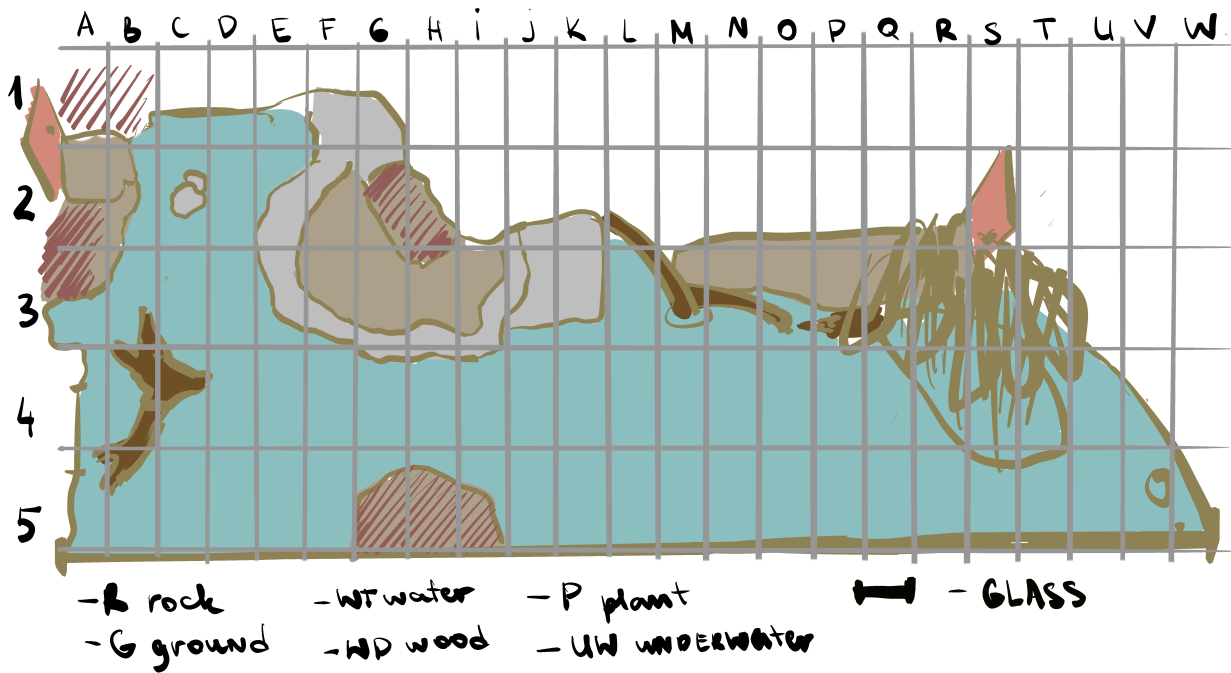


Рис. 1.2 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням локацій (секторів) перебування об'єктів дослідження

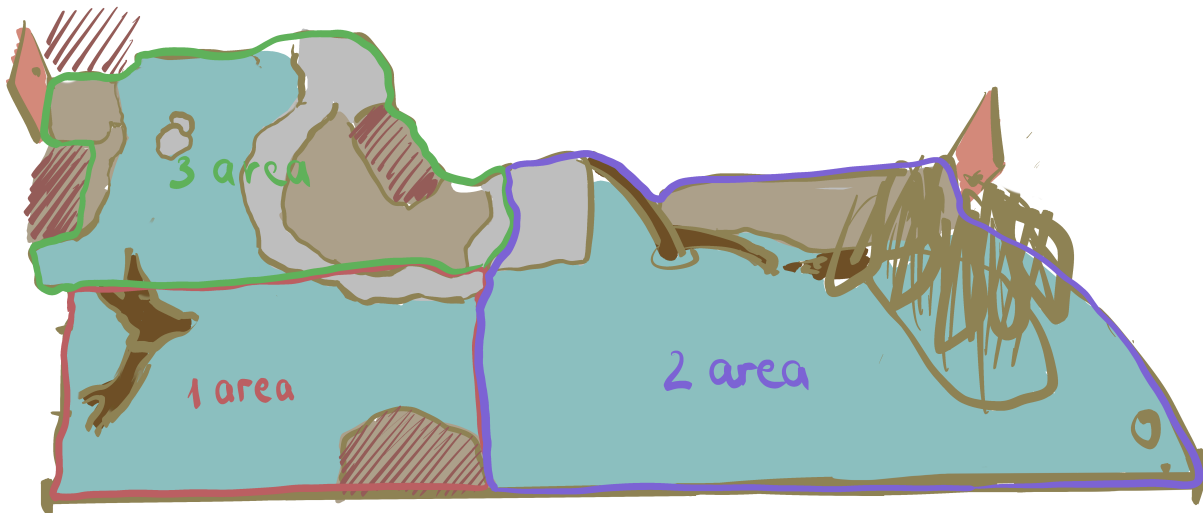


Рис. 1.3 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням зон перебування об'єктів дослідження

В етограмі були виділені наступні рівні активності: 1) елементарний руховий акт (ЕРА) - призводить до однократної зміни положення частини тіла чи органа (наприклад: поворот голови, поворот тулуба, моргання тощо) 2) поза чи виражений рух - кілька ЕРА, зроблених твариною одночасно або в швидкій послідовності; 3) ансамбль або тип активності (ігрової, дослідницької тощо).

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

Для аналізу поведінки об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* було визначено такі важливі показники:

- тривалість та частотність перебування на кожній локації (сектору) у хвилинах та процентному співвідношенні для самиці, самця та дитинчат сукупно (8 особин до 2023 року, 5 особин у 2023 році);
- тривалість та частотність перебування у кожній зоні у хвилинах та процентному співвідношенні для самиці, самця та дитинчат загалом (8 особин до 2023 року, 5 особин у 2023 році);
- кількість переміщень між зонами для самиці, самця та дитинчат загалом (8 особин до 2023 року, 5 особин у 2023 році);
- тривалість та частотність перебування на різних поверхнях (вода, під водою, ґрунт, кам'яниста поверхня, деревина або рослина для молодняку) у хвилинах та процентному співвідношенні для самиці, самця та дитинчат сукупно (8 особин до 2023 року, 5 особин у 2023 році);

У таблицях 1.1, 1.2, 1.3 зазначено, скільки самець, самка та (сукупно) молодняк провели в кожному із зазначених секторів в хвилинах відповідно. На Рис. 2.1, 2.2 та 2.3 візуалізовано найпопулярніші місця для кожного об'єкту відповідно (де вони провели загалом більше 100 хвилин) різними кольорами. Можна чітко побачити, що самець віддає перевагу 1 зоні, але також цікавиться місцями, які знаходяться досить близько до місць, де зазвичай проводять час самка і діти. Натомість самка більше знаходиться у третій та другій зоні. Місця, що за даними найбільш привабливі для самки мають певні характеристики: сектор 3R та локації навколо нього дають змогу постійно моніторити двері, які ведуть до другої зони вольєру; сектори 3F, 3E, 3G та 2F є одними з локацій з найбільш широким полем зору. Сектор 3R, що знаходився близько дверей, надає можливість швидко зреагувати на втручання персоналу тропікарію або годування, а сектори 3F, 3E, 3G та 2F зручні для спостереження за

Сектор	Хвилини
5A	375
4E	280
5C	258
5G	223
3F	215
5V	200
4G	200
3N	150
3Q	117
5B	104
5F	88
3O	69
3R	60
4D	55
3G	50
4F	40
3B	28
4Q	16
3D	15
3L	10
5E	10
4B	5
2B	4
1D	4
3E	3
1E	2
B4	2
4V	1

Таблиця 1.1. Кількість часу проведеного у секторах для самця

Сектор	Хвилини
3R	870
3F	474
3E	269
3G	148
2F	135
2E	128
3N	85
4E	78
3H	39
2C	39
4V	30
5F	17
4F	17
3D	14
2B	14
3B	13
3C	13
1E	11
1D	7
5E	5
4N	5
1C	5
4G	4
5B	4
3M	2
2D	2
3O	1
4H	1
5D	1
2G	1

Таблиця 1.2. Кількість часу проведеного у секторах для самки

Сектор	Хвилини
2E	3055
3E	1458
3G	1278
2C	844
3F	713
4B	610
2F	298
3R	248
3O	243
3A	224
3T	157
5A	118
3L	104
4F	97
5B	92
2B	92
4C	80
3B	60
4S	60
4T	39
5V	38
2D	35
3M	30
1A	24
3P	22
4E	19
2A	11
4G	10
3H	8
3N	6
3Q	6
1D	5
5D	5
3S	2
1C	1

Таблиця 1.3. Кількість часу проведеного у секторах для дитинчат

відвідувачами та другим входом до вольєру, з якого годують дитинчат. Також звідти зручно моніторити майже усю третю зону та велику частину першої. Таким чином можна припустити, що самиця обирає сектор 3R для реалізації захисної та харчової поведінки.

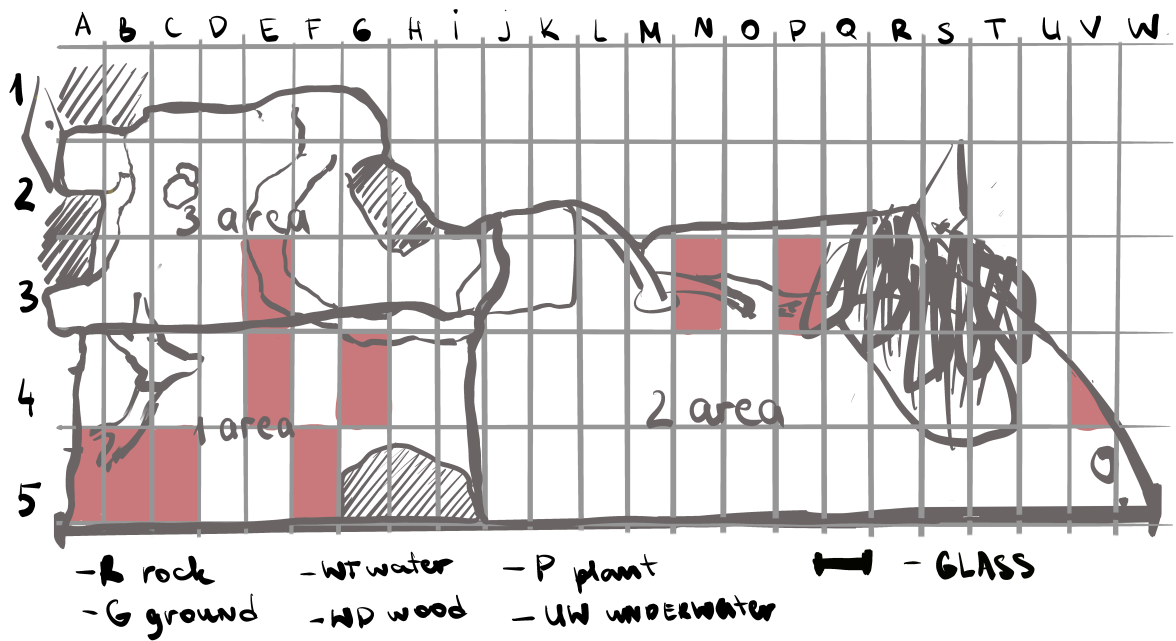


Рис. 2.1 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням секторів перебування самця та виділеними секторами, де він провів більше ніж 100 хв з 50 годин записів

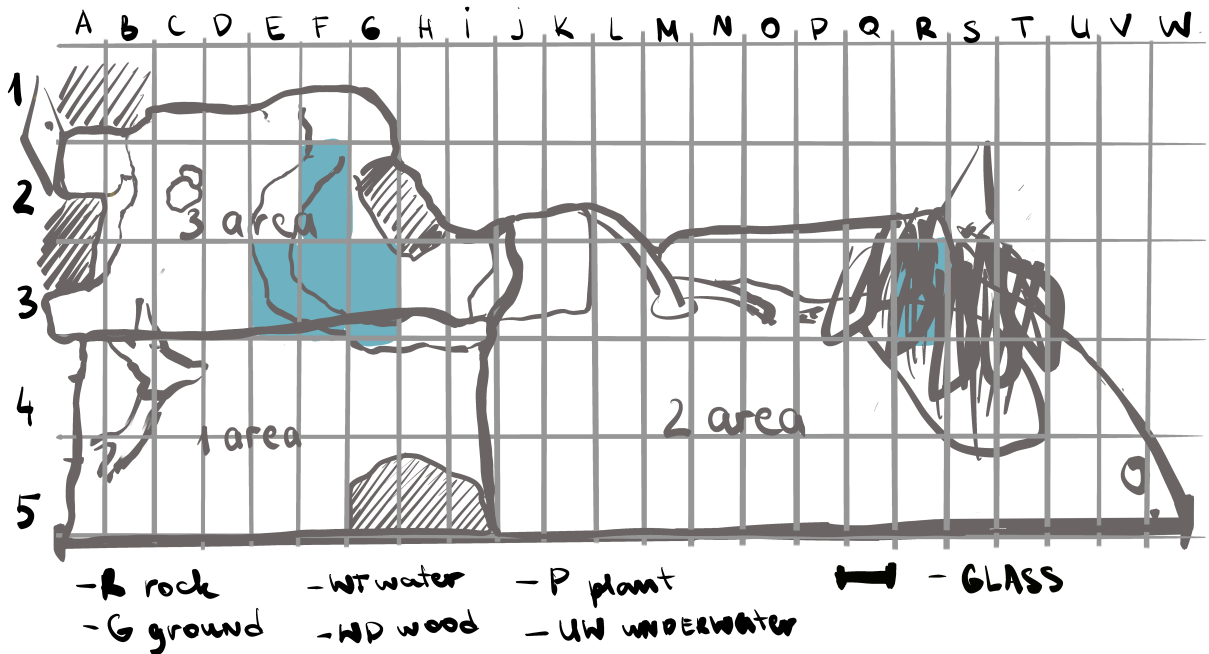


Рис. 2.3 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням секторів перебування самиці та виділеними секторами, де вона провела більше ніж 100 хв з 50 годин записів

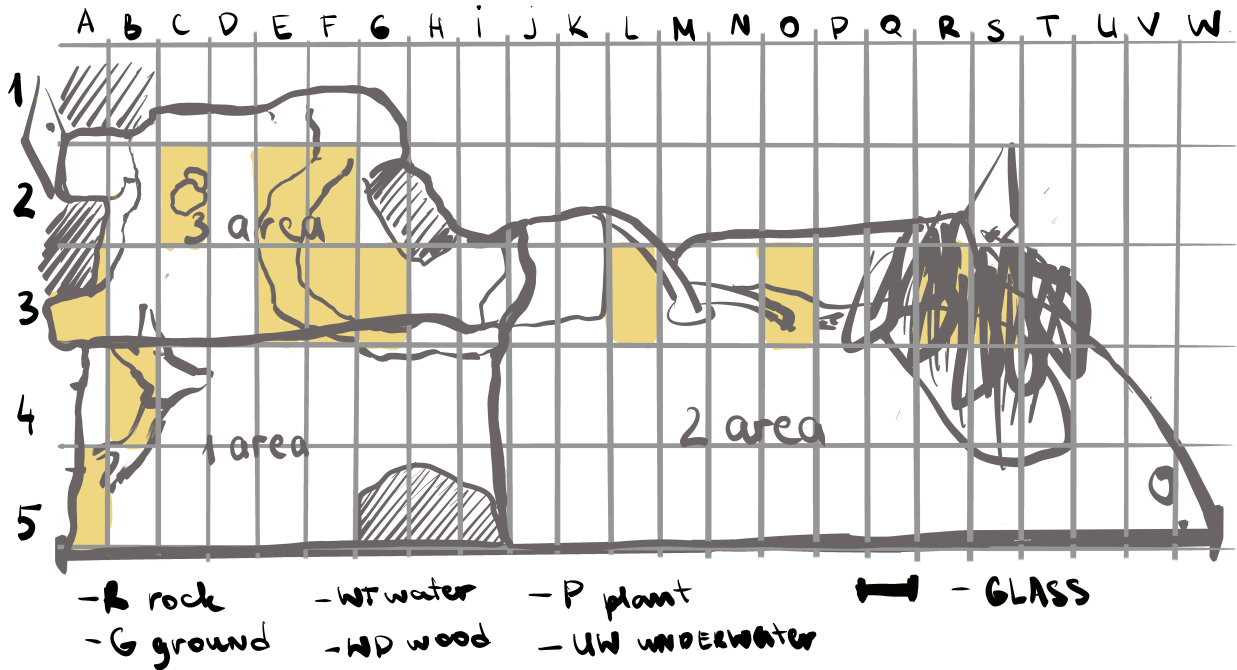


Рис. 2.3 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням секторів перебування дитинчат та виділеними секторами, де молодняк провів більше ніж 100 хв з 50 годин записів

Дитинчата мають схильність до того, щоб проводити час у локаціях, в яких також перебувають дорослі особини або дуже близько до них. Найпопулярнішими місцями перебування стали сектори 2E, 3E, 3G, 2C, 3F, 4B, 2F, 3R, 3O, 3A, 3T, 5A, 3L. В часі спостережень було виявлено тенденцію дитинчат перебувати неподалік старшого покоління або прямувати за дорослими особинами, що ймовірно свідчить про інстинктивну поведінку націлену на самозбереження.

Ми також провели підрахунок розподілу бюджету часу у локаціях (у відсотках), що уможливило градієнтне мапування відповідних показників. Результати підрахунку представлені у табл. 2.1, 2.2, 2.3, на яких відповідним кольором було позначено сектори, в яких об'єкти дослідження проводили більше 10% усього часу. Дані з табл. 2.1, 2.2, 2.3 візуалізовані на рис. 3.1, 3.2, 3.3.

Отримані дані, що візуалізовані в у табл. 2.1, 2.2, 2.3 вказують на різницю тривалості перебування в окремих секторах та зонах дорослих особин,

Сектор	%
5A	14.5
4E	10.8
5C	10.0
5G	8.6
3F	8.3
5V	7.7
4G	7.7
3N	5.8
3Q	4.5
5B	4.0
5F	3.4
3O	2.7
3R	2.3
4D	2.1
3G	1.9
4F	1.5
3B	1.1
4Q	0.6
3D	0.6
3L	0.4
5E	0.4
4B	0.2
2B	0.2
1D	0.2
3E	0.1
1E	0.1
B4	0.1
4V	0.0

Таблиця 2.1. Розподіл часу проведеного у секторах для самця

Сектор	%
3G	6.1
2F	5.6
2E	5.3
3R	35.8
3N	3.5
4E	3.2
3F	19.5
3E	11.1
3H	1.6
2C	1.6
4V	1.2
5F	0.7
4F	0.7
3D	0.6
2B	0.6
3C	0.5
3B	0.5
1E	0.5
1D	0.3
5E	0.2
5B	0.2
4N	0.2
4G	0.2
1C	0.2
3M	0.1
2D	0.1

Таблиця 2.2. Розподіл часу проведеного у секторах для самиці

Сектор	%
2C	8.4
3F	7.1
4B	6.0
2E	30.3
2F	3.0
3R	2.5
3O	2.4
3A	2.2
3E	14.4
3G	12.7
3T	1.6
5A	1.2
4F	1.0
3L	1.0
5B	0.9
2B	0.9
4C	0.8
3B	0.6
4S	0.6
5V	0.4
4T	0.4
3M	0.3
2D	0.3
4E	0.2
1A	0.2
3P	0.2
4G	0.1
3N	0.1
3Q	0.1
3H	0.1
2A	0.1

Таблиця 2.3. Розподіл часу проведеного у секторах для дитинчат

а також дитинчат загалом. Цікавим є той факт, що наслідуючи батьків, дитинчата все ж таки частіше обирають сектори 2E, 3E, 3G, в яких як правило самиця доглядає та спостерігає за потомством. Молодняк набагато рідше перебувають у секторі 3R, де дорослі особини полюють та/або охороняють територію.

Окремо зауважимо, що самиця схильна обирати локації сусідні з місцями перебування дитинчат. Такий вибір покликаний вирішувати й інші завдання: пошук місця наступного гніздування; облаштування спостережного пункту, з якого зручно оглядати третій та перший сектори; вказана локація дозволяє

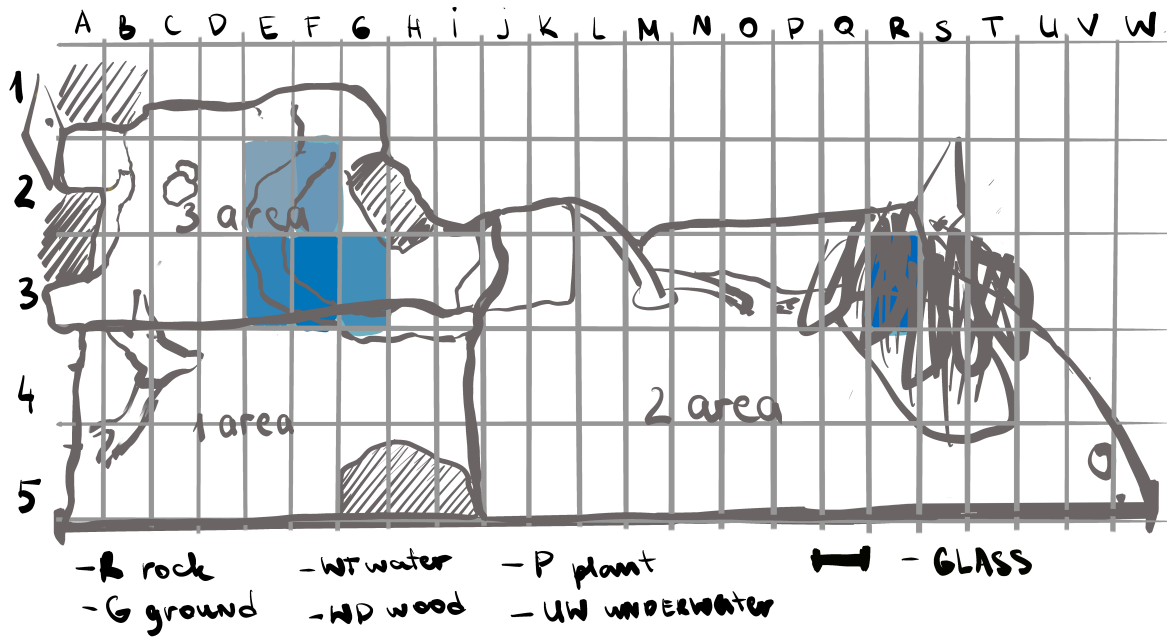


Рис. 3.2 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням секторів перебування самиці та градієнтно виділеними секторами, де вона витратила більше ніж 10% бюджету часу

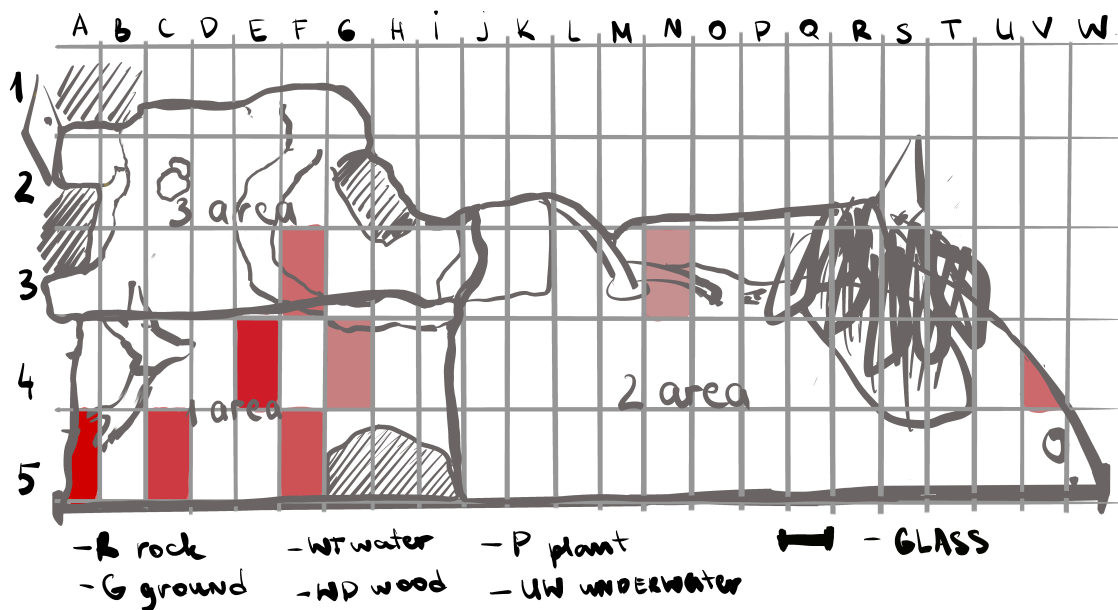


Рис. 3.1 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням секторів перебування самця та градієнтно виділеними секторами, де він витратив більше ніж 10% бюджету часу

водночас спостерігати за тим, що відбувається за склом вольєра і може становити потенційну небезпеку; в полі зору знаходяться також двері, через які до вольєру потрапляє специфічна їжа виключно для малюків (як правило

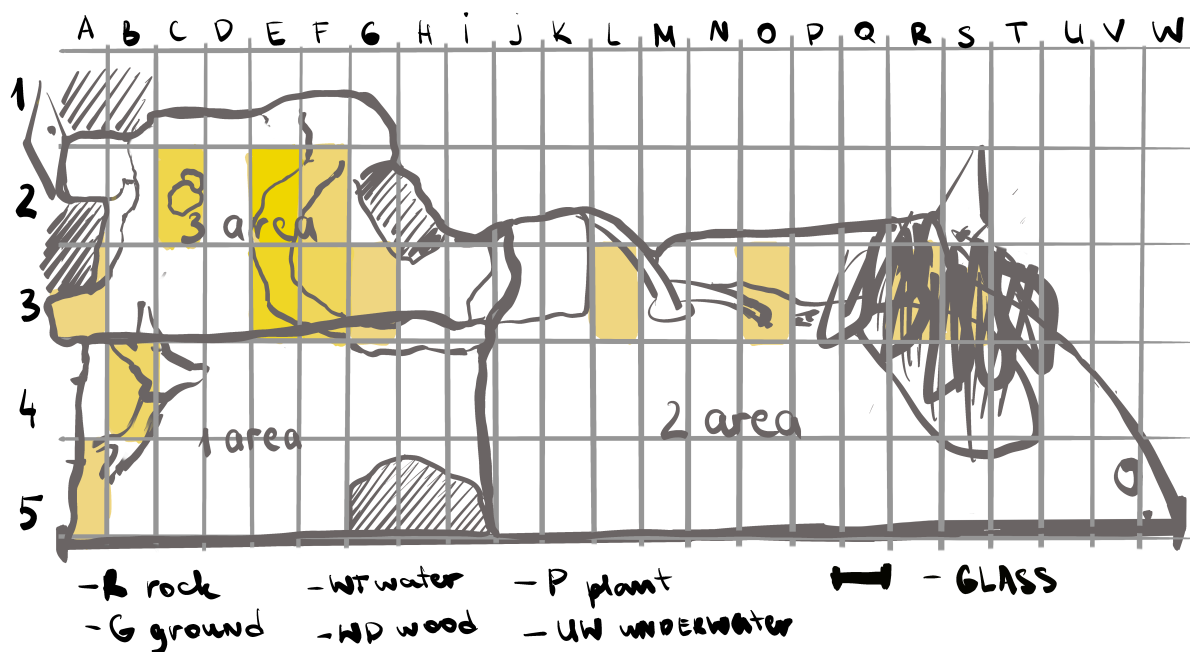


Рис. 3.3 Мапа середовища об'єктів дослідження *Osteolaemus tetraspis* з умовним позначенням секторів перебування дитинчат та градієнтно виділеними секторами, де молодняк витратив більше ніж 10% бюджету часу

морожені коники), що дозволяє самиці моніторити надходження харчового ресурсу та поведінку працівників тропікарію як потенційну загрозу. Одним з

Зони	Переміщення
1a — 2a	7
1a — 3a	4
2a — 1a	4
2a — 3a	3
3a — 1a	2
3a — 2a	1

Табл. 3.1 Кількість переміщень між зонами для самця

Зони	Переміщення
1a — 3a	8
3a — 1a	6
2a — 1a	1

Табл. 3.3 Кількість переміщень між зонами для дитинчат

Зони	Переміщення
2a — 3a	12
1a — 3a	11
3a — 1a	8
2a — 1a	7
3a — 2a	7
1a — 2a	3

Табл. 3.2 Кількість переміщень між зонами для самиці

Зони	%
1a — 2a	33.3
1a — 3a	19.0
2a — 1a	19.0
2a — 3a	14.3
3a — 1a	9.5
3a — 2a	4.8

Табл. 3.4 Процентне співвідношення переміщень між зонами для самця

Зони	%
2a — 3a	25.0
1a — 3a	22.9
3a — 1a	16.7
3a — 2a	14.6
2a — 1a	14.6
1a — 2a	6.2

Табл. 3.5 Процентне співвідношення переміщень між зонами для самиці

Зони	%
1a — 3a	53.3
3a — 1a	40.0
2a — 1a	6.7

Табл. 3.6 Процентне співвідношення переміщень між зонами для дитинчат

додаткових факторів, що приваблює самицю є температура локації, яку забезпечує підігрівач, розташований безпосередньо над нею.

Переміщення	Кількість
1a (1 kid) — 2a (0 kids)	2
1a (1 kid) — 2a (1 kid)	2
1a (1 kid) — 3a (3 kids)	2
2a (0 kids) — 1a (1 kid)	2
2a (0 kids) — 3a (3 kids)	2
2a (1 kid) — 1a (1 kid)	2
1a (0 kids) — 3a (3 kids)	1
1a (2 kids) — 2a (0 kids)	1
1a (3 kids) — 3a (2 kids)	1
2a (0 kids) — 3a (4 kids)	1
3a (3 kids) — 1a (1 kid)	1
3a (4 kids) — 2a (0 kids)	1

Табл. 4.1 Кількість переміщень самця між зонами з урахуванням кількості дитинчат

Переміщення	Кількість
1a (1 kid) — 3a (3 kids)	6
2a (0 kids) — 3a (3 kids)	4
3a (3 kids) — 1a (1 kid)	4
2a (0 kids) — 3a (2 kids)	4
2a (1 kid) — 1a (1 kid)	3
3a (4 kids) — 2a (0 kids)	3
2a (0 kids) — 1a (1 kid)	2
1a (1 kid) — 3a (2 kids)	2
2a (0 kids) — 3a (0 kids)	2
1a (1 kid) — 2a (0 kids)	1
1a (1 kid) — 2a (1 kid)	1
1a (2 kids) — 2a (0 kids)	1
2a (0 kids) — 3a (4 kids)	1
3a (2 kids) — 1a (0 kids)	1
3a (4 kids) — 1a (1 kid)	1
3a (3 kids) — 2a (0 kids)	1
3a (3 kids) — 1a (2 kids)	1
3a (2 kids) — 2a (1 kid)	1
3a (2 kids) — 2a (0 kids)	1
3a (2 kids) — 1a (2 kids)	1
1a (0 kids) — 3a (2 kids)	1
2a (4 kids) — 1a (1 kid)	1
2a (1 kid) — 3a (2 kids)	1
2a (0 kids) — 1a (2 kids)	1
1a (1 kid) — 3a (4 kids)	1

Табл. 4.2 Кількість переміщень самиці між зонами з урахуванням кількості дитинчат

Наступним кроком був підрахунок кількості переміщень між зонами окремо для самця, самиці та дитинчат. Отримані дані представлені у табл. 3.1, 3.2, 3.3. Він показав, що найбільшу кількість переміщень між зонами робить самиця. Найчастіше вона переходить з другої зони до третьої та з першої до третьої. На відміну від самиці, самець частіше переміщується між першою та другою зонами. Щодо дитинчат, то вони переважно обирають маршрут самиці.

Зона	Самець, хв	Самка, хв	Дитинчати, хв
1	1692	327	2707
2	613	1131	1226
3	311	930	6205

Табл. 5.1 Розподіл бюджету часу самця, самиці та дитинчат відносно зон вольєру

Зона	Самець, %	Самка, %	Дитинчати, %
1	64.7	13.7	26.7
2	23.4	47.4	12.1
3	11.9	38.9	61.2

Табл. 5.2 Процентне співвідношення розподілу бюджету часу самця, самиці та дитинчат відносно зон вольєру

Ми також підраховали відсоткове співвідношення вибору шляхів пересування та зазначили їх у табл. 3.4, 3.5, 3.6. Згідно отриманого результату переміщення самця між першою та другою зоною становлять 33,3 %, а переміщення між першою та третьою та першою та другою зонами займають по 19%.

Висока кількість пересувань самиці обумовлена двома факторами: технічним та поведінковим. Перший полягає в будові самого вольєру, який не дозволяє пересуватися з другої до третьої зони безпосередньо, тобто змушує об'єкт щоразу проминати першу зону. За умовами експерименту зупинка в зоні

1 визначається як пункт виходу для подальших переміщень, тобто розбиває маршрут із другої до третьої зони на два окремі зареєстровані переміщення.

Поведінковий фактор полягає в тому самиця змушена часто пересуватися із сектору 3R другої зони (який відповідає місцю для полювання та/або захисту території) до третьої зони, де найчастіше знаходиться принаймні одне дитинча.

Сектор	Хвилини
5G	222
4G	172
5V	166
3N	130
5A	120
3Q	112
4E	104
4D	55
3R	40
3O	33
4F	29
5C	17
3D	14
4Q	11
3L	8
5E	4
1D	4
4B	3
3G	3
3B	3
1E	2
B4	2
5F	1
2B	1
2F	
3F	
3H	
3E	
2G	

Табл. 6.1 Локації, в яких перебуває самець з урахуванням часу, коли самка знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат

Сектор	Хвилини
3R	513
3G	94
3N	85
2F	74
3F	33
3H	14
5F	11
4G	3
3D	3
1D	3
1E	2
3E	2
3O	1
4F	1
2G	1
5G	
5V	
5A	
3Q	
4E	
4D	
5C	
4Q	
3L	
5E	
4B	
3B	
B4	
2B	

Табл. 6.2 Локації, в яких перебуває самка з урахуванням часу, коли самець знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат

Сектор	%
5G	17.7
4G	13.7
5V	13.2
3N	10.4
5A	9.6
3Q	8.9
4E	8.3
4D	4.4
3R	3.2
3O	2.6
4F	2.3
5C	1.4
3D	1.1
4Q	0.9
3L	0.6
5E	0.3
1D	0.3
4B	0.2
3G	0.2
3B	0.2
1E	0.2
B4	0.2
5F	0.1
2B	0.1
2F	
3F	
3H	
3E	
2G	

Табл. 6.3 Локації, в яких перебуває самець з урахуванням відсоткового співвідношення витрат бюджету часу, коли самка знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат

Сектор	%
3R	61.1
3G	11.2
3N	10.1
2F	8.8
3F	3.9
3H	1.7
5F	1.3
4G	0.4
3D	0.4
1D	0.4
1E	0.2
3E	0.2
3O	0.1
4F	0.1
2G	0.1
5G	
5V	
5A	
3Q	
4E	
4D	
5C	
4Q	
3L	
5E	
4B	
3B	
B4	
2B	

Табл. 6.3 Локації, в яких перебуває самиця з урахуванням відсоткового співвідношення витрат бюджету часу, коли самець знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат

Такий поведінковий паттерн здебільшого зумовлений місцезнаходженням самця в той самий проміжок часу: самець може спостерігати за простором поза вольєром або перебувати під водою тривалий часу секторі 5А першої зони. Це дає змогу припускати що необхідність догляду за дитинчатами відволікає самку від інших видів діяльності за умови відсутності самця в зоні перебування трьох чи більше малюків.

Такі висновки ґрунтуються на наступних даних, про місцезнаходження дитинчат при пересуваннях дорослих осіб. Ми дізналися, скільки дітей з самицею в третій зоні, коли вона пливе в другу зону і навпаки. Те саме питання

Сектори	Кількість хвилин
5G	220
5V	162
3N	71
4D	55
3O	36
4G	20
4F	12
3L	8
3B	7
3Q	6
4E	5
4Q	3
1D	3
4B	3
1E	2
3E	2
5C	2
3D	2
5F	1
2B	1

Табл. 7.1 Місцезнаходження самця та розподіл бюджету часу, коли самка знаходиться в третій зоні з трьома та більше дитинчатами

Сектори з урахуванням кількості дітей поряд	Кількість хвилин
5C, 1 kid	192
5A, 1 kid	184
4E, 2 kids	86
3F, 3 kids	72
5F, 1 kid	56
3G, 2 kids	45
3F, 2 kids	43
5C, 0 kids	40
4E, 1 kid	33
5F, 0 kids	27
5A, 0 kids	26
4G, 1 kid	21
3N, 0 kids	14
3B, 3 kids	10
3O, 0 kids	5
2B, 4 kids	3
3R, 0 kids	2
3L, 0 kids	2
4V, 1 kid	1

Табл. 8.1 Локації та розподіл бюджету часу самця з урахуванням кількості малят поряд, коли самка знаходиться в секторі 3R

стосувалося і самця. У табл. 4.1 та 4.2 синім кольором меншу кількість дітей, червоним - більшу, а зеленим - однакову кількість між стартовою зоною та пунктом призначення. Згідно даних з табл. 4.1 може здатися, що самець з більшою ймовірністю слідує за більшою кількістю малят, але етограми свідчать про те, що самець насправді з більшою ймовірністю слідував за самкою, за якою зазвичай слідують малята.

Тут варто зазначити, що переміщення самиці до першої зони не означає, що вона залишила малюків у третій зоні без уваги. При порівнянні табл. 4.2 з даними про бюджет розподілу часу перебування в секторах першої зони, помітно, що самиця все ще перебуває в місцях, які часто використовують дитинчати. За даними етограм, складених за відеоматеріалом, зазвичай, коли

Сектори	Самець 2022, хв	Самець 2023, хв
5C	258	
4E	244	
5G	105	
3N	90	26
4G	21	
4Q	16	
5A	14	723
3D	13	
3L	8	
5F	5	18
3E	3	53
4F		23
4B	2	
3B		2
3O		9

Табл. 9.1.1 Порівняння розподілу бюджету часу для самця для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

Сектори	Самець 2022, %	Самець 2023, %
5C	33.1	
4E	31.3	
5G	13.5	
3N	11.6	3.0
4G	2.7	
4Q	2.1	
5A	1.8	84.7
3D	1.7	
3L	1.0	
5F	0.6	2.1
3E	0.4	6.2
4F		2.7
4B	0.3	
3B		0.2
1C		
3O		1.1

Табл. 9.1.2 Порівняння розподілу бюджету часу для самця для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

самиця знаходиться в першій зоні, вона не дивиться в сторону скла (де знаходяться відвідувачі та усе поза вольєром), а дивиться у бік малюків. Ці дані також підкріплюються свідченнями про надання переваги зонам для витрачання бюджету часу у дорослих особин та потомства, що представлені у табл. 5.1, 5.2.

Сектор	Самка 2022, хв	Самка 2023, хв
3D	2	
3L		7
5F	5	
3E		41
3R	317	203
3F	263	375
3G	75	
3H	27	156
2F	14	
3C	11	
1E	2	
2C	2	
2G	1	
4F	1	
2E		34
2D		2
1D		14
3B		1
2B		5

Табл. 9.2.1 Порівняння розподілу бюджету часу для самиці для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

Згідно розподілу бюджету часу, самець надає значну перевагу першій зоні, в той час як самиця більше проводить час у другій та третій зонах. Малюки проводять значно більше часу у третій зоні, ніж в будь-якій іншій, але також дуже схильні до перебування у першій зоні. Це вказує на вплив локації самця на вибір зони самкою. Кореляція між місцезнаходженнями дорослих осіб та дитинчат надалі підтверджується й іншими даними. Було виявлено закономірність, що коли самець знаходиться поруч з великою кількістю дітей (більше трьох), самка проводить більше часу в секторі 3R, не підходячи і не перевіряючи дітей кожні 20-40 хвилин. Аналіз даних визначив сектори, в яких самець і самка проводять час з малюками. Наприклад: якщо самець знаходиться

Сектори	Дитинчати 2022	Дитинчати 2023
5G		17
4G	6	
5F		150
3E	483	230
3R	132	
3F	134	14
3G	185	
3H	8	
2F	42	154
2C	255	201
4F	65	
2E	911	471
4B	513	337
3A	124	
4S	60	
4C	50	108
5B	44	
4T	39	
5V	38	
2D	35	
3P	19	
1A	10	
4H	9	
2A	6	
5D	5	
1D	3	
3B	1	
1C	1	
2B		1
4R		100

Табл. 9.2.3 Порівняння розподілу бюджету часу для дитинчат для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

в секторі 5С, то діти будуть поруч з ним (не більше ніж в 1 секторі від нього).

Сектор	Самка 2022, %	Самка 2023, %
3D	0.3	
3L		0.8
5F	0.7	
3E		4.9
3R	44.0	24.2
3F	36.5	44.7
3G	10.4	
3H	3.8	18.6
2F	1.9	
3C	1.5	
1E	0.3	
2C	0.3	
2G	0.1	
4F	0.1	
2E		4.1
2D		0.2
1D		1.7
3B		0.1
2B		0.6

Табл. 9.2.2 Порівняння розподілу бюджету часу для самиці для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

Сектори	Самець 2022, хв	Самець 2023, хв
4E	104	
5G	104	
3N	89	22
4G	21	
5C	17	
5A	14	506
3D	12	
4Q	11	
3L	8	
4B	2	
5F	1	18
4F		7
3E		53

Табл. 9.4.1 Локації, в яких перебуває самець з урахуванням часу, коли самка знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат; порівняння даних 2022 та 2023 років

Сектори	Дитинчати 2022	Дитинчати 2023
5G		1.0
4G	0.2	
5F		8.4
3E	15.2	12.9
3R	4.2	
3F	4.2	0.8
3G	5.8	
3H	0.3	
2F	1.3	8.6
2C	8.0	11.3
4F	2.0	
2E	28.7	26.4
4B	16.1	18.9
3A	3.9	
4S	1.9	
4C	1.6	6.1
5B	1.4	
4T	1.2	
5V	1.2	
2D	1.1	
3P	0.6	
1A	0.3	
4H	0.3	
2A	0.2	
5D	0.2	
1D	0.1	
2B		0.1
4R		5.6

Табл. 9.3.1 Порівняння розподілу бюджету часу у відсотках для дитинчат для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

Сектори	Самець 2022, %	Самець 2023, %
4E	27.2	
5G	27.2	
3N	23.2	3.6
4G	5.5	
5C	4.4	
5A	3.7	83.5
3D	3.1	
4Q	2.9	
3L	2.1	
4B	0.5	
5F	0.3	3.0
4F		1.2
3E		8.7

Табл. 9.4.2 Локації, в яких перебуває самець з урахуванням часу (у %), коли самка знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат; порівняння даних 2022 та 2023 років

Зона	Бюджет часу, % 2022	Бюджет часу, % 2023
1	83.6	89.7
2	14.5	3.9
3	1.8	6.5

Табл. 10.1 Розподіл бюджету часу для зон, в яких перебуває самець; порівняння даних 2022 та 2023 років

Зона	Бюджет часу, % 2022	Бюджет часу, % 2023
1	0.7	18.8
2	45.1	25.3
3	54.1	56.0

Табл. 10.2 Розподіл бюджету часу для зон, в яких перебуває самка; порівняння даних 2022 та 2023 років

Зона	Бюджет часу, % 2022	Бюджет часу, % 2023
1	28.6	34.9
2	10.1	5.8
3	61.3	59.4

Табл. 10.3 Розподіл бюджету часу для зон, в яких перебувають дитинчати; порівняння даних 2022 та 2023 років

Поверхня	Час у %, 2022	Час у %, 2023
WT	94.5	80.4
UW	5.5	18.5
G		1.1
R		
WD		
P		

Табл. 11.1 Розподіл бюджету часу для використання різних поверхонь у вольєрі самцем, де WT - поверхня води, UW - під водою, G - ґрунт, R - кам'яниста поверхня, WD - дерев'яна поверхня, P - поверхня рослин

Поверхня	Час у %, 2022	Час у %, 2023
WT	47.2	49.8
UW		1.4
G	52.8	43.2
R		5.6
WD		
P		

Табл. 11.2 Розподіл бюджету часу для використання різних поверхонь у вольєрі самицею, де WT - поверхня води, UW - під водою, G - ґрунт, R - кам'яниста поверхня, WD - дерев'яна поверхня, P - поверхня рослин

Поверхня	Час у %, 2022	Час у %, 2023
WT	28.4	47.1
UW	0.1	
G	3.5	1.2
R	48.3	45.4
WD	16.3	0.7
P	3.5	5.6

Табл. 11.3 Розподіл бюджету часу для використання різних поверхонь у вольєрі дитинчатами, де WT - поверхня води, UW - під водою, G - ґрунт, R - кам'яниста поверхня, WD - дерев'яна поверхня, P - поверхня рослин

Отже, такі місця для дорослих особин:

Самка — 2С 2D 2Е 2F 2G 2Н 3С 3D 3Е 3F 3G 3Н 4D 4Е 4F

Самець — 2С 2D 2Е 2F 2G 2Н 3С 3D 3Е 3F 3G 3Н 4D 4Е 4F 5В 5С

Враховуючи інформацію, зазначену вище, було з'ясовано де знаходиться самець, коли самка знаходиться в цих місцях і де знаходиться самка, коли самець використовує такі локації. Дані у табл. 6.1, 6.2, 6.3 та 6.4 відображають лише ті випадки, коли навколо дорослої особини було більше трьох малюків.

Для того, щоб перевірити сектор чи зона, в якій знаходиться самка, впливають на поведінку самця, ми проаналізували також дані щодо того, де знаходиться самець, коли самка перебуває у третій зоні з трьома чи більше малюками. Отримані дані, наведені у табл. 7.1, свідчать про те, що надання самцем переваги місцезнаходженню чимало пов'язано з конкретним місцезнаходженням самиці. Якщо порівняти табл. 6.1 та 7.1, помітно, що

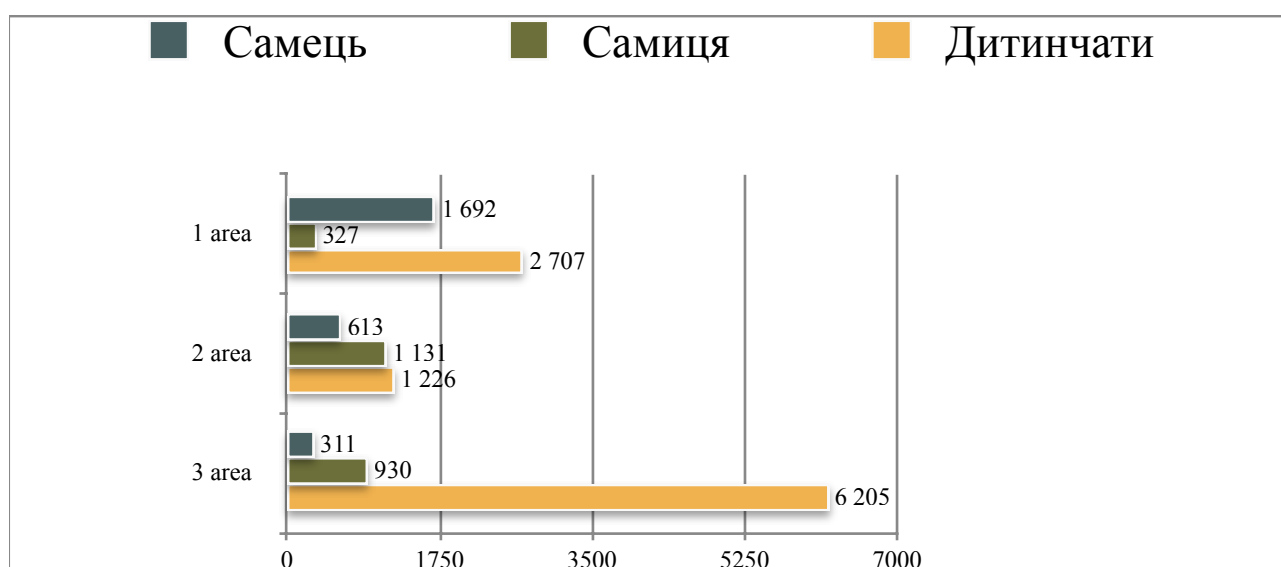


Рис. 4.1 Розподіл бюджету часу самця, самиці та дитинчат відносно зон вольєру

картина локацій самця змінюється — сектор 4G фігурує лише тоді, коли самиця знаходиться саме поблизу трьох чи більше дитинчат, а не просто в одній зоні з ними.

Також цікаво, що коли самка знаходиться коло більше ніж трьох малят, самець віддає перевагу різним місцям перебування, тоді як самка майже завжди пливе прямо до дверей у другій зоні, що відповідає за годування дорослих осіб та втручання у вольєр з боку персоналу тропікарію. Потрібно було з'ясувати, де знаходиться самець і як довго, коли самка знаходиться саме на своєму місці

полювання (3R-WT) або на ділянці з великою кількістю малят. Ці дані було візуалізовано у табл. 8.1. Згідно отриманих результатів аналізу локації самця значно відрізняються від місць перебування, коли самиця знаходиться в секторі 3R. Це вказує на те, що самець робить вклад у пильнування за дитинчатами, коли самка реалізує інші типи поведінки.

Надалі ми вирішили порівняти поведінку батьків раннього та пізнього періоду спостережень. Для цього ми провели аналіз 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту. Отримані дані були візуалізовані у таблицях. Табл. 9.1.1, 9.1.2, 9.2, 9.3 порівнюють розподіли

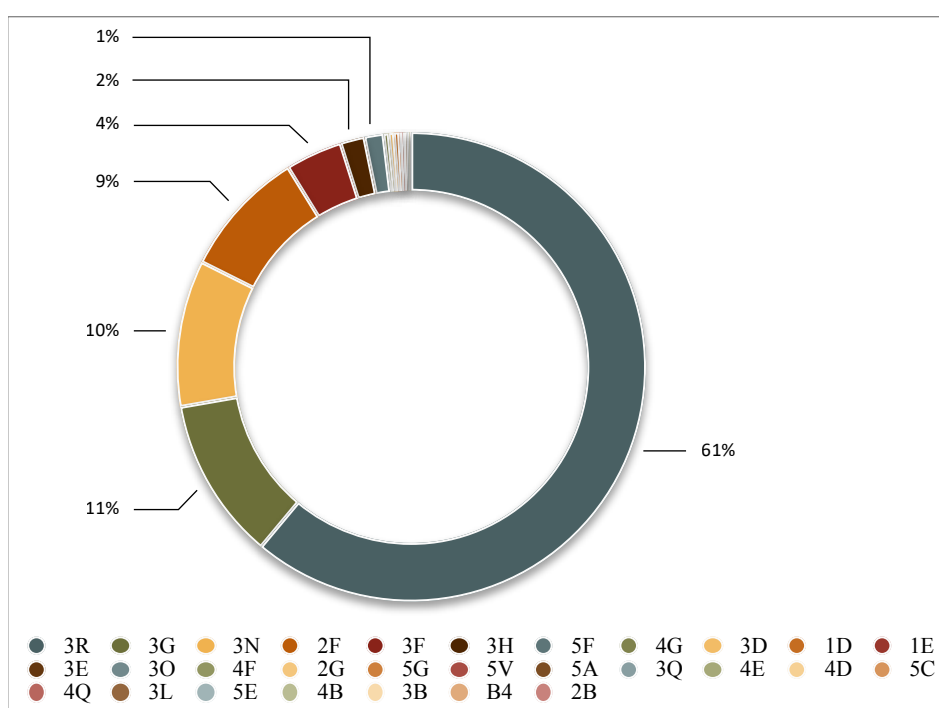


Рис. 9.1 Локації, в яких перебуває самка з урахуванням часу, коли самець знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат

бюджету часу для самця, самки та малюків відповідно. Згідно табл. 9.1.1 та 9.1.2 схильності самця до перебування в певних місцях значно змінилися з часом, що може бути пов'язано з дорослішанням дитинчат. Натомість для самиці ці дані змінилися не дуже сильно. Це продемонстровано у таблицях 9.2.1 та 9.2.2. Дані для малюків представлені у табл. 9.3.1 та 9.3.2, але різниця в локаціях також могла бути обумовлена смертю трьох з вісьми дитинчат. Але,

незважаючи на це, сектори поряд з популярними місцями самки все ще переважають в даних на місцезнаходження дитинчат.

Також ми порівняли дані по локаціям, в яких перебуває самець з урахуванням часу, коли самка знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат. Отримані результати представлені в табл. 9.4.1 та 9.4.2. Згідно результатів не було особливої зміни в поведінці самця, враховуючи вищезазначені фактори.

Також було проаналізовано надання переваги певним зонам (та порівняння розподілу бюджету часу). Результати аналізу відображені у табл. 10.1, 10.2, 10.3. Отримані дані свідчать про те, що схильність самця до перебування у першій зоні з часом дещо зростає на відміну від самиці, яка перерозподілила бюджет часу більш рівномірно. Але все ж помітно, що самиця досі надає перевагу другій та третій зонам. Зниження необхідності перебувати у другій зоні може бути пов'язане зі зменшенням кількості дитинчат та їх розвитком, що знижує потребу у минулому рівні захисту та контролю. Також помітно, що зменшення долей бюджету часу у другій зоні для самиці та молодняку взаємопов'язані, оскільки потомство також може менше прямувати до другої зони в цілому, надаючи самці необхідність залишатися більше у третій зоні, яка залишається найпопулярнішим вибором потомства для перебування. Також можливий взаємозв'язок зі зниженою увагою з боку самця до малюків.

Додатково було досліджено які поверхні об'єкти дослідження використовують більше. Дані слугували для з'ясування наскільки наявність дитинчат впливає на вибір місць для реалізації різних типів поведінки. Отримані результати представлені у табл. 11.1, 11.2, 11.3. Ці таблиці порівнюють дані про використання різних поверхонь на початку та на кінці експерименту.

За результатом аналізу з урахуванням інших результатів експерименту можна зробити припущення, що з плином часу самець почав залишатися довше під водою за рахунок відсутності потреби у постійному нагляді за дитинчатами. Час також вплинув і на переваги самиці — вона почала використовувати більше

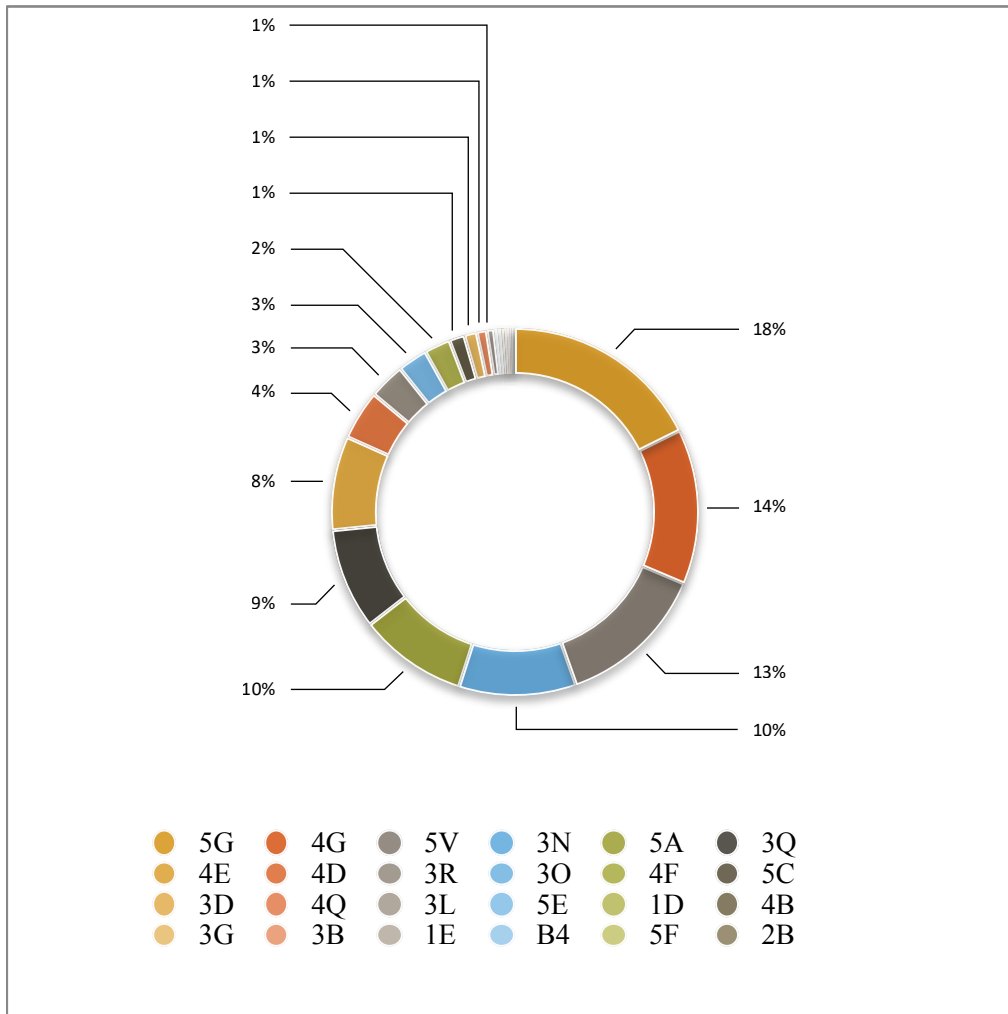


Рис. 9.1 Локації, в яких перебуває самець з урахуванням часу, коли самка знаходиться поблизу не менш ніж трьох дитинчат

поверхонь і час на землі знизився, а на воді підвищився, хоча і не дуже значно. Це може бути пов'язано з тим, що вона доглядає малюків довше ніж самець.

З віком дитинчати почали більше використовувати воду і більше відокремлюватися від дорослих особин, хоча в цілому їх поведінка не дуже змінюється. Такі висновки також підтверджують дані з отриманих етограм.

Також спостереження показали, що кількість сутичок між малюками зменшилася. Хоча це може бути також пов'язано зі зменшеною кількістю дитинчат в цілому. Перерозподіл ресурсу між ними дав змогу більш мирно вирішувати конфлікти. Також збільшення кількості території на одну особу

дозволило їм уникати суперечок за певні місця. Але все ж треба зазначити, що конфлікти не пропали назовсім.

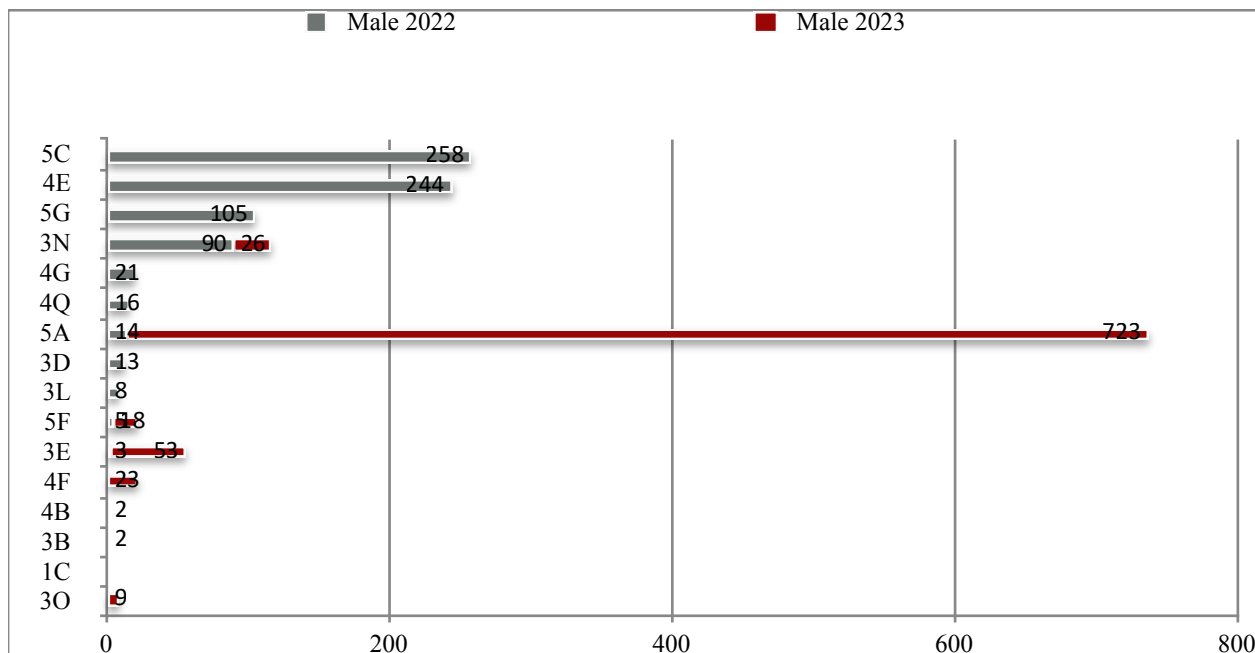


Рис. 10.1 Порівняння розподілу бюджету часу для самця для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

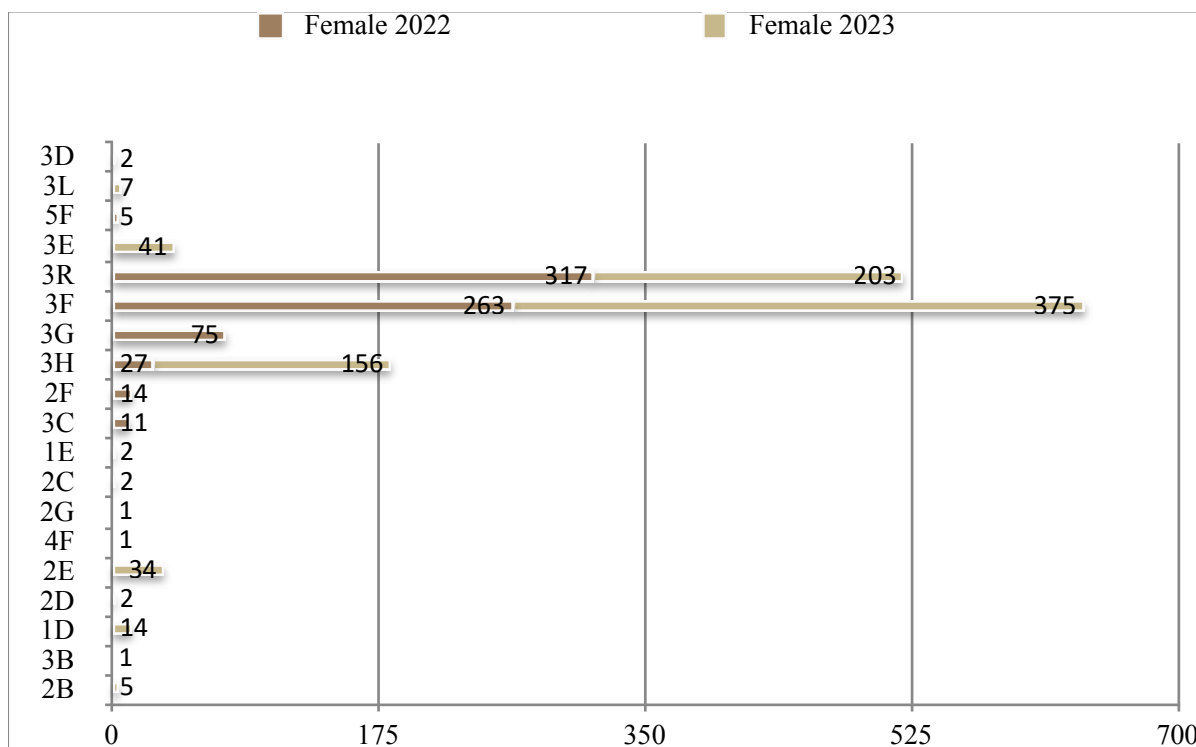


Рис. 10.2 Порівняння розподілу бюджету часу для самиці для 20 годин спостережень на початку експерименту та 20 годин у кінці експерименту

Еволюційний зв'язок між крокодилами та ссавцями: аналіз структур лімбічної системи та емоційного функціонування

Під час досліджу також спостерігалися різні елементи соціальної поведінки поміж дитинчатами та/або дорослими особинами. Серед них був виявлений елемент незвичної поведінки, схожий на втручання третьої особини. Під час бійки між дитинчатами за територію у третій зоні прямо під носом у самиці відбулося її втручання з захватом одного з дитинчат у пащу. Протягом декількох хвилин самиця віднесла дитинча спочатку до першої зони, утримуючи його, а потім до кутку третьої зони (якнайдалі від скла). Самець виявляв зацікавленість у події, слідуючи за самкою, але зупинився у першій зоні. Через деякий час самиця відпустила дитинча в кутку третьої зони. Окрім цього випадку, були ще й інші події, пов'язані з втручанням від самиці у агресивну поведінку малюків між собою.

Крокодили, що належать до ряду Crocodylia, займають унікальне місце в еволюційній історії хребетних, оскільки вони знаходяться на її особливому щаблі, який умовно можна вважати містком між рептиліями та ссавцями. Це дослідження дало нам змогу зробити обережні припущення, щодо функціонування певних зародкових структур лімбічної системи у крокодилів та їхнього впливу на емоційну складову окремих випадків видотипової поведінки. Аналізуючи нейроанатомічні особливості та результати спостережень за поведінкою крокодилів, ми прагнули виявити певні кореляції, які допоможуть зрозуміти не лише еволюційне значення цих структур, але й їхній потенційний вплив на виникнення імовірних емоційних проявів у цих тварин.

Щоб обґрунтувати та пояснити припущення, які постали в процесі цього дослідження, нам варто звернутися до триєдиної моделі мозку американського нейробіолога Пола Макліна, яка була запропонована ним у 1960-х роках в його праці «The Triune Brain in Evolution: Role in Paleocerebral Functions» і спиралася на доробок Ludwig Edinger, Elizabeth C. Crosby and Charles Judson Herrick з

порівняльної нейроанатомії, відомий з початку XX ст. Виходячи з самої назви цієї моделі та відповідної гіпотези еволюції мозку, коротко розглянемо три основні складові мозку людини, а саме: рептильний комплекс (відомий також як R-комплекс, або «мозок ящірки»), давньоссавцевий (лімбічна система) та новоссавцевий, або неокортексний комплеси.

Рептильна структура мозку утворена базальними гангліями і становить його нижній прошарок. Маклін припускав, що вона відповідає за інстинктивну видотипову поведінку, забезпечуючи основні функції тіла (такі як серцевий ритм, дихання, регуляція температури тіла) та дозволяючи діяти швидко, заради виживання, керуючись основними інстинктами, що спонукають, наприклад, харчуватися, спати, розмножуватися. Ця частина мозку схожа у рептилій і вищих ссавців, включаючи людей, і відіграє свою роль в таких реакціях як агресія, домінування, рефлекс територіального захисту або ритуальна поведінка.

Давньоссавцевий мозок (paleomammalian complex) складається з

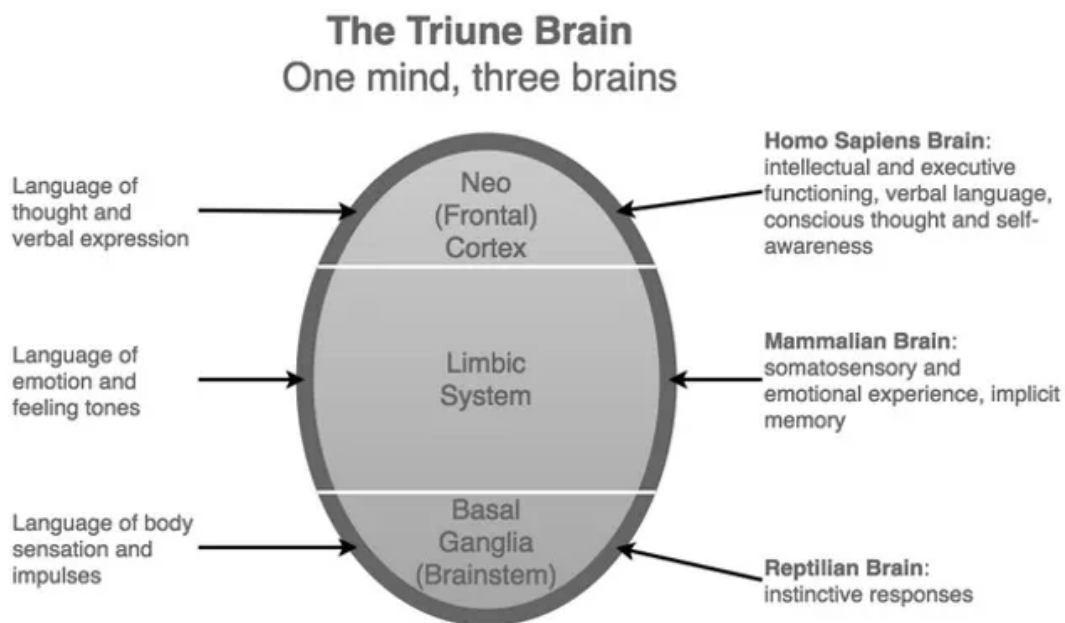


Рис. 4.1 Модель триединого мозку Пола Макліна, яка була запропонована ним у 1960-х роках в його праці «The Triune Brain in Evolution: Role in Paleocerebral Functions»
<https://www.interaction-design.org/literature/article/the-concept-of-the-triune-brain>

мигдалини, гіпоталамуса, порожнистої кори, перегородки і гіпокампу й становить лімбічну систему. Лімбічна система є більш розвиненою частиною

мозку, яка вперше з'явилася у ранніх ссавців. Вона відповідає за емоції, мотивацію, пам'ять і соціальну поведінку, зокрема парентальну, є більш розвиненою у вищих ссавців, таких як примати та люди, порівняно з рептиліями. Лімбічна система як група взаємопов'язаних структур головного мозку широко визнана своєю роллю в регуляції емоцій, мотивації та пам'яті у ссавців. Проте її існування та функціонування у рептилій, зокрема крокодилів, залишається предметом наукового інтересу. Рептилії дійсно мають первісні лімбічні структури, але їхня емоційна та соціальна поведінка є більш обмеженою, ніж у вищих ссавців.

Новосавцевий комплекс, або неокортекс, є найбільш розвиненою та найбільшою частиною людського мозку, що охоплює близько 80% його загальної маси. Ця частина мозку відповідає за складні когнітивні функції, такі як міркування, планування, вирішення проблем і абстрактне мислення, а також мовлення. Неокортекс значно більший і складніший у вищих ссавців, особливо приматів і людини, порівняно з рептиліями. Насправді, рептилії мають дуже рудиментарний неокортекс або зовсім його не мають.

Таким чином, гіпотеза триєдиного мозку Пола Макліна пропонує спрощену модель для розуміння еволюційного розвитку мозку людини, вищих ссавців і рептилій. Він підкреслює відмінності в структурах і функціях мозку в цих групах, при цьому рептилії мають простіший мозок, орієнтований на базове виживання, тоді як вищі ссавці, включаючи людей, мають більш розвинені структури мозку, відповідальні за емоції, соціальну поведінку та складні когнітивні здібності. Однак важливо мати на увазі, що ця модель є спрощеною, і сучасна нейробиологія наголошує на тому, що розвиток і функціонування мозку є набагато складнішими, ніж передбачає гіпотеза триєдиного мозку.

Нещодавні дослідження показали, що крокодили дійсно мають певні структури, гомологічні лімбічній системі ссавців, такі як гіпокамп [27] і мигдалеподібний комплекс (amygdaloid complex) [28]. Гіпокамп становить важливий компонент лімбічної системи, бере участь у навчанні та пам'яті [29], тоді як мигдалеподібне тіло відіграє значну роль у емоційній обробці, особливо в контексті страху та агресії [30]. Попри те, що ці структури у крокодилів більш

рудиментарні порівняно з їхніми аналогами у ссавців, їхня присутність свідчить про потенційну здатність цих тварин до базової обробки емоцій.

Крокодили - найближчі живі родичі птахів, але ці групи розійшлися понад 240 мільйонів років тому [31]. На відміну від птахів, але подібно до всіх інших досліджених рептилій, алігатор має тришарову кору головного мозку. Кора головного мозку складається з трьох медіолатеральних відділів: медіальної кори, яка, як вважають, гомологічна гіпокампу ссавців [32]; латеральної кори, яка може бути гомологічною нюховій корі ссавців [33]; і дорсальної кори, яка за своїм розташуванням може бути гомологічною пташиному вульсту і, принаймні, частині неокортексу ссавців. Експерименти в ембріонах алігаторів на пізніх стадіях розвитку показали, що BCL11A, SATB2, EMX1, ID2 і FOXP1 експресуються на великій території в дорсальному DVR, який ми позначаємо як мезопалліум алігатора [34]. Всі п'ять факторів MesoTFN також експресуються в популяції клітин дорсальної кори алігатора. Дослідження інтрателенцефальних схем у алігаторів не проводились, але ці дані експресії генів переконливо свідчать про те, що існує дві популяції інтрателенцефальних клітин рептилій: одна в DVR, а інша в дорсальній корі головного мозку. Цей патерн нагадує розташування птахів з DVR Mv і Wulst Md [34].

Тривале спостереження за парентальною поведінкою крокодилів дало змогу припускати емоційну складову їхніх поведінкових патернів, зважаючи на наведені вище зафіксовані випадки сутичок поміж дитинчатами, а також розподілення ролей дорослих особин, з метою забезпечення догляду за потомством. Окремо зазначимо, що, попри те, що крокодили традиційно вважалися поодинокими й агресивними істотами, останні дослідження задокументували випадки соціальної та кооперативної поведінки серед крокодилів, наприклад скоординоване полювання та групове зігрівання.

Крім того, крокодили демонструють складну вокалізацію та пози, які можуть служити засобом спілкування та вираження емоційних станів, про які йшлося вище [35]. Така поведінка вказує на рівень емоційної складності, що виходить за межі простого інстинкту виживання. Отже, наявна у крокодилів лімбічна система дозволяє їм керуватися не лише інстинктами, але й

демонструвати вмотивовану та скоординовану поведінку, а подеколи навіть із натяком на емоційне забарвлення, що може становити важливий предмет подальших досліджень в цьому напрямку.

ВИСНОВКИ

При спостереженні за поведінкою об'єктів дослідження — самця, самиці та дитинчат *Osteolaemus tetraspis* було виявлено:

1. Залежність між локацією самця та дитинчат обумовлена присутністю самки у певних секторах;
2. Місця, що за даними найбільш привабливі для самки мають певні характеристики: сектор 3R та локації навколо нього дають змогу постійно моніторити двері, які ведуть до другої зони вольєру; сектори 3F, 3E, 3G та 2F є одними з локацій з найбільш широким полем зору.
3. Згідно розподілу бюджету часу, самець надає значну перевагу першій зоні, в той час як самиця більше проводить час у другій та третій зонах. Малюки проводять значно більше часу у третій зоні, ніж в будь-якій іншій, але також дуже схильні до перебування у першій зоні. Це вказує на вплив локації самця на вибір зони самкою.
4. Наявність зародкових структур лімбічної системи та окремих проявів складної поведінки у крокодилів в процесі догляду за дитинчатами дозволяють робити обережні припущення, що ці рептилії могли набути в процесі еволюції елементарну здатність до обробки емоцій. Ця гіпотеза потребує подальших глибинних досліджень та накопичення статистично значущої кількості фіксованих підтверджень. Втім вже на цьому етапі еволюційна цінність крокодилів як сполучної ланки між рептиліями та ссавцями стає очевидною і незаперечною, надаючи цінну інформацію про розвиток та диверсифікацію емоційного функціонування серед хребетних. Майбутні дослідження мають бути зосереджені на з'ясуванні нейронних механізмів, що лежать в основі емоційної обробки крокодилів, і на вивченні того, якою мірою ці структури сприяють їхньому загальному поведінковому репертуару.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and evolution of crocodylians*. CSIRO Publishing. <https://doi.org/10.1071/9781486300679>.
2. Wilkinson, Anna, and Ludwig Huber, ' Cold-Blooded Cognition: Reptilian Cognitive Abilities', in Todd K. Shackelford, and Jennifer Vonk (eds), *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*, Oxford Library of Psychology (2012; online edn, Oxford Academic, 18 Sept. 2012), <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199738182.013.0008>.
3. Gaze following in Archosauria – Alligators and palaeognath birds suggest dinosaur origin of visual perspective taking Claudia Zeiträg, Stephan A. Reber, Mathias Osvath bioRxiv 2022.09.23.509198; doi: <https://doi.org/10.1101/2022.09.23.509198>
4. **Laurenti, J.N.** (1768). "XV. *Crocodylus*". Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum [Medical Treatise, Exhibiting an Emended Synopsis of Reptiles, with Experiments Concerning Venoms and Antidotes for Austrian Reptiles]. Vienna: Joan. Thom. Nob. de Trattnern. pp. 53–55.
5. **Brochu, C.A.; Storrs, G.W.** (2012). "A giant crocodile from the Plio-Pleistocene of Kenya, the phylogenetic relationships of Neogene African crocodylines, and the antiquity of *Crocodylus* in Africa". *Journal of Vertebrate Paleontology*. **32** (3): 587. doi:10.1080/02724634.2012.652324. S2CID 85103427.
6. Crocodile Specialist Group (1996). "*Osteolaemus tetraspis*". *IUCN Red List of Threatened Species*. **1996**: e.T15635A4931429. doi:10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T15635A4931429.en
7. Eaton, M.J. (2010). "**Dwarf crocodile *Osteolaemus tetraspis***" (PDF). In Manolis, S.C.; C. Stevenson (eds.). *Crocodiles: Status, Survey and Conservation Action Plan* (3 ed.). IUCN Crocodile Specialist Conservation Group. pp. 127–132.

8. Shirley, M. H.; Villanova, V. L.; Vliet, K. A. & Austin, J. D. (2015). "Genetic barcoding facilitates captive and wild management of three cryptic African crocodile species complexes". *Animal Conservation*. **18** (4): 322–330. [doi:10.1111/acv.12176](https://doi.org/10.1111/acv.12176). [S2CID 82155811](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25155811/).
9. Eaton, Mitchell J.; Andrew Martin; John Thorbjarnarson & George Amato (March 2009). "Species-level diversification of African dwarf crocodiles (genus *Osteolaemus*): A geographic and phylogenetic perspective". *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **50** (3): 496–506. [doi:10.1016/j.ympev.2008.11.009](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.11.009). [PMID 19056500](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19056500/).
10. Franke, Franziska Anni; Schmidt, Fabian; Borgwardt, Christin; Bernhard, Detlef; Bleidorn, Christoph; Engelmann, Wolf-Eberhard & Schlegel, Martin (2013). "Genetic differentiation of the African dwarf crocodile *Osteolaemus tetraspis* Cope, 1861 (Crocodylia: Crocodylidae) and consequences for European zoos". *Organisms Diversity & Evolution*. **13** (2): 255–266. [doi:10.1007/s13127-012-0107-1](https://doi.org/10.1007/s13127-012-0107-1). [S2CID 14636510](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24636510/).
11. Pauwels; Barr; Sanchez & Burger (2007). "Diet records for the Dwarf Crocodile, *Osteolaemus tetraspis tetraspis* in Rabi Oil fields and Loango National Park, southwestern Gabon". *Hamadryad*. **31** (2): 258–264.
12. Sprawls, S.; K. Howell; R. Drewes & J. Ashe (2002). *A Field Guide to the Reptiles of East Africa*. pp. 276–277. [ISBN 978-0-12-656470-9](https://www.amazon.com/dp/9780126564709).
13. V. Dinets, J.C. Brueggen & J.D. Brueggen (2015) Crocodilians use tools for hunting, *Ethology Ecology & Evolution*, 27:1, 74-78, DOI: [10.1080/03949370.2013.858276](https://doi.org/10.1080/03949370.2013.858276)
14. Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2007). Individual recognition: It is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 529–537.
15. Wilkinson, A., Mandl, I., Bugnyar, T., & Huber, L. (2010). Gaze following in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, doi: [10.1007/s10071-010-0320-2](https://doi.org/10.1007/s10071-010-0320-2)

16. Somaweera, Ruchira & Webb, Jonathan & Brown, Gregory & Shine, Richard. (2011). Hatchling Australian freshwater crocodiles rapidly learn to avoid toxic invasive cane toads. *Behaviour*. 148. 501-517. 10.1163/000579511X565763.
17. Phil Senter "Homology between and Antiquity of Stereotyped Communicatory Behaviors of Crocodylians," *Journal of Herpetology* 42(2), 354-360, (1 June 2008). <https://doi.org/10.1670/07-150.1>
18. Lalremsanga, H.T.. (2021). Parental care in Reptiles. Conference: MSc Class, Department of Zoology, Mizoram University
19. Carl Gans, An Overview of Parental Care among the Reptilia, Editor(s): Jay S. Rosenblatt, Charles T. Snowdon, *Advances in the Study of Behavior*, Academic Press, Volume 25, 1996, Pages 145-157, ISSN 0065-3454, ISBN 9780120045259, [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60332-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60332-0).
20. Chabert T, Colin A, Aubin T, Shacks V, Bourquin SL, Elsey RM, Acosta JG, Mathevon N. Size does matter: crocodile mothers react more to the voice of smaller offspring. *Sci Rep*. 2015 Oct 23;5:15547. doi: 10.1038/srep15547. PMID: 26493940; PMCID: PMC4616036.
21. Vergne A. L., Pritz M. B., & Mathevon N. Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biol. Rev.* **84**, 391–411 (2009).
22. Riede T., Li Z., Tokuda I. T. & Farmer C. Functional morphology of the *Alligator mississippiensis* larynx with implications for vocal production. *J. Exp. Biol.* **218**, 991–998 (2015).
23. Riede T., Tokuda I. T. & Farmer C. Subglottal pressure and fundamental frequency control in contact calls of juvenile *Alligator mississippiensis*. *J. Exp. Biol.* **214**, 3082–3095 (2011).
24. Taylor A. M. & Reby D. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research: Advances in vocal communication research. *J. Zool.* **280**, 221–236 (2010).

25. Whitaker, Nikhil. (2007). EXTENDED PARENTAL CARE IN THE SIAMESE CROCODILE (*Crocodylus siamensis*). Russian Journal of Herpetology. Vol. 14, No. 3, 2007, pp. 203 – 206
26. Conners S. (2002), “Parental care of Cuban crocodiles hatched at Miami Metrozoo,” *Croc. Specialist Group Newslett.*, 21(1), 19 – 20.
27. Striedter G.F. Evolution of the hippocampus in reptiles and birds. *J. Comp. Neurol.* 2016; 524: 496-517
28. Keating EG, Kormann LA, Horel JA. The behavioral effects of stimulating and ablating the reptilian amygdala (*Caiman sklerops*). *Physiol Behav.* 1970 Jan;5(1):55-9. doi: 10.1016/0031-9384(70)90013-2. PMID: 5538527.
29. Assonov, Dmytro & Bozhuk, B.. (2017). Role of the hippocampus in memory functioning: modern view. *Zaporozhye Medical Journal.* 10.14739/2310-1210.2017.6.115318.
30. Bertsch, K., Florange, J. & Herpertz, S.C. Understanding Brain Mechanisms of Reactive Aggression. *Curr Psychiatry Rep* **22**, 81 (2020). <https://doi.org/10.1007/s11920-020-01208-6>
31. Lang, Jeffrey & Whitaker, Romulus & Andrews, H.. (1986). Male parental care in mugger crocodiles.. *National Geographic Research.* 2. 519-525. Striedter G.F. Evolution of the hippocampus in reptiles and birds. *J. Comp. Neurol.* 2016; **524**: 496-517
32. Green R.E. Braun E.L. Armstrong J. Earl D. Nguyen N. Hickey G. Vandewege M.W. St John J.A. Capella-Gutiérrez S. Castoe T.A. et al. Three crocodylian genomes reveal ancestral patterns of evolution among archosaurs. *Science.* 2014; 346: 1254449
33. Scalia F. Halpern M. Riss W. Olfactory bulb projections in the south american caiman. *Brain Behav. Evol.* 1969; **2**: 238-262

34. Steven D. Briscoe, Caroline B. Albertin, Joanna J. Rowell ,Clifton W. Ragsdale
Neocortical Association Cell Types in the Forebrain of Birds and Alligators
VOLUME 28, ISSUE 5, P686-696. E6, MARCH 05, 2018, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.036H>
35. erzog HA, Burghardt GM. Vocalization in juvenile crocodilians. *Z Tierpsychol.*
1977 Jul;44(3):294-304. PMID: 930443.
36. Billings, Brendon & Behroozi, Mehdi & Helluy, Xavier & Manger, Paul &
Güntürkün, Onur & Ströckens, Felix. (2020). A three-dimensional digital atlas of
the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) forebrain. *Brain Structure and Function.*
225. 10.1007/s00429-020-02028-3.
37. Lennart Heimer, Gary W. Van Hoesen, Michael Trimble, Daniel S. Zahm, 2 -
THE ERODING RELEVANCE OF THE LIMBIC SYSTEM, Editor(s): Lennart
Heimer, Gary W. Van Hoesen, Michael Trimble, Daniel S. Zahm, *Anatomy of
Neuropsychiatry*, Academic Press, 2008, Pages 15-26, ISBN 9780123742391,
<https://doi.org/10.1016/B978-012374239-1.50005-1>.
38. Whitaker, Nikhil & Sivaraman, Chelamuthu. (2022). Behavior in a captive family
group of Siamese Crocodiles (*Crocodylus siamensis*) at the Madras Crocodile
Bank Trust near Chennai, India. *Reptiles & Amphibians.* 29. 71-75. 10.17161/
randa.v29i1.16247.
39. MacLean EL, Matthews LJ, Hare BA et al (2012) How does cognition evolve?
Phylogenetic comparative psychology. *Anim Cogn* 15:223–238. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0448-8>
40. Reber, S.A., Oh, J., Janisch, J. *et al.* Early life differences in behavioral
predispositions in two Alligatoridae species. *Anim Cogn* **24**, 753–764 (2021).
<https://doi.org/10.1007/s10071-020-01461-5>

