

**К. А. КАРЕНИНА,
А. Н. ГИЛЕВ,
Е. Б. МАЛАШИЧЕВ**

АСИММЕТРИЯ МОЗГА И МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

МОНОГРАФИЯ

Издание второе, стереотипное



ЛАНЬ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР
2022

УДК 639.11
ББК 28.693.36я73

К 22 Каренина К. А. Асимметрия мозга и материнско-детские взаимоотношения млекопитающих : монография / К. А. Каренина, А. Н. Гилев, Е. Б. Малашичев. — 2-е изд., стер. — Санкт-Петербург : Лань, 2022. — 204 с. : (вклейка, 16 с.). — Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-8114-9882-6

В монографии обобщены результаты исследований роли межполушарной асимметрии в материнско-детских взаимоотношениях млекопитающих из различных таксономических групп. Приведён обзор и критический анализ односторонних предпочтений (латерализаций) в социальном поведении в целом и в поведении матерей и детёнышей в частности. Подробно описаны методика и результаты многолетних исследований авторов по латерализации пространственных взаимоотношений матерей и детёнышей у шести видов млекопитающих: белухи, козатки, тихоокеанского моржа, сайгака, домашней лошади и серого кенгуру. Рассмотрены гипотезы о причинах возникновения односторонних предпочтений в расположении потомства относительно матери и приведены свидетельства, подтверждающие сенсорную природу данного типа латерализации. Детально рассмотрено влияние асимметричного зрительного восприятия и ведущей роли правого полушария мозга в обработке социальной информации на материнско-детские взаимоотношения. Описаны различия в поведении детёныша при разном латеральном расположении относительно матери, свидетельствующие о преимуществах латерализованного восприятия матери.

Монография предназначена для специалистов, изучающих поведение животных, асимметрию мозга, психологию материнства, а также студентов и аспирантов биологических и медицинских факультетов вузов.

УДК 639.11
ББК 28.693.36я73

Работа выполнена
в Санкт-Петербургском государственном университете

Рецензенты:

Е. И. НИКОЛАЕВА — доктор биологических наук, профессор кафедры возрастной психологии и педагогики семьи Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена;

А. В. СМОРКАЧЕВА — кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии позвоночных Санкт-Петербургского государственного университета.

Обложка
Е. А. ВЛАСОВА

© Издательство «Лань», 2022
© Коллектив авторов, 2022
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2022

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ИЛ — индекс латерализации

Л — слева

n.д. — нет достоверных различий

П — справа

Предп. — значимое одностороннее предпочтение ($p < 0,05$)

ср. ИЛ — среднее значение индекса латерализации

n — число исследованных особей

ВВЕДЕНИЕ

Одной из общих черт позвоночных животных является функциональная асимметрия нервной системы, которая может проявляться в виде латерализованного поведения, такого как, например, односторонние предпочтения в использовании конечностей и органов чувств [Бианки 1985; 1989; Rogers et al., 2013]. Одним из наиболее детально исследованных с точки зрения латерализации аспектов поведения животных являются внутривидовые взаимодействия особей. Обнаружено, что в различных проявлениях социального поведения позвоночных выражено асимметричное сенсорное восприятие особями друг друга — социальная латерализация. Латерализация описана в половом, агонистическом, стайном и игровом поведении животных [Rosa-Salva et al., 2012]. Объектом большинства исследований, посвящённых социальной латерализации, служили взрослые особи, тогда как о ранних проявлениях латерализованного социального поведения в онтогенезе известно мало. Наиболее ранние проявления социальной латерализации могут быть обнаружены во взаимодействиях детёныша и родителя [Harris, 2010]. Млекопитающие представляют собой подходящую модель для изучения латерализации в пространственных взаимоотношениях между матерью и детёнышем, так как пространственная близость между матерью и детёнышем является одним из ключевых факторов для регулирования материнского поведения и имеет принципиальное значение для выживания детёныша [Kleiman, Malcolm, 1981; Крученкова, 2002; 2009]. Для многих млекопитающих именно мать служит первым социальным объектом, взаимодействие с которым обеспечивает освоение моделей поведения в целом и приобретение социальных навыков в частности. Среди млекопитающих распространено формирование стабильных пар, состоящих из матери и детёныша, а именно в парных взаимодействиях наиболее просто проследить проявление социальной латерализации [Rosa-Salva et al., 2012].

На настоящий момент латерализация между матерью и детёнышем исследована только у приматов. Впервые это явление было описано у человека — большинство женщин предпочитают держать своего ребёнка на руках с левой стороны от себя [Salk, 1960]. Левостороннее предпочтение в расположении ребёнка существует в различных культурах и странах [Saling, Cooke, 1984; Harris, 2007a] и проявляется в различных ситуациях: когда ребёнка держит на руках его мать или отец, нерожавшая женщина или девочка-подросток, а также когда вместо живого ребёнка женщина держит на руках игрушку, имитирующую младенца [Harris, 2010]. Латерализация в пространственном взаиморасположении матери и потомства не уникальна для

человека — самки горилл и шимпанзе предпочитают держать детёныша таким образом, чтобы он находился с левой стороны их тела [Manning, Chamberlain, 1990; Manning et al., 1994]. Работы, показавшие, что асимметрия в расположении ребёнка на руках является не просто любопытным феноменом, но и важным критерием физиологического состояния матери, вызвали волну интереса исследователей к этому вопросу в течение последнего десятилетия. Была обнаружена взаимосвязь между эмоциональным состоянием матери и её предпочтением в расположении ребёнка с одной стороны [Vauclair, Scola, 2009; Scola et al., 2013]. Женщины, страдающие послеродовой депрессией, не проявляют нормального для здоровых матерей левостороннего предпочтения [Reissland et al., 2009]. Кроме того, асимметричное расположение на руках у матери может влиять на последующую взрослую жизнь ребёнка. Дети, чьи матери держали их преимущественно справа от себя, во взрослом возрасте проявляют пониженную межполушарную асимметрию в процессе восприятия лиц [Vervloed et al., 2011]. Таким образом, пространственная латерализация является важным элементом родительско-детских взаимоотношений. Однако, несмотря на то что асимметрия расположения ребёнка относительно матери была обнаружена более полувека назад, механизмы возникновения данного феномена и факторы, определяющие его проявление, остаются неизвестными. Наиболее актуальным является вопрос: обусловлена ли латерализация между матерью и ребёнком асимметрией моторной или сенсорной сфер, то есть предпочтением использовать одну из рук, или же латерализованным восприятием сенсорной информации [Sieratzki, Woll, 1996; Harris, 2010]. Существующие на настоящий момент эмпирические данные не позволяют понять, связано ли предпочтение держать ребёнка с определённой стороны с эволюцией праворукости человека, предпосылки к которой были обнаружены и у других приматов [Hopkins, 2004], или со значительно более древней и фундаментальной чертой позвоночных животных — доминированием правого полушария в восприятии социальной информации [Brancucci et al., 2009].

Пониманию природы латерализации во взаимоотношениях матери и детёныша может способствовать исследование млекопитающих, не относящихся к приматам. У приматов использование передних конечностей является неотъемлемым компонентом родительско-детских взаимоотношений, что делает крайне трудным разделение роли моторных и сенсорных асимметрий в возникновении пространственной латерализации между особями. Тогда как изучение видов, у которых конечности напрямую не задействованы в поддержании пространственной близости между родителем и детёнышем (родитель не удерживает де-

тёныша, а детёныш не держится за родителя), позволит определить, может ли возникнуть латерализация расположения детёныша только в результате асимметричного сенсорного восприятия особями друг друга. В качестве объектов для настоящего исследования среди видов, у которых поддержание пространственной близости между матерью и детёнышем осуществляется благодаря постоянному сенсорному контакту, были выбраны млекопитающие, подходящие по следующему ряду характеристик. Во-первых, в исследовании были использованы виды с высокой монокулярностью зрения, то есть со сравнительно небольшим перекрытием полей зрения левого и правого глаз. Высокая монокулярность зрения характерна для животных, у которых глаза расположены по бокам головы (латерально), например для многих сумчатых, копытных и китообразных [Marlow, 1938; von Fersen et al., 2000]. У таких животных большинство нервных волокон поступает от глаза в контралатеральное (противоположное) полушарие, и функциональная асимметрия в восприятии зрительной информации проявляется в поведении в виде предпочтений осматривать определённые стимулы левым или правым глазом [Yaman et al., 2003; Kilian et al., 2005; Delfour, Marten, 2006; Austin, Rogers, 2007; 2012; 2014; Thieltges et al., 2011; Blois-Heulin et al., 2012; Siniscalchi et al., 2012]. Именно у видов с высокой монокулярностью зрения латерализация зрительного восприятия в наибольшей степени может влиять на поведение и проявляться в повседневной активности животных [Bisazza, Brown, 2011]. В рамках настоящей работы были исследованы шесть видов млекопитающих: белуха, *Delphinapterus leucas* (Cetacea, Monodontidae), кошатка, *Orcinus orca* (Cetacea, Delphinidae), тихоокеанский морж, *Odobenus rosmarus divergens* (Carnivora, Odobenidae), европейский сайгак, *Saiga t. tatarica* (Artiodactyla, Bovidae), домашняя лошадь, *Equus ferus caballus* (Perissodactyla, Equidae), в одичавшем состоянии и серый кенгуру, *Macropus giganteus* (Diprotodontia, Macropodidae). Были выбраны виды из разных отрядов для того, чтобы приблизиться к пониманию распространённости и универсальности проявления латерализации материнско-детских взаимоотношений среди млекопитающих.

Стресс, связанный с содержанием в неволе, может оказывать влияние на проявление латерализованного поведения животных [Rogers, 2010], поэтому материал для настоящего исследования был собран в природе. Были проведены наблюдения и видеосъёмка поведения матерей с детёнышами. За животными каждого из исследованных видов было проведено в среднем по 252 ± 24 ч наблюдений (\pm стандартная ошибка средней). Пространственное взаиморасположение членов пары «мать — детёныш» регистрировали в различных

типах поведения. У наземных видов исследовали предпочтения в выборе одного из вариантов латерального положения (располагается так, что другой член пары находится с левой/правой стороны) раздельно у детёнышей и у матерей. С использованием широко принятых методов анализа латерализованного поведения позвоночных [Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005] проводилась оценка латерализации на индивидуальном и групповом уровнях. Определение индивидуальной латерализации проводили на основе продолжительных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш». Для анализа групповых тенденций в проявлении латерализованного поведения использовали индекс латерализации, вычислявшийся по стандартной формуле [Белопасова, 2013; Tomkins et al., 2010; Jennings, 2012].

В данной монографии представлены результаты исследования латерализации пространственных взаимоотношений матери и детёныша у млекопитающих. В работе проведено сравнение латерализованного поведения детёныша по отношению к матери с другими социальными латерализациями как у детёнышей, так и у взрослых особей. Обнаружена латерализация в контактах между двумя детёнышами, тогда как ранее социальная латерализация у млекопитающих была исследована только во взаимодействиях взрослых животных или взрослой особи и детёныша [Rosa-Salva et al., 2012]. Среди млекопитающих сопоставление латерализованных социальных реакций детёнышей и взрослых особей, приведённое в работе, ранее проводилось только на человеке [Branucci et al., 2009]. В рамках данной работы латерализация материнско-детских взаимоотношений млекопитающих впервые исследована в различных типах поведения животных. Обнаружено влияние ситуативного контекста (наличия или отсутствия потенциальной опасности) на латерализованное поведение матери при взаимодействиях со своим детёнышем. Ранее оставалось неизвестным, какое значение для детёныша имеет латерализация во взаимоотношениях с матерью. Результаты работы свидетельствуют о том, что расположение с определённой стороны от матери может быть потенциально выгодным для детёныша.

Результаты, полученные в данном исследовании, могут быть использованы для подготовки лекций по териологии, поведению животных и психологии. Так как у человека проявление латерализации в расположении ребёнка на руках отражает физиологическое состояние матери [Heller, Nitschke, 1998; Reissland et al., 2009; Vauclair, Scola, 2009; Scola et al., 2013], результаты работы могут иметь потенциальное значение для ветеринарных и медицинских научных исследований.

Глава 1

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И СЕНСОРНЫЕ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Общей чертой позвоночных животных является функциональная асимметрия мозга — неравнозначное участие левой и правой половин мозга в осуществлении различных функций [Rogers, 2002; MacNeilage et al., 2009; Ocklenburg, Güntürkün, 2012]. Асимметричное функционирование нервной системы показано также и для некоторых видов беспозвоночных [Malashichev, 2006; Frasnelli et al., 2012; Frasnelli et al., 2014]. Значительный объём данных, накопленный за последние несколько десятилетий, демонстрирует, что принцип асимметрии затрагивает основные функции, реализуемые мозгом позвоночных, в том числе: память и пространственную ориентацию [Hamilton, 1983; von Fersen, Güntürkün, 1990; Prior, 2006], принятие решений и когнитивные процессы [Hugdahl, 2000; Stephan et al., 2003; MacNeilage et al., 2009], категоризацию образов [Vermeire et al., 1998; Vallortigara, 2000], проявление и восприятие эмоциональных реакций [Fernández-Carriba et al., 2002; Siniscalchi et al., 2010], восприятие опасности [Lippolis et al., 2005] и социальных стимулов [Rosa-Salva et al., 2012]. Согласно распространённой гипотезе [Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005; Vallortigara et al., 2011], для позвоночных характерна общая схема разделения функций между полушариями. В основе наблюдаемого в различных таксонах асимметричного осуществления специфических процессов лежат базовые, фундаментальные различия между полушариями мозга, возникшие, вероятно, на ранних этапах эволюции позвоночных [MacNeilage et al., 2009]. Предполагается, что левое полушарие изначально специализировалось на управлении поведением в обыденных, хорошо знакомых ситуациях. Правое полушарие, наоборот, отвечало за реакции на непредсказуемые стимулы в новых, незнакомых ситуациях [Vallortigara, Rogers, 2005; MacNeilage et al., 2009]. С развитием более сложных форм поведения специализация работы левого и правого полушарий распространилась и на комплексные, видоспецифические функции, такие как, например, узнавание «лиц» знакомых особей своего вида у млекопитающих [Vermeire et al., 1998; Peirce et al., 2000] или способность визуально оценивать «качество» полового партнёра у птиц [Templeton et al., 2014].

С функциональной асимметрией мозга тесно связано другое явление — сенсорная латерализация. Под этим термином понимают

функциональное неравенство парных органов чувств [Брагина, Доброхотова, 1981] и неодинаковую восприимчивость органов чувств на левой и правой сторонах тела к определённым стимулам [Ананьев, 1955; Rogers, 2002]. Асимметрия восприятия сенсорных стимулов обусловлена специализацией левого и правого полушария на обработке информации разного типа [Бианки, 1989; Vermeire et al., 1998; Honk et al., 2002; Deng, Rogers, 2002]. В поведении животных сенсорная латерализация может проявляться в виде предпочтения воспринимать определённый стимул левым или правым органом чувств (например, осматривать одним из глаз) и (или) в более высокой скорости и выраженности реакции на стимул при восприятии его одним из парных органов чувств [Rogers, 2002]. Примером одностороннего предпочтения в поведении животного может служить слуховая латерализация у макак-резус, *Macaca mulatta*: при восприятии конспецифичных коммуникативных сигналов эти приматы предпочитают поворачиваться правым ухом к источнику звука [Hauser, Andersson, 1994]. Одностороннее предпочтение может проявляться и при ольфакторном восприятии стимула: домашние лошади при обнюхивании фекалий особей своего вида предпочитают пользоваться преимущественно правой ноздрёй [McGreevy, Rogers, 2005]. Примером различий в реакции на стимул при поступлении информации о нём в левый и правый сенсорный орган может служить зрительная латерализация у сумчатых мышей, *Sminthopsis macgoura*. При появлении модели, симулирующей хищника, в поле зрения левого глаза сумчатые мыши проявляют реакцию избегания более выраженно и с меньшей задержкой, чем при появлении такого стимула в поле зрения правого глаза [Lippolis et al., 2005]. К настоящему времени подобные сенсорные латерализации обнаружены в различных классах позвоночных: у костных рыб [Извеков и др., 2012; Bisazza, Brown, 2011], амфибий [Vallortigara et al., 1998; Bisazza et al., 2002], рептилий [Deckel, 1995; Hews et al., 2004], птиц [Deng, Rogers, 2002; Ventolini et al., 2005] и млекопитающих [Peirce et al., 2000; Guo et al., 2009].

1.1. Латерализации зрительного восприятия у позвоночных животных

1.1.1. Механизмы, обуславливающие проявление зрительных латерализаций

Наиболее хорошо изученным типом сенсорной латерализации является функциональная асимметрия зрительного анализатора (зрительная латерализация) [Ананьев, 1955; Брагина, Доброхотова, 1981;

Rogers et al., 2013]. Модельными объектами для изучения зрительной латерализации стали птицы и костные рыбы, что связано в первую очередь с некоторыми особенностями их зрительной системы [Nepomnyashchikh, Izvekov, 2006; Daisley et al., 2009; Valencia-Alfonso et al., 2009; Vallortigara et al., 2011; Rogers et al., 2013]. У многих рыб и птиц глаза расположены латерально (по бокам головы) и зрение преимущественно монокулярное — поля зрения каждого глаза лишь немного перекрываются [Rogers, 2002; Bisazza, Brown, 2011]. У животных с таким устройством зрительной системы за счёт полного перекрёста зрительных нервов в оптической хиазме зрительная информация из одного глаза анализируется в первую очередь в контралатеральном (противоположном) полушарии мозга, поэтому предпочтение осматривать объект одним из глаз (или более выраженная реакция на стимул, находящийся в поле зрения одного из глаз) отражает функциональную межполушарную асимметрию [Deng, Rogers, 2002; Rogers, 2002; Bisazza, Brown, 2011].

У животных с фронтальным расположением глаз и большим бинокулярным полем зрения (областью, в которой поля зрения двух глаз перекрываются), например у приматов, значительная часть информации от каждого глаза поступает в ипсилатеральное полушарие мозга (левый глаз — левое полушарие, и наоборот). У таких видов, зрительная латерализация обычно исследуется либо с применением специального оборудования, например тахистоскопическим методом [Parente, Tomassi, 2008], либо с помощью оценки использования животными латеральных монокулярных полей зрения (крайние внешние части полей зрения левого и правого глаз), информация из которых поступает в контралатеральные полушария [Baraud et al., 2009]. Однако даже у видов с фронтальным расположением глаз можно наблюдать предпочтение использовать левый или правый глаз. У двух видов приматов: галаго Гарнетта, *Otolemur garnettii*, и обыкновенной игрунки, *Callithrix jacchus*, были обнаружены ярко выраженные индивидуальные предпочтения смотреть на различные стимулы через маленькое отверстие одним из глаз [Rogers et al., 1994; Hook-Costigan, Rogers, 1998]; при этом предпочтение особью левого или правого глаза зависело от типа предъявляемого стимула (знакомый или незнакомый объект). У обыкновенной игрунки была выявлена популяционная зрительная латерализация: 20 особей из 21 исследованной смотрели на знакомую пищу через отверстие преимущественно правым глазом. Такие предпочтения были стабильны и не изменялись при повторном тестировании одних и тех же животных в разном возрасте [Hook-Costigan, Rogers, 1998]. Предполагается, что предпочтение од-

ного глаза является проявлением функциональной асимметрии мозга даже у животных с неполным перекрёстом зрительных нервов [Bisazza et al., 1998], так как передача сигналов через нервные волокна, ведущие от глаза в контралатеральное полушарие, происходит быстрее, чем через ипсилатеральные волокна [Walls, 1953; Proudfoot, 1983].

Среди млекопитающих наиболее часто используемыми объектами для изучения зрительной латерализации стали непарнокопытные и китообразные — животные с латеральным расположением глаз, у которых большинство (около 80–90%) нервных волокон поступает от глаза в контралатеральное полушарие [von Fersen et al., 2000; Kilian et al., 2000; Yaman et al., 2003; Kilian et al., 2005; Thielges et al., 2011; Sakai et al., 2006; Austin, Rogers, 2012; 2014]. У таких видов предпочтение поворачиваться к зрительному стимулу одним боком (левой или правой стороной головы или всего тела) интерпретируют как проявление функциональной асимметрии мозга, так как большая часть зрительной информации, поступающей в левый глаз, обрабатывается в правом полушарии, и наоборот [Yaman et al., 2003; Kilian et al., 2005; Delfour, Marten 2006; Austin, Rogers, 2007; 2012; 2014; Blois-Heulin et al., 2012; Siniscalchi et al., 2012].

Несмотря на существование классических модельных объектов для изучения зрительной латерализации, к настоящему времени это явление обнаружено у многих позвоночных, принадлежащих к различным таксономическим группам [Rogers et al., 2013]. Однако разнообразны не только объекты исследования зрительной латерализации, но и аспекты поведения, в которых проявляется латерализованное функционирование зрительной системы. Существующие исследования латерализации охватывают разнообразные функции. Способность к различению объектов является одним из классических, часто упоминаемых в литературе примеров проявления зрительной латерализации. Была исследована способность цыплят домашней курицы, *Gallus gallus domesticus*, различать рассыпанные по горизонтальной поверхности зёрна, перемешанные с камешками сходного цвета и размера [Mench, Andrew, 1986; Rogers, Anson, 1979; Rogers, 1997]. В разных вариантах эксперимента цыплятам позволяли использовать оба глаза (бинокулярное тестирование), только левый или только правый глаз — один глаз закрывали непрозрачным колпачком (монокулярное тестирование). Цыплята, использующие оба глаза или только правый глаз, преимущественно клевали зёрна, тогда как при использовании только левого глаза цыплята клевали зёрна и камешки с одинаковой частотой [Mench, Andrew, 1986; Rogers, 1997]. Такие результаты демонстриру-

ют доминирующую роль левого полушария в процессе различения пищевых объектов. Подтверждением такому заключению служат результаты более ранних исследований, в которых цыплятам в одно из полушарий вводили вещество, временно блокирующее его работу. «Выключение» левого полушария приводило к неспособности цыплят отличать зёрна от камешков, а «выключение» правого полушария не препятствовало успешному распознаванию пищевых объектов [Rogers, Anson, 1979]. Согласованность результатов монокулярного тестирования и исследования с применением химической блокировки работы одного полушария подтверждают, что при поступлении зрительной информации о стимуле только в одно полушарие именно это полушарие принимает основное участие в её обработке [Rogers, 2002]. Другое исследование демонстрирует, что латерализация при восприятии пищевых объектов проявляется у цыплят не только при монокулярном тестировании или блокировке одного полушария, но и в более естественной ситуации. Было показано, что свободно перемещающиеся цыплята при поиске пищи преимущественно замечают и склёвывают зёрна, находящиеся в поле зрения их правого глаза [Andrew et., 2000].

1.1.2. Адаптивное значение и возможные причины возникновения зрительных латерализаций

Результаты многочисленных исследований зрительной латерализации у различных видов позвоночных указывают на то, что животные с латеральным расположением глаз по-разному воспринимают части окружающего пространства, находящиеся в полях зрения левого и правого глаз [Vallortigara, Rogers, 2005; Bisazza, Brown 2011]. В связи с принципиальными различиями в способе обработки зрительной информации, поступающей в левое и правое полушарие [Rogers, 2002; Rogers et al., 2013], широко применяются термины «система „левый глаз — правое полушарие“» и «система „правый глаз — левое полушарие“» [Nagy et al., 2010; Jennings, 2012; Templeton et al., 2014]. К примеру, было показано, что система «правый глаз — левое полушарие» у зебровых амадин, *Taeniopygia guttata*, отвечает за распознавание и выбор наиболее ярко окрашенных половых партнёров [Templeton et al., 2014].

Адаптивное значение латерализованного восприятия мира, причины возникновения специализации функций левого и правого полушарий мозга остаются ключевыми вопросами в исследованиях поведенческой латерализации. Асимметрия сенсорного восприятия, по всей вероятности, может иметь свои недостатки. Низкая восприимчи-

вость к определённым стимулам с «не предпочитаемой» стороны (стороны, противоположной той, информация с которой поступает в полушарие, специализирующееся на обработке информации о данном стимуле) потенциально может снижать успех выживания особи. Например, менее выраженная реакция избегания опасности при приближении хищника с определённой стороны у большинства особей вида предположительно может делать поведение жертвы предсказуемым для хищника [Vallortigara, Rogers, 2005; Vallortigara et al., 2011]. Однако широкая распространённость сильно выраженной сенсорной латерализации в различных группах позвоночных указывает на то, что преимущества латерализации перевешивают её потенциальные недостатки [Rogers, 2002]. Существует несколько гипотез, объясняющих выгоды латерализации. Предполагается, что латерализация повышает «ёмкость» мозга, так как специализация одного полушария на осуществлении определённой функции оставляет второе полушарие «свободным» для выполнения других функций [Levy, 1977]. Отсутствие полного дублирования функций в двух полушариях позволяет «экономить» нервную ткань и ведёт к большей компактизации мозга [Levy, 1977; Vallortigara et al., 2011]. Согласно другой гипотезе, у животных с латеральным расположением глаз доминирование одного из полушарий позволяет избежать одновременного инициирования несовместимых поведенческих реакций на стимулы, видимые левым и правым глазом [Andrew, 1991].

Наиболее исследованной гипотезой о преимуществах, связанных с латерализацией, является гипотеза о параллельном процессинге (англ. parallel processing). Согласно данной гипотезе, латерализация обеспечивает возможность параллельной обработки информации о разных стимулах в двух полушариях и, следовательно, способствует одновременному осуществлению мозгом нескольких функций [Rogers, 2000; 2002]. Известно, что животное способно одновременно фокусировать внимание только на ограниченном числе задач [Dukas, 2004]. В большинстве исследований, посвящённых ограниченному вниманию (limited attention hypothesis), рассматривается «компромисс» (trade-off) между питанием и бдительностью. Известно, что пищевое поведение «отнимает» внимание животного от контроля за собственной безопасностью. К примеру, было доказано, что во время питания живой добычей (*Daphnia spp.*) гуппи, *Poecilia reticulata*, становятся более уязвимыми для хищников при увеличении плотности добычи и повышении внимания, уделяемого пищедобывательному поведению [Dadda, Bisazza, 2006a]. Влияние латерализации на одновременный контроль за двумя процессами — питанием и бдительно-

стью — было изучено на примере цыплят домашней курицы. В эксперименте две группы особей (с сильной и слабой выраженностью латерализации мозга) были протестированы на способность распознавать пищевые объекты среди непищевых и одновременно реагировать на приближающегося хищника (модель хищной птицы). Было обнаружено, что сильно латерализованные цыплята лучше справлялись с обеими задачами — быстрее распознавали пищу и проявляли более выраженную реакцию на хищника, чем цыплята со слабой латерализацией [Rogers et al., 2004]. Сходные различия между слабо и сильно латерализованными особями были показаны и для других видов птиц [Güntürkün et al., 2000; Magat, Brown, 2009].

Гипотеза о связи между латерализацией и способностью к параллельному процессингу была подтверждена и на костных рыбах. Искусственно выведенные линии латерализованных и нелатерализованных особей у представителя семейства пецилиевых рыб, *Girardinus falcatus*, были исследованы во время питания живыми креветками [Dadda, Bisazza, 2006a]. В обычных условиях особи обеих линий одинаково успешно ловили добычу. Однако если в аквариуме присутствовал живой хищник и тестируемым рыбам было необходимо одновременно следить за хищником и питаться, латерализованные особи вдвое быстрее ловили добычу. Подробный анализ поведения рыб показал, что латерализованные особи преимущественно наблюдали за хищником одним глазом, а смотрели на добычу — другим, тогда как нелатерализованные особи попеременно использовали оба глаза для осматривания обоих стимулов [Dadda, Bisazza, 2006a]. В другом исследовании было проведено сравнение скорости схватывания добычи у латерализованных и нелатерализованных самок гирардинуса [Dadda, Bisazza, 2006b]. В первой версии эксперимента в аквариуме находились только самки и различий между латерализованными и нелатерализованными особями выявлено не было. Во второй версии эксперимента в аквариум помещали также и самцов, поэтому самки во время питания были вынуждены избегать самцов, проявляющих попытки к спариванию. В таком случае латерализованные самки ловили добычу эффективнее, чем нелатерализованные [Dadda, Bisazza, 2006b]. У *G. falcatus* также была выявлена любопытная закономерность: особи, которые в эксперименте осматривали хищника преимущественно правым глазом, в другом тесте предпочитали смотреть на конспецифика левым глазом, и наоборот [Dadda et al., 2012]. Таким образом, у рыб наблюдали «комплементарное» разделение ролей между системой «левый глаз — правое полушарие» и системой «правый глаз — левое полушарие». Такая комплементарность функциональных асимметрий

может иметь адаптивное значение для рыб, перемещающихся небольшими стаями, — держа конспецификов в поле зрения одного из глаз, рыба может другим глазом контролировать окружающее пространство с «незащищённой» конспецификами стороны на предмет приближения хищника [Dadda et al., 2012].

Приведённые выше примеры свидетельствуют о том, что в целом латерализованные животные эффективнее справляются с выполнением нескольких задач одновременно. В недавнем исследовании сходная тенденция была отчасти подтверждена и на человеке. Было выявлено, что с одновременной реализацией двух функций успешнее справляются люди, у которых эти функции латерализованы и выполняются разными полушариями [Lust et al., 2011]. Как и у костных рыб [Dadda, Bisazza, 2006a;b], у людей различия между латерализованными и нелатерализованными индивидуумами обычно не выражены при одномоментном осуществлении только одной функции [Lust et al., 2011]. В некоторых случаях, однако, преимущества латерализации могут проявляться и в активности, связанной с выполнением одной определённой задачи. Так, сильно латерализованные цыплята домашней курицы решают логические задачи успешнее, чем слабо латерализованные [Regolin et al., 2013]. В начале исследования цыплятам демонстрировали пары изображений (AB, BC, CD, DE) и обучали различать, какое изображение в паре крупнее. При этом размеры всех изображений соотносились в иерархическом порядке ($A > B > C > D > E$). После успешного обучения цыплятам демонстрировали незнакомую комбинацию изображений (BD). Цыплята с сильно выраженной латерализацией успешнее справлялись с распознаванием относительных размеров стимулов в незнакомой комбинации, чем цыплята со слабой латерализацией [Regolin et al., 2013]. Сходные тенденции были обнаружены и у костных рыб. Латерализованные гирардинусы лучше запоминают пространственные ориентиры [Sovrano et al., 2005] и чаще занимают выгодную центральную позицию в стае [Bisazza, Dadda, 2005], чем нелатерализованные. У обыкновенного шайнера, *Cymatogaster aggregata*, выявлена положительная корреляция между выраженностью латерализации и скоростью реакции избегания хищника [Dadda et al., 2010].

Сенсорная латерализация может проявляться на двух разных уровнях: индивидуальном (у конкретной особи) и популяционном [Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005]. В случае латерализации на популяционном уровне большинство особей популяции имеют одинаковую направленность асимметричного восприятия определённого типа стимулов. Популяционная латерализация, наряду с индивиду-

альной, характерна для большинства исследованных в этом аспекте видов позвоночных [MacNeilage et al., 2009]. Повышенная эффективность работы мозга может объяснять возникновение латерализации на индивидуальном уровне, однако причины возникновения популяционных трендов в латерализованном восприятии остаются неизвестными [Bisazza, Brown 2011; MacNeilage et al., 2009]. В современных исследованиях широко принимается и разрабатывается гипотеза о популяционной латерализации как эволюционно стабильной стратегии (*англ.* evolutionarily stable strategy). Ещё в 1989 г. Лесли Роджерс было выдвинуто предположение о том, что единообразии направленности латерализации между особями может возникать вследствие необходимости координировать поведение во время социальных взаимодействий [Rogers, 1989]. Более десяти лет спустя с помощью математического моделирования было показано, что в контексте взаимоотношений «хищник — жертва» популяции с неравным соотношением особей с левосторонней и правосторонней латерализацией по какому-либо признаку могут быть эволюционно стабильны при условии группового образа жизни жертвы [Ghirlanda, Vallortigara, 2004]. Дальнейшее исследование данной модели показало, что даже без учёта взаимоотношений «хищник — жертва» преобладание единой направленности латерализации в популяции может являться эволюционно стабильной стратегией исключительно в контексте социальных взаимоотношений при условии, что для вида характерно преобладание синэргетических (кооперативных) взаимодействий над антагонистическими [Ghirlanda et al., 2009]. Согласно гипотезе эволюционно стабильной стратегии [Ghirlanda, Vallortigara, 2004; Ghirlanda et al., 2009], латерализация на популяционном уровне должна проявляться наиболее выражено во время социальных взаимодействий между особями и у высоко социальных видов животных [Vallortigara, Rogers, 2005; Rosa-Salva et al., 2012]. Некоторые эмпирические данные свидетельствуют о правомерности данной гипотезы. Исследование 16 видов костных рыб показало, что у стайных видов поведенческая латерализация в большинстве случаев проявляется на популяционном уровне, тогда как у одиночных рыб латерализация чаще всего выражена только на индивидуальном уровне [Bisazza et al., 2000]. Среди беспозвоночных латерализация обнаружена у социальных, но не у одиночных видов пчёл [Anfora et al., 2010]. Очевидно, что связь между социальностью и проявлением латерализации требует дальнейшего детального изучения. В целом можно отметить, что в контексте гипотезы эволюционно стабильной стратегии [Ghirlanda, Vallortigara, 2004; Ghirlanda et al., 2009] исследования проявления ла-

терализации в социальном поведении животных приобрели особенную актуальность и в настоящее время социальная латерализация является одной из наиболее активно разрабатываемых тем исследований в области латерализации [Rosa-Salva et al., 2012].

1.1.3. Методы исследования зрительных латерализаций

Методы, используемые в исследованиях зрительных латерализаций, достаточно разнообразны, и далее будут рассмотрены лишь наиболее распространённые из них. Первые исследования в данной области обычно включали использование инвазивных методик. К примеру, в большинстве ранних работ по зрительной латерализации у цыплят домашней курицы работу одного из полушарий мозга цыплёнка временно блокировали или замедляли путём инъекции определённых химических веществ, к примеру глутамата натрия или циклогексиимида [Howard et al., 1980; Rogers, Anson, 1979]. Последующее тестирование восприятия цыплятами различных зрительных стимулов позволяло определить роли каждого из полушарий в обработке зрительной информации [Rogers, Anson, 1979]. Ряд ранних исследований зрительной латерализации у приматов был проведён на макаках-резус, *Macaca mulatta*, с разделёнными хирургическим путём полушариями [Hamilton, 1983; Hamilton, Vermeine, 1988]. При восприятии зрительных стимулов у таких животных не происходило обмена информацией между полушариями через мозолистое тело, что позволяло точно судить об участии каждого из полушарий в осуществлении различных аспектов обработки зрительной информации.

На более поздних этапах изучения зрительной латерализации, когда стали лучше известны морфологические и физиологические механизмы латерализации, стало ясно, что в большинстве случаев нет необходимости в использовании инвазивных методик для оценки участия левого и правого полушарий в обработке зрительной информации [Rogers, 2002]. Широкое распространение получил метод монокулярного тестирования, когда один из глаз животного закрывали непрозрачным колпачком [Mench, Andrew, 1986; Vallortigara, 1992; Rogers, 1997; Vallortigara et al., 2001; Deng, Rogers, 2002; Daisley et al., 2009]. Значительная часть современных представлений о зрительной латерализации основана на экспериментальных работах на цыплятах, в которых птиц тестировали монокулярно на способность к выполнению разного рода заданий, основанных на зрительном восприятии информации. Обычно эксперимент выполнялся в трёх вариантах: с закрытым левым глазом, с закрытым правым глазом и бинокулярно (оба глаза открыты). Сравнение успешности выполнения задания в

трёх вариантах эксперимента позволяло определить роль систем «левый глаз — правое полушарие» и «правый глаз — левое полушарие» в восприятии предъявляемых стимулов. В большинстве исследований уровень успешности выполнения задания при открытом «доминирующем» глазе (преимущественно участвующем в восприятии определённого типа информации) соответствовал уровню успешности при бинокулярном тестировании [Vallortigara, 1992; Rogers, 1997]. Метод монокулярного тестирования применялся также в исследованиях на других позвоночных. С использованием этого метода была исследована зрительная латерализация у атлантических афалин, *Tursiops truncatus* [von Fersen et al., 2000; Kilian et al., 2000; 2005; Delfour, Marten, 2006]. Содержащихся в неволе дельфинов обучали распознаванию изображений определённой формы, числа или последовательности. Затем животных тестировали на способность различать данные стимулы с закрытым левым или правым глазом. Сопоставление результатов тестов позволяло определить, какое из полушарий преимущественно отвечает за восприятие различных характеристик зрительных стимулов.

В современных исследованиях для оценки зрительной латерализации часто проводят анализ асимметричного использования животными латеральных полей зрения. В экспериментальных работах исследуют реакцию животного на идентичный стимул, предъявляемый с левой и с правой стороны [Lippolis et al., 2005]. Сравнение скорости и выраженности реакции животного при восприятии стимула, появляющегося в поле зрения левого и правого глаз, позволяет сделать вывод о доминировании одного из полушарий в анализе информации о данном зрительном стимуле. Альтернативным способом оценки латерализации является выявление предпочтений в использовании полей зрения левого и правого глаз при осматривании животным определённых стимулов. К примеру, в экспериментальных исследованиях зрительной латерализации у рыб анализируют длительность осматривания предъявляемого стимула левым и правым глазом [Sovrano et al., 1999; De Santi et al., 2002; Sovrano, Andrew, 2006]. В работах по изучению межполушарной латерализации у млекопитающих оценивают, в поле зрения какого из глаз исследуемая особь предпочитает держать осматриваемый объект [Rogers, 1994; Hook-Costigan, Rogers, 1998; Austin, Rogers, 2014; Quaresmini et al., 2014]. Преимущество этого способа оценки латерализации заключается в том, что он позволяет исследовать латерализацию на интактных животных. Кроме того, данный метод позволяет оценить латерализацию не только в экспериментальных условиях с искусственным предъявлением опре-

делённого зрительного стимула, но и без активного вмешательства исследователя, например при наблюдении за повседневным поведением животных. Оценка латерализации в естественном поведении животных приобретает всё большую актуальность в современных работах, так как позволяет определить значение латерализации для жизни особи [Ventolini et al., 2005]. Стресс, связанный с манипуляциями, производимыми человеком над тестируемым животным, как и характеристики условий содержания животных в неволе могут воздействовать на проявление латерализованного поведения [Чуян, Горная, 2010; Brown et al., 2004; Hopkins, 2006; Rogers, 2010; Bibost et al., 2013]. В связи с этим важное значение имеют исследования латерализации в поведении животных в природе. Многочисленные примеры демонстрируют, что в природе позвоночные животные проявляют асимметричные поведенческие реакции при восприятии зрительной информации. К примеру, у ходулочника, *Himantopus himantopus* [Ventolini et al., 2005], и смеющейся кукабары, *Dacelo novaeguineae* [Rogers, 2002], выявлено предпочтение использовать один из глаз при поиске пищи. У диких полосатых дельфинов, *Stenella coeruleoalba*, описано предпочтение осматривать одним из глаз различные предметы, предъявляемые животным исследователями с лодки. Причём характеристики предъявляемого предмета определяли выраженность латерализации при осматривании его дельфинами [Siniscalchi et al., 2012].

Смена основных методов оценки зрительных латерализаций в ходе развития этой области отражает изменения в отношении научного мира к латерализации поведения в целом. Если к первым свидетельствам латерализованного поведения животных относились как к своего рода лабораторному трюку, в котором с помощью определённых манипуляций животное асимметрично реагировало на искусственные стимулы, то на настоящий момент стало очевидно, что латерализация является неотъемлемой характеристикой многих аспектов поведения животных в естественной среде и должна рассматриваться с точки зрения биологии поведения [Ventolini et al., 2005].

1.2. Латерализации социального поведения у позвоночных животных

Под латерализацией социального поведения (социальной латерализацией) понимают асимметричное восприятие особей своего вида. Латерализация разнообразных аспектов социального поведения исследована у многих видов позвоночных животных [Rosa-Salva

et al., 2012]. Исследования на беспозвоночных не так многочисленны, однако их количество постоянно растёт. Показано, к примеру, что при передаче коммуникативных сигналов рыжие лесные муравьи, *Formica rufa*, преимущественно используют правую антенну [Frasnelli et al., 2012]. В данном разделе представлены основные исследования в области зрительной и слуховой социальной латерализации у представителей разных групп позвоночных. Латерализация материнско-детских взаимоотношений рассмотрена отдельно в п. 1.3.

Механизмы, обуславливающие возникновение зрительной латерализации, были рассмотрены в п. 1.1.1. Предметом исследований социальной латерализации часто становится также асимметричное слуховое восприятие и воспроизведение конспецифичных сигналов. Проявление слуховой латерализации в поведении животных обычно оценивают по тому, каким ухом животное поворачивается к источнику звука [Ocklenburg et al., 2013]. Предпочтение левого или правого уха отражает доминирующую роль противоположного полушария в обработке сигнала, так как в каждое из полушарий информация поступает преимущественно от контралатерального уха [Hauser, Andersson, 1994; Tervaniemi, Hugdahl, 2003].

1.2.1. Социальные латерализации у костных рыб

Для изучения латерализации стайного поведения рыб в большинстве исследований используется «зеркальный тест». Тестируемую особь помещают в аквариум с одной или несколькими зеркальными стенками, а затем регистрируют время, в течение которого рыба осматривает собственное отражение в зеркале левым и правым глазом. Предполагается, что собственное отражение в зеркале воспринимается рыбой как другая особь своего вида (конспецифик), а в случае стайных рыб — как потенциальный партнёр для образования стаи [Sovrano et al., 1999; Sovrano, Andrew, 2006]. Такое предположение подтверждает тот факт, что при предоставлении малькам гуппи, *Poecilia reticulata*, выбора между зеркальным отражением и «реальным» конспецификом рыбы с равной вероятностью приближаются к обоим стимулам [Miletto-Petrazzini et al., 2012]. Кроме того, мальки брахиданио-перои, *Brachydanio rerio*, и ротана, *Perccottus glenii*, проявляют одинаковую латерализацию при осматривании собственного отражения в зеркале и живых особей своего вида [Sovrano, Andrew, 2006; Karenina et al., 2013]. У ротана также обнаружено предпочтение использовать левый глаз для осматривания фотографий конспецификов [Karenina et al., 2013]. Асимметричная реакция на зеркало была выявлена у девяти видов костистых рыб (*Gambusia holbrooki*,

Xenotoca eiseni, *Pterophyllum scalare*, *Xenopoeilus sarasinorum*, *Trichogaster trichopterus*, *Brachydanio rerio*, *Gnathonemus petersi*, *Phoxinus phoxinus*, *Girardinus falcatus*), принадлежащих к пяти разным отрядам. Проявление латерализованного восприятия собственного зеркального отражения зависит от образа жизни: молодь и взрослые самки, ведущие стайный образ жизни, в большинстве своём осматривают отражение преимущественно левым глазом, тогда как самцы, живущие одиночно, не проявляют популяционной латерализации [Sovrano et al., 1999; Sovrano et al., 2001]. Интересно, что у видов рыб, у которых и самцы, и самки ведут стайный образ жизни, предпочтительнее осматривать отражение левым глазом было обнаружено у особей обоих полов [De Santi et al., 2002].

Изучение поведения гамбузии, *G. holbrooki*, в присутствии хищника [Bisazza et al., 1999] также указывает на более эффективное восприятие социального окружения левым глазом. Тестовый аппарат представлял собой аквариум, разделённый прозрачной перегородкой на две части. В одной из частей находилась тестируемая особь с расположенным слева или справа от неё зеркалом, а в другую помещали хищника — ушастого окуня, *Centrarchus macropterus*. Приближение к потенциально опасному объекту группой является важной частью поведения рыб, направленного на своевременное избегание хищника. Было обнаружено, что тестируемые рыбы значительно ближе подплывали к хищнику, если особь своего вида (зеркальное отражение) находилась в поле зрения левого глаза [Bisazza et al., 1999]. У меланотений, *Melanotaenia duboulayi*, была выявлена связь между латерализованной реакцией на зеркало и когнитивными способностями. Особи, предпочитающие осматривать собственное зеркальное отражение левым глазом, быстрее обучались реагировать на условный стимул, чем особи, имевшие предпочтение осматривать отражение правым глазом [Bibost, Brown, 2014].

По результатам исследований с использованием зеркального теста было сделано заключение, что у большинства стайных рыб за восприятие социальных партнёров для образования стаи (shoal mates) отвечает система «левый глаз — правое полушарие» [Rosa-Salva et al., 2012]. Однако важно отметить, что такая латерализация не универсальна, так как не у всех видов рыб, ведущих стайный образ жизни, наблюдается латерализованная реакция на конспецифика. К примеру, у гирардинуса, *G. falcatus*, и плотвы, *Rutilus rutilus*, не обнаружено однонаправленной популяционной латерализации при осматривании собственного зеркального отражения [Извеков и др., 2010; Dadda et al., 2012].

Латерализация агонистического поведения рыб была исследована у гамбузии, *Gambusia holbrooki*, краснохвостой ксенотоки, *X. eiseni*, и сиамского петушка, *Betta splendens*. Перед агрессивными выпадами самцы всех трёх видов предпочитали держать противника в поле зрения правого глаза [Bisazza, De Santi, 2003]. Такое предпочтение было обнаружено как при агрессивных реакциях рыб на собственное зеркальное отражение, так и при осматривании живого самца своего вида. Направленность латерализации при агрессивных взаимодействиях рыб противоположна таковой у исследованных в данном аспекте других позвоночных: амфибий, птиц и млекопитающих [Rosa-Salva et al., 2012]. Авторы работы связывают такое различие с тем, что выявленная латерализация обусловлена в первую очередь не восприятием особи своего вида, а инициацией реакции приближения к объекту (approach response) — функцией левого полушария рыб [Bisazza, De Santi, 2003].

В то же время у самцов пяти других видов рыб (*Betta imbellis*, *B. smaragdina*, *Macropodus opercularis*, *Pseudosphromenus dayi* и *Trichogaster trichopterus*) не обнаружено популяционной зрительной латерализации при проявлении агрессии по отношению к собственному зеркальному отражению. У этих видов приблизительно равное число особей предпочитали использовать левый и правый глаз при осматривании «противника» в зеркале [Cantalupo et al., 1996; Clotfelter, Kuperberg, 2007; Takeuchi et al., 2010].

1.2.2. Социальные латерализации у амфибий

Зрительная латерализация при восприятии социального объекта была исследована у головастиков нескольких видов бесхвостых амфибий (*Bufo bufo*, *B. viridis*, *Rana temporaria*, *R. esculenta*, *Bombina variegata*), ведущих стайный образ жизни [Bisazza et al., 2002]. Оказавшись посередине между двумя зеркалами, головастики всех исследованных видов предпочитают приближаться к зеркальной стенке, находящейся в поле зрения левого глаза. Предпочтение использовать левый глаз у головастиков проявляется также при осматривании живых особей своего вида [Dadda et al., 2003].

Социальная латерализация у взрослых особей бесхвостых амфибий была исследована на примере агрессивных взаимодействий. Наблюдения за группами жаб (*B. marinus* и *B. bufo*) во время охоты на живых насекомых в ограниченном экспериментальном пространстве показали, что удары языком по направлению к особи своего вида происходили преимущественно тогда, когда противник находился слева от нападающего [Vallortigara et al., 1998]. Анализ поведения амфибий

показал, что наблюдаемые удары языком были именно проявлением агрессии, а не ошибочными бросками на добычу. Агрессивные удары отличались от пищедобывательных прежде всего тем, что производились из угрожающей позы, при которой животное приподнималось на передних конечностях. К тому же после броска на добычу, вне зависимости от его успешности, жабы совершают видимое глотательное движение, тогда как после агрессивной реакции подобный рефлекс не возникал. Латерализованное агрессивное поведение у жаб проявлялось как на индивидуальном, так и на популяционном уровне: большинство особей имели левостороннее предпочтение. Кроме того, у обоих видов удары в сторону конспецификов, находившихся в левом латеральном поле зрения, были наиболее точными и чаще всего приходились на глаз противника — такой удар у жаб служит наиболее ярким проявлением агрессии. В более позднем исследовании в сходных экспериментальных условиях левосторонняя склонность в агрессивных выпадах в сторону конспецифика была обнаружена также у австралийской зелёной квакши, *Litoria caerulea* [Robins, Rogers, 2006].

У амфибий существует слуховая латерализация при восприятии акустических сигналов, исходящих от особей своего вида [Fang et al., 2014]. Была исследована реакция самок музыкальной лягушки Эмей, *Babina (Rana) daunchina*, на проигрывание брачных сигналов самцов, причём источник звука находился либо справа, либо слева от самки. Результаты электроэнцефалограммы самок показали, что левая часть среднего мозга играет доминирующую роль в обработке коммуникативных сигналов [Fang et al., 2014].

1.2.3. Социальные латерализации у рептилий

У самцов двух видов ящериц рода *Anolis carolinensis* и *A. sagrei* обнаружена латерализация агонистического поведения [Deckel, 1995]. Самцы рода *Anolis* проявляют демонстрационное поведение и прямую агрессию при встрече с другими самцами, включающие покачивание головой в сторону соперника, раздувание ярко окрашенного горлового мешка и броски в сторону противника. Использование левого или правого глаза определялось исследователями по положению тела или головы ящерицы относительно соперника. Глаза у ящериц рода *Anolis* расположены латерально, к тому же бинокулярному зрению препятствует форма головы — поля зрения левого и правого глаз частично изолированы друг от друга вытянутой мордой [Deckel, 1995]. Было выявлено предпочтение осматривать противника левым глазом при различных проявлениях агонистического поведения. Более того, во время агрессивных взаимодействий животные не только

использовали левый глаз значительно чаще правого, но и демонстрировали наиболее ярко выраженную угрожающую окраску именно при обозревании соперника левым глазом [Deckel, 1995]. Сходные результаты были получены при изучении другого вида ящериц — украшенного урзауруса, *Urosaurus ornatus*. Во время демонстрационного поведения самцы этого вида предпочитали поворачиваться к противнику левой стороной и проявляли демонстрации наиболее интенсивно, когда другой самец находился в поле зрения левого глаза. К тому же самцы проявляли агрессивные демонстрации дольше, если противник находился с левой стороны [Hews, Worthington, 2001].

У полосатой заборной игуаны, *Sceloporus virgatus*, было исследовано агрессивное поведение самок по отношению к самцам. При наблюдении за поведением этого вида в естественных условиях было обнаружено, что во время агонистических взаимодействий самки предпочитали осматривать самцов левым глазом. Более того, агрессивные выпады самок происходили значительно чаще, когда самец оказывался в поле зрения левого глаза самки [Hews et al., 2004].

1.2.4. Социальные латерализации у птиц

Проблеме социальной латерализации у птиц, и в особенности у цыплят домашней курицы, *G. g. domesticus*, посвящено множество исследований. Именно на примере птиц было доказано, что латерализация играет значительную роль в различных аспектах внутривидовых взаимодействий [Daisley et al., 2009]. В одном из первых исследований социальной латерализации у птиц [Rogers, Workman, 1989] было проведено сравнение социальной структуры в группах цыплят домашней курицы с разным уровнем выраженности латерализации мозга. Было обнаружено, что для искусственно созданных в целях эксперимента групп цыплят с сильно выраженной латерализацией характерна более стабильная во времени иерархия, чем для групп слабо латерализованных цыплят [Rogers, Workman, 1989]. Значение зрительной латерализации в социальном поведении также демонстрирует эксперимент, в котором цыплятам предоставляли выбор между знакомой и незнакомой особью. При монокулярном тестировании (один глаз закрыт колпачком) цыплята с открытым левым глазом предпочитали приближаться к особям, с которыми содержались вместе с момента вылупления. В то же время цыплята с открытым правым глазом были неспособны различать знакомых и незнакомых конспецификов [Deng, Rogers, 2002; Daisley et al., 2009]. Тестирование тех же особей в более старшем возрасте показало, что в процессе взросления цыплята приобретают способность различать знакомых

особей и правым глазом, однако для этого требуется длительный социальный опыт, тогда как для запоминания внешнего вида знакомых особей левым глазом достаточно зрительного запечатления в первые дни жизни [Deng, Rogers, 2002].

На цыплятах также исследована латерализация агрессивного поведения. В эксперименте с подсаживанием двух незнакомых друг другу особей цыпленка демонстрировали предпочтение держать конспецифика в левом латеральном поле зрения перед проявлением агрессии (клевком). При монокулярном тестировании частота агрессивных реакций на незнакомую особь своего вида была выше, если у цыпленка был открыт левый глаз [Vallortigara, 1992; Vallortigara et al., 2001]. К тому же было показано, что инъекция, блокирующая работу правого полушария, ведёт к понижению нормального уровня агрессивного поведения, тогда как блокирование левого полушария не приводит к такому эффекту [Rogers, 1997]. Сходная реакция на «блокировку» одного из полушарий наблюдалась и при копулятивном поведении цыплят, спровоцированном инъекцией тестостерона. В отличие от цыплят с заблокированным левым полушарием, цыплята с заблокированным правым полушарием не проявляют копулятивного поведения в ответ на зрительный стимул, имитирующий полового партнёра. В целом результаты исследований свидетельствуют о доминирующей роли правого полушария в контроле социального поведения у данного вида.

В природе была исследована латерализация брачного поведения ходулочника, *Himantopus himantopus* [Ventolini et al., 2005]. Во время ухаживания самка ходулочника принимает характерную позу, опуская голову и держа клюв параллельно земле. Самец в это время подходит к самке то с одной, то с другой стороны, останавливаясь чтобы выполнить одну из последовательностей ритуального танца: опускает клюв в воду и покачивает им, или чистит клювом оперение на груди и крыльях. Регистрировали частоту таких поведенческих проявлений у самцов и их продолжительность с левой и с правой стороны от самки. Было обнаружено, что самцы достоверно чаще выполняют элемент брачного танца с опусканием клюва в воду, когда самка находится в их левом поле зрения. В совокупности, самцы держали самку в поле зрения левого глаза большую часть времени, потраченного на ухаживание [Ventolini et al., 2005].

Латерализация брачного поведения была также изучена у самцов зебровой амадины, *T. guttata*. Самцам с искусственно закрытым левым или правым глазом демонстрировали самок своего вида, при этом самцы, которые могли видеть самку правым глазом, более ин-

тенсивно проявляли ухаживание, чем самцы, которые видели самку левым глазом [Templeton et al., 2014]. Также было выявлено влияние асимметричного зрительного восприятия на способность оценивать «качество» полового партнёра — способность, которая определяет репродуктивный успех особи. При выборе самки самцы зебровой амадины отдают предпочтение особям с рыжей окраской клюва. Самцы с открытым правым глазом, как и самцы с двумя открытыми глазами, предпочитали ухаживать за самками с рыжим клювом, тогда как самцы с открытым левым глазом с равной вероятностью ухаживали за самками с серым и рыжим клювом [Templeton et al., 2014]. В другом исследовании было обнаружено влияние монокулярного зрительного восприятия партнёра на акустическое поведение певчих птиц. Песни самцов зебровой амадины, которые могли видеть самку правым глазом, были разнообразнее и дольше, чем песни самцов, смотревших на самку левым глазом [George et al., 2006].

Исследование пения канареек, *Serinus canarius*, с лево- и правосторонним повреждением мозга показало, что у этого вида, а возможно и у других певчих птиц, левое полушарие преимущественно отвечает за пение [Nottebohm et al., 1976]. Повреждение вокального центра в левом полушарии вызывает у острохвостой бронзовой амадины, *Lonchura striata*, более значительный негативный эффект на способность к пению, чем аналогичное повреждение в правом полушарии [Okanoу, Watanabe, 1994]. Более того, птицы с повреждённым вокальным центром в левом полушарии значительно дольше обучаются новым вариантам конспецифичной песни, чем особи с повреждением в правом полушарии [Okanoу et al., 2001]. Результаты этого исследования позволили авторам предположить, что у певчих птиц левое полушарие мозга преимущественно отвечает за распознавание песни своего вида. Исследования реакции на восприятие акустических сигналов от особей своего вида указывают, однако, на преимущественное участие правого полушария. Так, при прослушивании конспецифической песни у зебровой амадины, *T. guttata*, происходит более сильная активация правого, а не левого полушария [Poigier et al., 2009; Phan, Vicario, 2010].

1.2.5. Социальные латерализации у млекопитающих

Приматы (Primates). Наиболее изученной с точки зрения социальной латерализации групп млекопитающих являются приматы [Quaresmini et al., 2014]. Результаты исследований на разных видах приматов указывают на доминирующую роль правого полушария в обработке зрительной информации о конспецификах. Способность

узнавать лица знакомых особей была исследована на макаках-резус, *Macaca mulatta*, с разделёнными хирургическим путём полушариями. Было обнаружено, что при направлении зрительного образа в правое полушарие процесс различения знакомых и незнакомых лиц происходил успешнее и быстрее, чем при восприятии стимула левым полушарием [Hamilton, Vermeine, 1988]. В другом исследовании, при предъявлении макакам-резус фотографий лиц конспецификов, было выявлено предпочтение осматривать сначала левую (с точки зрения смотрящего) половину как человеческого лица, так и лица особи своего вида [Guo et al., 2009]. Причём такая латерализация исчезала при демонстрации животным перевёрнутых по горизонтали фотографий. У гелады, *Theropithecus gelada*, было обнаружено предпочтение чаще и интенсивнее проявлять агрессию по отношению к особям своего вида, видимым в левой части периферического поля зрения, чем к конспецификам, видимым в правой [Casperd, Dunbar, 1996].

Отдельное направление исследований в области латерализованного поведения приматов посвящено изучению восприятия и проявления эмоций [Fernández-Carriba et al., 2002; Quaresmini et al., 2014]. В одном из исследований шимпанзе, содержащимся в неволе и имевшим регулярные контакты с людьми, демонстрировали изображения человеческого лица, составленные из левой и правой половин лиц, выражающих разные эмоции. После того как шимпанзе обучали различать половину лица, выражающую радость, было исследовано влияние расположения разных половин лиц на успешность выполнения задания. Оказалось, что шимпанзе лучше распознавали радость, когда «радостная» половина лица была левой с точки зрения тестируемого животного [Morris, Hopkins, 1993]. Авторы сделали заключение о том, что выявленная латерализация является проявлением специализации правого полушария мозга на распознавании эмоций.

Для нескольких видов приматов показана асимметрия эмоциональных выражений лица. К примеру, у шимпанзе, *Pan troglodytes*, различные эмоции более интенсивно проявляются в мимике левой половины лица [Fernández-Carriba et al., 2002]. Павианы анубисы, *Papio anubis*, более широко раскрывают левую половину рта, издавая агонистические акустические сигналы [Wallez, Vauclair, 2011]. У макак-резус левая половина лица быстрее и более экспрессивно отражает эмоции. Так как мускулатуру левой половины лица контролирует преимущественно правое полушарие и наоборот, выявленные латерализации в мимическом выражении эмоций являются отражением функциональной асимметрии мозга [Hauser, 1993].

У шимпанзе и западных равнинных горилл, *Gorilla gorilla gorilla*, было выявлено предпочтение держать других особей группы с левой стороны от себя при осуществлении каких-либо действий передними конечностями [Quaresmini et al., 2014]. Так как манипулятивная деятельность требует внимания, приматы не могли внимательно наблюдать за конспецификами. В связи с этим авторы считают, что латерализация во взаимном расположении особей при манипулировании имеет важное адаптивное значение. Восприятие конспецификов преимущественно правым полушарием (получающим информацию из левого зрительного полуполя) может оптимизировать распознавание социально значимой информации: обеспечивать более точное индивидуальное распознавание особей, упрощать правильную оценку эмоций, выражаемых другими особями, и т. д. В то же время при таком асимметричном расположении особей делает левую, более сильно отражающую эмоции половину своего лица видимой для конспецификов, что может способствовать правильному восприятию состояния животного другими особями [Quaresmini et al., 2014].

При исследовании взаимного расположения особей у двух видов мангабеев (*Cercocebus torquatus* и *Lophocebus albigena*) было обнаружено, что к особям с высоким иерархическим статусом другие члены группы приближаются преимущественно слева [Baraud et al., 2009]. Предполагается, что такая поведенческая латерализация также могла возникнуть по причине асимметричного, правополушарного распознавания знакомых особей у приматов. Низкоранговые особи, возможно, предпочитают находиться в левом поле зрения доминирующей особи для того, чтобы с большей вероятностью быть узнаваемыми и избежать агрессивной реакции [Fernández-Carriba et al., 2002].

Помимо асимметричного зрительного восприятия конспецификов, для приматов характерна социальная латерализация, связанная с асимметричным восприятием и производством коммуникативных звуковых сигналов [Ocklenburg et al., 2013]. Исследование метаболической активности мозга показало, что при производстве конспецифичных акустических сигналов у шимпанзе в левом полушарии активизируется область, гомологичная зоне Брока, контролирующей речевые функции у человека [Tagliabata et al., 2008]. С помощью сходной методики было показано, что у макак-резус происходит активация левого полушария при прослушивании вокализаций особей своего вида. В контрольном эксперименте с проигрыванием обезьянам звуковых сигналов другой природы латерализации выявлено не было [Poremba et al., 2004].

Способность различать разные типы звуков, исходящих от конспецификов, у приматов связана с доминированием левого полушария [Ocklenburg et al., 2013]. Японские макаки, *Macaca fuscata*, были обучены различать проигрываемые коммуникативные вокализации и другие звуки, исходящие от конспецификов, но неиспользуемые в коммуникации. В эксперименте животные точнее различали два типа звуковых сигналов, когда они были искусственно направлены в правое ухо, чем когда они были направлены в левое. Такой латерализации не было выявлено в эксперименте, в котором макакам давали задание на различение двух типов звуков другого вида приматов [Petersen et al., 1978; 1984].

Проявление слуховой социальной латерализации в поведении было показано на большой выборке ($n = 80$) диких макак-резус [Hauser, Andersson, 1994]. Значительное большинство исследованных взрослых особей предпочитали поворачиваться правым ухом к источнику конспецифичных вокализаций, тогда как неполовозрелые животные не проявляли такого предпочтения. При прослушивании песен птиц взрослые макаки-резус предпочитали использовать левое ухо. На основании этих результатов авторы исследования сделали вывод о том, что у данного вида приматов левое полушарие (получающее информацию преимущественно из правого уха) доминирует в распознавании характерных для вида звуковых сигналов, причём проявление такого доминирования зависит от стадии онтогенеза и может зависеть от опыта особи. В ряде последующих работ было подтверждено преимущественное участие левого полушария в восприятии вокализаций конспецификов [Hauser et al., 1998; Ghazanfar et al., 2001].

У других исследованных видов приматов не было обнаружено доминирования левого полушария в восприятии конспецифичных акустических сигналов. Зелёные мартышки, *Cercopithecus aethiops*, проявляли предпочтение поворачиваться левым ухом по направлению к проигрываемым вокализациям как знакомых, так и незнакомых особей своего вида. При восприятии вокализаций других видов приматов и искусственных (небиологических) звуков латерализация не проявлялась [Gil-da-Costa, Hauser, 2006]. В отличие от других видов приматов, у маготов, *Macaca sylvanus*, показано отсутствие предпочтения поворачиваться определённым ухом к источнику видоспецифичных звуковых сигналов [Teufel et al., 2007].

Вопросу латерализации восприятия социальной информации у человека посвящены многочисленные исследования. На настоящий момент известно, что у людей восприятие исходящих от конспецификов зрительной информации, звуковых сигналов, запахов и феромо-

нов осуществляется латерализованно [Брагина, Доброхотова, 1981; Леутин, Николаева, 2005; Brancucci et al., 2009]. Исследование, обобщающее практически все известные работы в области социальной латерализации человека, демонстрирует, что в реализации большинства функций, связанных с социальным поведением, преобладающую роль играет правое полушарие [Brancucci et al., 2009]. Тем не менее в некоторых процессах, имеющих социальное значение, может преимущественно участвовать левое полушарие мозга или оба полушария в приблизительно равной степени.

Млекопитающие, не относящиеся к отряду Приматы (Primates). Одним из ярких примеров социальной латерализации у млекопитающих является асимметричное восприятие конспецификов у домашних овец, *Ovis aries*. Для этого вида характерна высокоразвитая способность к зрительному распознаванию социальных партнёров — по фотографии головы конспецифика овцы могут отличать особей своей породы, определять пол особи, индивидуально различать знакомых им особей и узнавать изображения знакомой особи в разном возрасте [Kendrick et al., 1995; 1996; Ferreira et al., 2004]. По отношению к овцам и другим высокосоциальным животным в англоязычной литературе часто применяется термин «лицо», означающий совокупность визуальных черт головы, по которым животные одного вида могут распознавать друг друга индивидуально [Rosa-Salva et al., 2012]. Было показано, что в течение двух лет овца способна запомнить 50 лиц других особей своего вида [Kendrick et al., 2001]. Процессы идентификации знакомых лиц и других многокомпонентных, но несоциальных объектов, у овец принципиально различны, поэтому предполагается, что лицо другой особи воспринимается овцой как социально значимый объект, а не просто как любой другой сложный зрительный образ [Kendrick et al., 1996; Peirce et al., 2000]. Было доказано, что у овец доминирующую роль в узнавании лиц знакомых особей играет правое полушарие мозга [Peirce et al., 2000; Kendrick, 2006]. Овцы успешнее отличали знакомое лицо от незнакомого, если его изображение предъявляли с левой стороны от животного, то есть зрительная информация воспринималась преимущественно левым глазом [Peirce et al., 2000]. Кроме того, при восприятии лиц конспецификов левым глазом овцы лучше определяли эмоции, а именно различали изображения лица одной и той же особи в спокойном состоянии и во время стрессовой ситуации [Kendrick, 2006]. При зрительном восприятии фотографий лиц сородичей активируется правое полушарие, в то время как перевернутые вверх ногами фотографии вызывают симметричную активацию левого и правого полушарий [Broad et al., 2000]. Сходные результаты

были получены в другом исследовании, в котором овцам демонстрировали изображения лиц кон- и гетероспецификов. В отличие от лиц особей своего вида, лица коз не вызывали у овец активацию правого полушария [Da Costa et al., 2004].

Исследование, проведённое в Австралии на одичавших домашних лошадях, *Equus ferus caballus*, показало, что агонистические контакты между особями латерализованы [Austin, Rogers, 2012]. Предпочтение смотреть на голову другой особи как непосредственно перед проявлениями агонистического поведения, так и во время них было выявлено во взаимодействиях между жеребцами, между жеребцами и кобылами и между кобылами. При агонистических контактах между жеребцами латерализация была выражена наиболее сильно в тех случаях, когда контакт заканчивался борьбой, включавшей удары конечностями и укусы [Austin, Rogers, 2012]. Теми же авторами с применением сходной методики наблюдений была исследована латерализация агонистического поведения у лошадей Пржевальского, *Equus ferus przewalskii*. При агонистических взаимодействиях как между членами одной гаремной группы, так и между жеребцами из разных групп лошади предпочитали держать конспецифика в поле зрения левого глаза [Austin, Rogers, 2014]. Латерализация была выражена сильнее у самцов, чем у самок. Согласованность результатов по домашней лошади и лошади Пржевальского, а также отсутствие различий в латерализации агонистического поведения между популяциями домашних лошадей, одичавших 2–5 и 10–20 поколений назад, указывает на то, что выявленная латерализация является проявлением естественного поведения, не связанного с domestikацией [Austin, Rogers, 2012; 2014].

У домашней лошади была также исследована слуховая социальная латерализация [Basile et al., 2009]. При воспроизведении звуков конспецификов регистрировали движение ушей лошадей в направлении источника звука. Было обнаружено, что лошади не проявляют латерализации при восприятии акустических сигналов незнакомых особей, но предпочитают поворачивать правое ухо, когда слышат сигналы знакомого конспецифика, с которым они содержались вместе в течение длительного времени. Такие результаты демонстрируют преимущественную роль левого полушария в обработке акустической информации, исходящей от знакомых особей своего вида [Basile et al., 2009].

У домашних собак, *Canis lupus familiaris*, было исследовано асимметричное восприятие «лиц» конспецификов [Racca et al., 2012]. С помощью высокоскоростной видеокамеры фиксировалось направление взгляда собаки при осматривании фотографий «лиц» собак с различной эмоциональной окраской. При осматривании лиц с агрес-

сивным «выражением» собаки преимущественно направляли взгляд на левую (с точки зрения собаки) половину лица, однако при предъявлении дружелюбных лиц собаки предпочтительно осматривали правую половину изображения. Нейтральные лица не вызывали асимметричного осматривания. Такие результаты указывают на то, что правое полушарие собак преимущественно участвует в восприятии негативных эмоций, а правое — в восприятии позитивных эмоций конспецификов [Racca et al., 2012; Rosa-Salva et al., 2012]. При демонстрации собакам лиц незнакомых людей с разным выражением лица животные преимущественно осматривали левую половину лиц с негативным и нейтральным выражением и не проявляли латерализации при осматривании человеческих лиц с дружелюбным выражением [Guo et al., 2009; Racca et al., 2012]. Предположительно, различия в восприятии собаками лиц конспецификов и людей связаны с затруднениями в зрительном распознавании эмоций на лицах особей другого вида [Racca et al., 2012].

Для собак также характерна асимметрия виляния хвостом при восприятии социального стимула [Quaranta et al., 2007]. Если собака видела незнакомого конспецифика, проявляющего признаки агрессивного поведения, амплитуда махов хвостом в левую сторону была больше, чем в правую. В то же время если собака смотрела на своего хозяина, махи в правую сторону имели большую амплитуду. При дальнейшем исследовании было показано, что асимметрия махов хвостом может влиять на поведение других собак [Siniscalchi et al., 2013]. Собакам демонстрировали видеозаписи незнакомых собак с более выраженными левосторонними и правосторонними махами хвостом. Конспецифик с более выраженными левосторонними махами хвостом вызывал у собак ускорение сердцебиения и проявление беспокойного поведения, тогда как конспецифик с более выраженными правосторонними махами хвостом вызывал более расслабленное и дружелюбное поведение [Siniscalchi et al., 2013]. Таким образом, асимметричное поведение может служить коммуникативным сигналом, отражающим эмоциональное состояние особи своего вида.

На собаках также была исследована слуховая латерализация при восприятии социально значимой информации. Собаки предпочитали поворачиваться правым ухом к источнику видоспецифичных звуковых сигналов, тогда как звуки грозы вызывали преимущественное использование левого уха [Siniscalchi et al., 2008]. Сходным методом была исследована слуховая латерализация у калифорнийских морских львов, *Zalophus californianus*. При восприятии вокализаций конспецификов взрослые морские львы поворачивались правым ухом к

источнику звуков, а неполовозрелые особи не проявляли латерализации [Böye et al., 2005]. Ни взрослые, ни неполовозрелые особи не демонстрировали латерализованной реакции на другие, не конспецифичные сигналы. В целом, результаты исследований указывают на доминирующую роль левого полушария в распознавании видоспецифичных звуковых сигналов у хищных млекопитающих (Carnivora).

Среди млекопитающих латерализация в социальном поведении была также обнаружена у представителя китообразных (Cetacea) — индийских афалин, *Tursiops aduncus* [Sakai et al., 2006]. Анализ подводных видеозаписей поведения афалин в природе показал, что эти животные предпочитают чаще поворачиваться левой стороной тела к особи, с которой вступают в тактильный контакт при помощи грудных плавников. Кроме того, когда инициатор социального контакта держит партнёра в поле зрения левого глаза, взаимодействие длится дольше, чем когда партнёр находится в поле зрения правого глаза. Было показано, что афалины с одинаковой частотой используют оба плавника для перемещения предметов. В связи с этим авторы исследования предположили, что латерализация, наблюдаемая у афалин при тактильных контактах, обусловлена предпочтением держать конспецифика в поле зрения левого глаза, а не моторной асимметрией, выражающейся в предпочтительном использовании левого плавника [Sakai et al., 2006].

1.3. Латерализация материнско-детских взаимоотношений у млекопитающих

Социальная связь между родителем и его потомством встречается в различных таксонах позвоночных животных, однако максимального развития она достигает у птиц и млекопитающих. У большинства птиц о потомстве заботятся оба родителя, тогда как у большинства млекопитающих (более 90% видов) именно материнская забота вносит основной вклад в обеспечение более высокой выживаемости и приспособленности потомков [Kleiman, Malcolm, 1981]. Насколько тесными и продолжительными являются взаимоотношения «мать — детёныш» у млекопитающих, может в значительной степени варьировать в зависимости от социальной структуры вида и других факторов [Крученкова, 2009]. Однако общей для всех млекопитающих ключевой составляющей материнско-детских взаимоотношений является тесный сенсорный контакт между самкой и её потомством, обеспечивающий их пространственную близость и определяющий

различные формы взаимодействий [Sieratzki, Woll, 1996]. У многих видов сенсорный контакт между матерью и детёнышем обеспечивает индивидуальное взаимное распознавание, имеющее важное значение как для выживания детёныша, так и для совокупной приспособленности матери [Крученкова, 2009; Foster et al., 2013].

У млекопитающих сенсорная латерализация проявляется во многих аспектах социальных взаимоотношений взрослых особей [Brancucci et al., 2009; Rosa-Salva et al., 2012], поэтому логично предположить, что латерализованное восприятие социального партнёра может также иметь место во взаимоотношениях между матерью и детёнышем. В действительности известен ряд примеров латерализованного поведения в парах «мать — детёныш», однако роль сенсорного социального восприятия в возникновении таких латерализаций до конца не ясна [Harris, 2010].

1.3.1. Латерализация пространственных взаимоотношений между матерью и ребёнком у человека

Большинство исследований, посвящённых латерализации материнско-детских взаимоотношений, проведено на человеке [Harris, 2010]. Впервые детальное научное описание асимметрии пространственных взаимоотношений между матерью и ребёнком было сделано американским психологом Ли Солком [Salk, 1960]. Оказалось, что большинство исследованных им женщин предпочитали держать своего ребёнка на руках с левой стороны от себя. Впоследствии распространённость этого явления была подтверждена многими исследованиями. Показано, что левостороннее предпочтение в расположении ребёнка существует у матерей в различных культурах и странах [Saling, Cooke, 1984; Harris, 2007a]. Кроме того, левосторонняя латерализация в расположении ребёнка на руках проявляется стабильно и у большинства женщин не зависит от возраста ребёнка [Harris, 2010; Scola et al., 2013]. Латерализация между матерью и ребёнком нашла отражение в искусстве. В объектах изобразительного искусства разных исторических периодов преобладают изображения матери с младенцем на руках, которого она держит с левой стороны от себя [Finger, 1975]. Предпочтение держать ребёнка слева показано не только для матерей, но и для отцов [Harris et al., 2007b; Scola, Vauclair 2009], никогда не рожавших взрослых женщин [Saling, Tyson, 1981] и девочек в возрасте 6–16 лет [De Château, Andersson, 1976]. Среди мужчин, не являющихся отцами, левостороннее предпочтение в расположении ребёнка в целом встречается реже, чем среди женщин [De Château, Andersson, 1976; Nakamichi, Takeda, 1995; Harris, 2010]. Од-

нако среди отцов предпочтение держать своего ребёнка с левой стороны от себя практически также распространено, как и среди матерей [De Château, 1987; Harris et al., 2007b]. Было обнаружено, что существует корреляция между выраженностью у женщины предпочтения держать ребёнка слева и тем, наблюдалась ли такая склонность у её предков по материнской линии — матери, бабушки и прабабушки [Manning, Denman, 1994]. Однако остаётся неизвестным, обусловлена ли данная корреляция генетической наследственностью или передачей опыта от матери к дочери.

Неоднократно было отмечено, что на проявление у матери левостороннего предпочтения в расположении ребёнка на руках оказывает влияние её эмоциональное состояние и психическое здоровье. Ещё в 1973 г. Ли Солк отметил, что предпочтение держать ребёнка слева значительно ниже у женщин, которых по каким-либо причинам изолировали от ребёнка после родов [Salk, 1973]. Матери, которые брали своего ребёнка на руки после 24-часового разъединения, не проявляли одностороннего предпочтения, а матери, которые не видели своего ребёнка от двух до семи дней после рождения, предпочитали держать его с правой стороны. В другом исследовании было показано, что матери, которые проявляли предпочтение держать своего ребёнка с правой стороны в течение первой недели после родов, чаще обращались в социальные службы за помощью в заботе о ребёнке в первые три года его жизни, чем женщины, имевшие левостороннее предпочтение в первую неделю после родов [De Château, 1987]. При этом общее состояние здоровья детей в двух группах матерей не различалось. В целом состояние тревожности и повышенное беспокойство за своего ребёнка было более характерно для женщин, имевших правостороннее предпочтение в расположении ребёнка на руках. Только 58% матерей, испытывающих хронический стресс, связанный с ребёнком, чаще держат своего ребёнка слева, тогда как среди матерей без признаков стрессового состояния предпочитают держать ребёнка с левой стороны 86% женщин [Reissland et al., 2009]. Доказана связь между депрессией и односторонним предпочтением держать ребёнка. Исследование матерей с детьми в возрасте одного года показало, что матери с симптомами депрессии имели склонность чаще располагать своего ребёнка с правой стороны от себя, в отличие от матерей без проявлений депрессивного состояния, которые демонстрировали левостороннее предпочтение [Weatherill et al., 2004]. Позднее была обнаружена сходная связь между материнской депрессией и односторонним предпочтением в расположении ребёнка непосредственно после родов и в двухмесячном возрасте [Vauclair, Scola, 2009; Scola

et al., 2013]. Кроме того, было показано, что у женщин направленность латерализации при расположении ребёнка на руках имеет предсказательную силу относительно проявления депрессии в перинатальный и постнатальный периоды развития ребёнка [Scola et al., 2013]. У женщин с правосторонним предпочтением с большей вероятностью появляются симптомы депрессии, чем у женщин, предпочитающих держать ребёнка слева.

Обнаружение ярко выраженной латерализации в расположении ребёнка на руках спровоцировало исследование вопроса о том, проявляется ли такое асимметричное поведение при расположении на руках других объектов. В ряде экспериментальных работ испытуемым (девочкам дошкольного возраста, нерожавшим женщинам, студентам вузов обоего пола) предлагали взять на руки куклу, изображающую младенца. Во всех случаях наблюдалось в различной степени выраженное, но значимое предпочтение держать куклу на руках слева от себя [Saling, Tyson, 1981; Saling, Bonert, 1983; Vauclair, Donnot, 2005]. Латерализация, подобная той, что существует при расположении ребёнка, была обнаружена даже в отсутствие в руках реального предмета [Nakamichi, Takeda, 1995; Harris et al., 2000]. Испытуемым, которыми стали более трёх с половиной тысяч студентов младших курсов, не имеющих детей, предлагали представить, что они держат на руках ребёнка, а затем спрашивали, с какой стороны они держали воображаемого ребёнка. Среди студентов женского пола 72%, а среди студентов мужского пола 65% представляли ребёнка с левой стороны от себя [Nakamichi, Takeda, 1995]. В другом исследовании женщинам предлагали взять в руки и поднести к груди подушку, что не выявило какого-либо одностороннего предпочтения [Weiland, Sperber, 1970]. Однако если перед началом эксперимента женщин просили представить, что подушка — это плачущий ребёнок, большинство подносило подушку к груди с левой стороны. Вероятно, латерализованное расположение на руках существует не только при взаимодействии с ребёнком, реальным или воображаемым, но может проявляться и по отношению к другим одушевлённым эмоционально окрашенным объектам. Анализ опубликованных в журналах по собаководству фотографий людей, держащих на руках собаку, показал, что женщины на значительном большинстве изображений держали собаку с левой стороны от себя, тогда как среди мужчин одностороннего тренда обнаружено не было.

1.3.2. Латерализация взаимоотношений «мать — детёныш» у других млекопитающих

Круг исследований латерализации между матерью и потомством у млекопитающих помимо человека весьма ограничен, но существующие работы ясно демонстрируют, что такой вид латерализации не уникален для человека. Самки горилл и шимпанзе, как и люди, предпочитают держать детёныша таким образом, чтобы он находился с их левой стороны [Manning, Chamberlain, 1990; Manning et al., 1994; Hopkins, 2004]. У орангутанов, *Pongo sp.*, были выявлены индивидуальные предпочтения самок держать детёныша с определённой стороны, но популяционного тренда выявлено не было [Manning et al., 1994]. Также не было выявлено популяционной латерализации в том, с какой стороны груди самки держат своих детёнышей, у японских макак, *Macaca fuscata* [Tanaka, 1989], макак-резус, *M. mulatta* [Tomaszycki et al., 1998], и рокселлановых ринопитеков, *Rhinopithecus roxellana* [Zhao et al., 2008]. Тем не менее у всех исследованных видов большинство особей проявляло индивидуальные односторонние предпочтения. У обыкновенных игрунок, *Callithrix jacchus*, не было обнаружено популяционной латерализации в расположении детёныша как у матерей, так и у отцов [Rogers, Kaplan, 1998].

Ряд исследований латерализации у приматов посвящён предпочтению детёнышей сосать молоко из определённого соска матери (англ. nipple preference). Исследование дикой популяции шимпанзе показало, что 64% детёнышей значительно чаще сосут из левого соска матери [Nishida, 1993]. Позднее предпочтение левого соска было показано также для детёнышей шимпанзе, бонобо, *Pan paniscus* [Hopkins, De Lathouwers, 2006], и макак-резус [Tomaszycki et al., 1998] в неволе. У макак-резус выраженное предпочтение сосать левый сосок матери характерно только для детёнышей в первые три недели жизни, тогда как в возрасте 3–6 недель такая латерализация исчезает [Tomaszycki et al., 1998]. У детёнышей японских макак в неволе [Tanaka, 1989] и рокселлановых ринопитеков в природе [Zhao et al., 2008] существуют индивидуальные предпочтения в выборе соска матери, но популяционная латерализация не выявлена. В случае рождения двоен у макак-резус [Deets, Harlow, 1970] и обыкновенных игрунок [Rogers, Kaplan, 1998] каждый из детёнышей сосёт молоко преимущественно из одного определённого соска матери.

Исследований латерализации взаимоотношений «мать — детёныш» у млекопитающих, не относящихся к отряду Приматы, крайне мало. Предпочтение смотреть на мать левым глазом было обнаруже-

но у ягнят домашней овцы. В эксперименте ягнята предпочитали оги-
бать перегородку, отделяющую их от матери, таким образом, чтобы
мать находилась в поле зрения левого глаза [Versace et al., 2007].
Асимметрия пространственного расположения относительно матери
была исследована на жеребятках домашней лошади [Komárková,
Bartosová, 2013] и на выборке из детёнышей трёх видов зебр
(*E. grevyi*, *E. quagga*, *E. zebra*) в неволе [Pluháček et al., 2013]. Иссле-
дователи регистрировали, с какой стороны от самки (слева/справа)
детёныши находились при питании молоком. Ни у лошадей, ни у зебр
не было выявлено популяционной латерализации. Индивидуальные
предпочтения сосать молоко с определённой стороны от матери были
обнаружены лишь у трети детёнышей.

У домовой мыши, *Mus musculus*, выявлена асимметричная реак-
ция самки на ультразвуковые сигналы, издаваемые детёнышем [Ehret,
1987]. В эксперименте самкам мыши в период лактации предостав-
лялся выбор между сигналом детёныша и нейтральным звуковым
сигналом. Если самки могли слышать обоими ушами или если у них
было искусственно заткнуто левое ухо и они могли слышать только
правым, то они преимущественно реагировали на сигнал детёныша.
В случае если у самок было заткнуто правое ухо, избирательной ре-
акции на писк детёныша не наблюдалось. Кроме того, нерожавшие
самки, никогда не имевшие контакта с детёнышами, которых с по-
мощью пищевого подкрепления обучали отличать сигнал детёныша
от нейтрального звука, не проявляли латерализации в сходных экспе-
риментальных условиях [Ehret, 1987].

1.3.3. Гипотезы о причинах возникновения латерализации в материнско-детских взаимоотношениях

Латерализация в материнско-детских взаимоотношениях у
приматов является объектом изучения уже более пятидесяти лет,
однако причины возникновения данного феномена до сих пор
остаются не до конца понятными [Harris et al., 2000; Hopkins, 2004].
Среди гипотез, объясняющих латерализацию между матерью и
потомством, можно выделить две основные группы, наиболее
активно разрабатываемые и обсуждаемые в современных работах по
данной теме: гипотезы, связанные с праворукостью, и гипотезы,
связанные с доминированием правого полушария.

Наиболее очевидным объяснением предпочтения располагать ре-
бёнка слева от себя, при этом держа его преимущественно левой ру-
кой, может являться преобладание правой руки среди людей. В разных
странах от 74 до 95% людей преимущественно пользуются правой ру-

кой для выполнения различных манипулятивных действий [Raymond, Pontier, 2004]. Анализ археологического материала указывает на то, что праворукость была распространена и среди других видов рода *Homo*, например *Homo neanderthalensis* [Uomini, 2009]. Особенно выражено предпочтение правой руки проявляется при выполнении сложных задач, требующих тонкой координации движений [Брагина, Доброхотова, 1981; Marchant et al., 1995]. В связи с этим была выдвинута гипотеза о том, что для матери-правши выгоднее держать ребёнка левой рукой, при этом оставляя правую руку свободной для выполнения других действий [Huheey, 1977]. С таким предположением согласуется характерное для правшей разделение функций между двумя руками, при котором правая используется для манипуляций (например, при выполнении повседневных бытовых задач), а левая берёт на себя вспомогательную роль и участвует в действиях, требующих статической силовой нагрузки (например, ношение ребёнка) [Лунева, 1976; Guiard, 1987]. Некоторые авторы предполагают, что у человекообразных обезьян асимметрия функций конечностей у детёныша может вызывать латерализованное положение на груди у матери. К примеру, для новорождённых шимпанзе характерны более сильные хватательные движения правой передней конечности [Fagot, Bard, 1995]. Предполагается, что в связи с этим детёныши держатся за шерсть матери преимущественно правой рукой и, таким образом, чаще оказываются на левой половине её груди [Hopkins, 2004]. Неопределённость в понимании влияния руконости на латерализацию в материнско-детских пространственных отношениях складывается за счёт неоднозначных результатов исследований на левшах и правшах. Большинство исследований показывает отсутствие зависимости между рукостью человека и его предпочтением держать ребёнка с одной стороны от себя [Salk, 1960; Bogren, 1984; Nakamichi, Takeda, 1995; Manning et al., 1997; Reissland, 2000; Bourne, Todd, 2004; Reissland et al., 2009]. В этих работах значимое левостороннее предпочтение в расположении ребёнка проявляется как среди матерей-левшей, так и среди матерей-правшей. Тем не менее некоторые работы демонстрируют существование связи между рукостью человека и его предпочтением держать ребёнка с определённой стороны [Harris et al., 2000; Hopkins, 2004; Negayama et al., 2010; Scola, Vauclair, 2010]. К примеру, в одном из исследований было показано, что среди матерей-левшей соотношение числа женщин, предпочитающих держать ребёнка слева и справа, составляет один к одному [Scola Vauclair, 2010]. Также отсутствие левостороннего предпочтения обнаружено у студентов-левшей, которым предлагали взять на руки куклу, имитирующую младенца (у студентов-правшей наблю-

далось предпочтение держать куклу с левой стороны груди) [Vauclair, Donnot, 2005].

Вторая группа гипотез связывает предпочтение держать ребёнка с левой стороны от себя с доминированием правого полушария в различных аспектах поведения, связанного с социальными взаимодействиями [Sieratzki, Woll, 2002]. Неоднократно отмечено, что левостороннее расположение ребёнка, по всей видимости, ассоциировано с успешным взаимодействием и развитой эмоциональной связью между ребёнком и ухаживающим за ним взрослым [Sieratzki, Woll 1996; Pileggi et al., 2013; Scola et al., 2013]. В то же время преимущественное расположение ребёнка справа или отсутствие одностороннего предпочтения может служить показателем нарушений в установлении взаимоотношений между взрослым и ребёнком [Scola et al., 2013]. Например, дети с аутизмом, сопровождающимся нарушениями в социальном поведении, не проявляют предпочтения держать куклу с одной стороны, когда «убаюкивают» её; в то время как дети с типичным развитием демонстрируют левостороннее предпочтение [Pileggi et al., 2013]. Так как многие аспекты социального поведения человека контролируются в большей мере правым полушарием [Brancucci et al., 2009], такие результаты могут косвенно свидетельствовать в пользу связи латерализованного пространственного расположения ребёнка с правополушарным доминированием. С этим предположением также согласуется выявленная положительная корреляция между правосторонним расположением ребёнка и депрессией у матерей, так как показана связь между проявлением симптомов депрессии и дисфункцией правого полушария мозга [Heller, Nitschke, 1998].

Большинство гипотез, связывающих латерализацию во взаимоотношениях матери с ребёнком с правополушарным доминированием, основывается на том, что при левостороннем расположении ребёнка у обоих членов пары (и у матери, и у ребёнка) основной поток сенсорной информации друг о друге поступает в правое полушарие [Sieratzki, Woll 1996; 2002]. С левой стороны от матери ребёнок находится преимущественно в её левом поле зрения, и поэтому в обработке зрительной информации, исходящей от ребёнка, преимущественно участвует её правое полушарие. Для человека характерно доминирование правого полушария в процессе восприятия лиц других людей [Brancucci et al., 2009]. Правое полушарие играет главную роль в распознавании эмоционального значения разных выражений лица [Borod et al., 1997] и, в частности, в распознавании лица плачущего ребёнка [Best et al., 1994]. Согласно гипотезе Мэннинга и Чемберлэйна [Manning, Chamberlain 1990; 1991], расположение ребёнка с левой

стороны имеет адаптивное значение, так как позволяет матери быстрее и точнее воспринимать эмоциональное состояние ребёнка и своевременно реагировать на него. Показано, что женщины, предпочитающие держать ребёнка слева, точнее определяют эмоции на фотографиях детей, если фотографии предъявляют в их левом зрительном поле [Huggenberger et al. 2009]. Существует корреляционная связь между предпочтением держать ребёнка с определённой стороны и межполушарной асимметрией в восприятии эмоций [Bourne, Todd, 2004; Vauclair, Donnot, 2005]. Исследование большой группы студентов показало, что у большинства испытуемых, предпочитавших держать куклу, имитирующую младенца, слева от себя, существовало правополушарное доминирование в зрительном распознавании эмоциональных выражений лица. В то же время большинство студентов, проявлявших правостороннюю латерализацию в расположении куклы-ребёнка на руках, не демонстрировали доминирования правого полушария в восприятии эмоций [Vauclair, Donnot, 2005].

Предполагается, что расположение с левой стороны от матери даёт преимущества не только матери, но и самому ребёнку [Sieratzki, Woll 1996; 2002]. Находясь на руках матери с левой стороны, ребёнок видит мать преимущественно в левом поле зрения, что, возможно, позволяет ему наиболее эффективно воспринимать социальную информацию, исходящую от матери, так как информация анализируется преимущественно правым (социальным) полушарием мозга [Vauclair, Donnot, 2005]. Экспериментально показано, что когда ребёнка держат правой рукой (с правой стороны груди), ему видна меньшая часть лица держашей его матери, чем когда ребёнка держат левой рукой [Hendriks et al., 2011]. Кроме того, когда ребёнок находится слева, большую часть времени ему видна левая половина материнского лица [Manning, Chamberlain, 1991; Zaidel, 1996]. Так как у человека, как и у некоторых других приматов, левая половина лица более интенсивно отражает некоторые эмоции [Hauser, 1993; Fernández-Carriba et al., 2002; Brancucci et al., 2009], преимущественное зрительное восприятие левой половины лица матери может способствовать формированию социальных навыков ребёнка [Manning, Chamberlain, 1991]. В целом, результаты исследований указывают на то, что расположение ребёнка с левой стороны обеспечивает ему оптимальное зрительное восприятие матери [Hendriks et al., 2011].

В соответствии с гипотезой правополушарного доминирования, некоторые авторы связывают асимметричность пространственных отношений матери и ребёнка со слуховой латерализацией [Manning et al., 1997; Sieratzki, Woll, 1996; 2002]. При расположении ребёнка с левой

стороны, мать может слышать издаваемые им звуки преимущественно левым ухом, откуда информация поступает в первую очередь в правое полушарие [Hauser, Andersson, 1994; Tervaniemi, Hugdahl, 2003]. То же касается и слухового восприятия матери ребёнком, у которого при левостороннем расположении правое ухо часто прижато к телу матери [Sieratzki, Woll, 1996]. Согласно наиболее генерализованной из существующих гипотез, интерпретирующих латерализацию в материнско-детских взаимоотношениях с точки зрения межполушарной асимметрии, расположение ребёнка (или детёныша в случае человекообразных обезьян) с левой стороны относительно матери обеспечивает оптимальный обмен сенсорной информацией между членами пары, выгодный им обоим [Sieratzki, Woll, 1996; 2002]. Влияние латерализованного расположения ребёнка относительно матери на последующую взрослую жизнь было обнаружено при сравнении взрослых людей, которых матери в детстве носили на руках преимущественно с левой или с правой стороны от себя. Оказалось, что люди, которых мать носила справа, не проявляют нормальной функциональной межполушарной асимметрии в восприятии лиц [Vervloed et al., 2011]. К возможным следствиям левостороннего расположения ребёнка у матери на руках относят также более выраженное правополушарное доминирование при зрительном восприятии женских лиц по сравнению с мужскими у людей обоих полов [Parente, Tomassi, 2008].

Гипотезы, связывающие латерализацию во взаимоотношениях матери и потомства с правополушарным доминированием, опираются на результаты исследований на приматах [Manning, Chamberlain, 1991; Manning et al., 1994; Hopkins, 2004]. Однако исследование на ягнятах домашней овцы, показавшее у них предпочтение держать мать в поле зрения левого глаза [Versace et al., 2007], даёт основания предполагать, что доминирование правого полушария может определять латерализацию материнско-детских взаимоотношений и в других группах млекопитающих. В то же время данные о доминирующей роли левого полушария в восприятии акустических сигналов детёныша у самок домового мыши [Ehret, 1987] не согласуются с этим предположением.

1.4. Заключение

Обобщая результаты исследований, описанных в этой главе, можно заключить, что сенсорная латерализация, связанная с функциональной асимметрией мозга, может проявляться в поведении животных в различных формах, например в виде односторонних предпочте-

ний при восприятии определённых стимулов. Латерализация связана с рядом адаптивных преимуществ и широко распространена среди позвоночных животных. Одним из наиболее активно разрабатываемых направлений в области латерализации является изучение латерализованного социального поведения. Известны многочисленные примеры зрительных и слуховых латерализаций в социальном поведении. Слуховые социальные латерализации менее изучены и, судя по результатам существующих немногочисленных исследований, более видоспецифичны (выраженность и направление асимметричного восприятия варьирует в зависимости от вида), чем зрительные. В то же время зрительные социальные латерализации проявляются достаточно стабильно: результаты большинства исследований на разных группах позвоночных демонстрируют преимущественную роль системы «левый глаз — правое полушарие» в контроле различных поведенческих реакций, связанных с внутривидовыми взаимодействиями особей.

Среди типов социальных взаимодействий, в которых известно проявление латерализации, материнско-детские отношения являются одной и наиболее актуальных тем для исследования. Значительное большинство работ по этой тематике проведено на человеке и других приматах, тогда как о латерализованных взаимодействиях матери и потомства у других млекопитающих известно крайне мало. Очевиден недостаток исследований, посвящённых выяснению роли матери и роли детёныша в формировании результирующей пространственной асимметрии в паре. Выдвинут ряд гипотез, объясняющих природу возникновения латерализации в материнско-детских взаимодействиях. Учитывая результаты современных исследований, наиболее перспективной можно считать гипотезу, связывающую материнско-детскую латерализацию с межполушарной асимметрией в обработке социальной информации.

Глава 2

ИССЛЕДОВАНИЕ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Особенности образа жизни объектов исследования и характеристика мест сбора материала

Основным критерием для выбора объектов этого исследования являлась высокая степень монокулярности зрения. Эта особенность зрительной системы позволяет оценивать зрительную латерализацию по положению головы животного относительно осматриваемого объекта. Также критерием для подбора видов служила принадлежность детёнышей к так называемому следующему типу (*англ.* follower). Для таких детёнышей характерно постоянное следование за матерью с раннего возраста, и в то же время они в значительной степени пространственно независимы от матери, то есть могут сами определять своё расположение в пространстве, так как мать не несёт их на себе [Fisher et al., 2002]. Благодаря перечисленным чертам у таких видов можно многократно наблюдать выбор пространственного положения членами пары «мать — детёныш» и отдельно оценить роль матери и роль детёныша в возникновении пространственной асимметрии в паре. И наконец, принципиальным критерием при выборе видов являлось рождение преимущественно одного детёныша. Очевидно, что для детёныша братья и сёстры, так же как и мать, являются социальными объектами, и их восприятие может быть также латерализовано. В связи с этим оценка латерализации при взаимодействиях матери и нескольких детёнышей может быть затруднительной. Для выполнения цели работы были выбраны шесть видов млекопитающих, подходящих по всем перечисленным выше параметрам.

2.1.1. Белуха, *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)

Белуха (Cetacea, Monodontidae) обитает в высоких широтах Северного полушария и является самым многочисленным видом китообразных Арктики [Клейненберг и др., 1964]. Для этого вида характерны заходы в эстуарии рек; зарегистрированы случаи, когда в поиске рыбы белухи поднимались вверх по течению рек вплоть до не-

скольких сотен километров [Richard et al., 2001]. В летнее время белухи часто держатся в прибрежной зоне на мелководьях и в устьях рек, что связывают с питанием нерестящейся рыбой, а также необходимостью очищать на песчаных отмелях ороговевшую кожу во время линьки [Краснова, 2007; Seaman et al., 1982; St. Aubin et al., 1990].

Наиболее полно популяционная структура и поведение исследованы у белух Белого моря. Согласно современным представлениям, большая часть белух обитает в Белом море круглогодично [Глазов и др., 2012]. Для этой популяции характерно существование сезонной дифференциации: в летний период выделяют две субпопуляции белух: нападная, состоящая из кочующих самцов, и относительно оседлая, которая представлена самками и детёнышами разного возраста, молодыми особями обоего пола [Белькович и др., 2002]. По приуроченности к определённым частям акватории Белого моря популяцию подразделяют на восемь локальных стад, причём каждое состоит из оседлой и нападной частей [Белькович и др., 2002; Белькович, 2004]. Под локальным стадом понимают стабильные группы белух, которые имеют общие акустические сигналы-маркёры и, вероятно, объединены родственными связями. Участок, на котором белухи одного локального стада скапливаются для размножения (репродуктивное скопление), территориально изолирован от подобных участков других стад [Белькович, 2010]. Численность локального стада может достигать 400 особей, однако не все особи одного стада посещают репродуктивное скопление ежегодно [Чернецкий и др., 2010].

Основной единицей социальной организации у оседлой субпопуляции белух считают «первичную семейную группу», состоящую из самки и её одного или нескольких (разных лет) детёнышей. Число особей в таких матрилинейных семьях варьирует от 5 до 11 особей. Несколько семей объединяются в группировки до 40 животных, которые называют кланами [Белькович, 2010]. Такая структура оседлой части популяции обеспечивает наилучшее использование территории летнего обитания, позволяя крупным группировкам распадаться на время кормления и поддерживать социальные связи, собираясь вместе в репродуктивных скоплениях для отдыха, размножения и установления социальных связей [Белькович, 2010]. Молодые самцы старше трёх лет уходят из семей и присоединяются к группам кочующих самцов, которые формируют нападную часть популяции [Белькович и др., 2002; Белькович, 2010].

Принято считать, что приуроченность локальных стад к определённым участкам, на которых образуются репродуктивные скопления, связана с обеспечением оптимальных условий для спаривания,

рождения детёнышей, развития и социализации молодняка [Белькович, 2002; 2004]. Именно на репродуктивных скоплениях наиболее выражено социальное поведение белух. На репродуктивных скоплениях часто наблюдается половое поведение, сопровождаемое ухаживанием, «турнирные поединки» между самцами, социо-игровое поведение молодых особей, а также социальные взаимодействия между матерями и детёнышами [Белькович и др., 2002; Краснова и др., 2009]. Очевидно, репродуктивные скопления имеют большое значение для формирования социального поведения у детёнышей белух. Самка рождает одного детёныша раз в два-три года, рождение двоен происходит крайне редко [Клейненберг и др., 1964; Краснова, 2007]. Сразу после рождения детёныш сопровождает мать, держась от неё на расстоянии менее полутора метров [Краснова, Белькович, 2004]. Постоянный сенсорный контакт между матерью и детёнышем позволяет обоим участникам пары получать информацию о пространственном положении, физиологическом и эмоциональном состоянии друг друга [Краснова, 2007]. Матерей с детёнышами могут сопровождать другие самки — «тётки», не имеющие собственного детёныша этого года [Краснова, Белькович, 2004]. Предполагается, что такие особи помогают неопытным родственным самкам выращивать детёныша и таким образом передают им опыт родительского поведения [Краснова, 2007; Белькович, 2008]. Наиболее распространённая форма поведения матерей и детёнышей на репродуктивных скоплениях — спокойное перемещение по акватории и отдых [Краснова и др., 2006; 2009]. Зачастую в то время, когда самки отдыхают, детёныши покидают матерей и присоединяются к группам детёнышей старшего возраста, вместе с ними перемещаются, играют, устанавливают первые иерархические связи [Краснова, 2007; Краснова и др., 2009]. Для детёнышей белух отмечена выраженная самостоятельность уже с раннего возраста, они инициируют пространственные разъединения с матерью и вступают в социальные контакты с другими особями [Краснова, Белькович, 2004; Hill et al., 2013]. Детёныши младшего возраста часто взаимодействуют с более старшими детёнышами. По мере взросления увеличивается длительность нахождения детёныша в группах с другими особями [Краснова и др., 2006; Краснова и др., 2009].

Сбор данных по поведению белух, *D. leucas*, проводили на базе исследовательской базы лаборатории морских млекопитающих Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН. База расположена у мыса Белужий (65°43' с. ш.; 35°31' в. д.) острова Большой Соловецкий (Онежский залив, Белое море; рис. А.1). В непосредственной близости

сти от мыса Белужий (около 10–40 м от береговой линии; рис. А.2) находится летнее репродуктивное скопление белух — концентрация самок и детёнышей разного возраста [Белькович и др., 2002]. Репродуктивное скопление у мыса Белужий, являющееся самым крупным по численности в Белом море [Алексеева и др., 2012], существует ежегодно с начала июня до конца августа. Численность белух, приходящих к мысу за летний период, по разным оценкам достигает 60–100 особей; ежедневно на скоплении собирается около 20–40 особей [Кириллова и др., 2004]. Белухи обычно приходят на скопление дважды в сутки во время отлива. Однако в тех случаях, когда отлив приходится на ночные часы, а также при плохих погодных условиях (дождь, сильный ветер) белухи могут не посещать акваторию скопления. Большую часть времени на скоплении животные проводят, объединившись в тесные группы [Белькович и др., 2002; 2009]. Предполагается, что основными функциями подобных скоплений являются спаривание, рождение и выкармливание детёнышей. Репродуктивные скопления также играют важную роль в поддержании социальных взаимоотношений между особями и, по всей видимости, создают условия для социализации молодых животных [Краснова и др., 2006; 2009]. Детёныши различных возрастов часто образуют на скоплении группы (от двух-пяти особей и более), перемещаются вместе, проявляют различные формы игрового и социального поведения [Желудкова, 2012].

Для того чтобы оценить латерализацию вне локального репродуктивного скопления, было исследовано взаиморасположение детёнышей и взрослых особей у белух Белого (и прилежащих районов Баренцева) и Охотского морей. Белухи Охотского моря географически изолированы от белух Белого и Баренцева моря [Мельников, 2001]. Для анализа были использованы аэрофотографии, полученные в ходе авиаучётов белух по программе «Белуха — белый кит» Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН в рамках Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России. Фотосъёмку белух Белого моря (учёты 2007, 2008, 2010, 2011 гг.), а также прилежащих районов Баренцева моря (учёт 2011 г.) вели с борта самолёта — лаборатории Л-410 «Норд», специально оборудованного для проведения инструментальных авиаучётов морских млекопитающих [Соловьёв и др., 2012]. Вся акватория Белого моря и прилежащих районов Баренцева моря была покрыта сеткой учётных маршрутов [Соловьёв и др., 2012]. Далее по тексту по отношению к белухам, заснятым в Белом море и прилежащих

районах Баренцева моря, для краткости будет применяться определение «беломорские белухи» и «белухи Белого моря». Фотосъёмка белух Охотского моря (учёты 2009 и 2010 гг.) осуществлялась с борта самолёта-лаборатории АН-38 «Восток» [Глазов и др., 2012]. Серия разведочных полётов показала малую эффективность учёта белух на всей акватории Охотского моря, поэтому учёт был проведен в прибрежной зоне контурным береговым облётом. Только в Сахалинском заливе и Амурском лимане учёт вели на параллельных или зигзагообразных галсах [Глазов и др., 2012]. Высота и скорость полёта варьировала из-за разницы в лётных условиях и плотности встреченных животных в обоих районах проведения авиаучётов. Съёмки выполняла команда сотрудников Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН и НИИ «Гипрорыбфлот». По результатам авиаучётов ориентировочную численность беломорских белух оценивают как более 4 тыс. особей [Соловьёв и др., 2012], а белух в Охотском море — более 6 тыс. особей [Глазов и др., 2012].

2.1.2. Косатка, *Orcinus orca* (Linneus, 1758)

Косатка (Cetacea, Delphinidae) населяет воды как тропических, так и умеренных широт, однако наибольшая численность наблюдается в высоких широтах [Baird, 2000; Ford et al., 2000]. На основе различий морфологических признаков, репродуктивной изоляции, особенностей акустической коммуникации, экологии и поведения выделяют несколько экотипов косаток, часть из которых обитает симпатрично [Ford et al., 2000; Pitman, Ensor, 2003; Pitman et al., 2011; Filatova et al., 2014]. Сравнительный анализ полных митохондриальных геномов косаток из разных экотипов показал, что четыре экотипа генетически различны, и, по крайней мере, три из них предложено выделить в отдельные виды [Morin et al., 2010]. Однозначного мнения о числе экотипов косаток и степени их генетической и экологической разобщённости на настоящий момент не существует. Результаты современных исследований свидетельствуют о существовании минимум десяти экотипов [Gorter, 2011]. Далее будут кратко охарактеризованы некоторые из них.

В северо-восточной части Тихого океана обычно выделяют три экотипа косаток [Baird, 2000; Ford et al., 2000; Ивкович, 2006; Dahlheim et al., 2008; Filatova et al., 2014]. Резидентные (или рыбацкие) косатки обитают преимущественно в прибрежных водах. Для косаток этого экотипа характерно образование крупных семейных групп и отсутствие натальной дисперсии (всё потомство остаётся в составе семьи) [Pilot et al., 2010]. Питаются резидентные косатки преимущест-

венно рыбой и в меньшей степени головоногими моллюсками [Baird, 2000].

Транзитные косатки, или косатки Бигга, также обитают в прибрежных водах, однако, в отличие от резидентных, они часто перемещаются на большие расстояния и нередко образуют крупные агрегации. У транзитных косаток описана натальная дисперсия как самцов, так и самок, что связывают со специализацией экотипа на питании морскими млекопитающими, при которой не выгодно образование крупных групп [Baird, Whitehead, 2000; Pilot et al., 2010]. Различия между транзитными и резидентными косатками подтверждают результаты генетического анализа. Гаплотипы в контрольном регионе митохондриальной ДНК различаются у косаток этих двух экотипов. Анализ микросателлитной ДНК подтвердил, что транзитные и резидентные косатки относятся к генетически изолированным популяциям [Filatova et al., 2014].

К третьему экотипу относят так называемых мористых, или офшорных, косаток, наименее изученных из всех косаток северо-восточной части Тихого океана [Dahlheim et al., 2008]. Предполагается, что эти косатки питаются рыбой, в том числе различными видами акул. Офшорные косатки могут образовывать крупные агрегации около 100 особей, однако об их социальной организации практически ничего не известно. Косатки этого экотипа могут перемещаться на несколько тысяч километров, их часто наблюдают на большом расстоянии от берега [Dahlheim et al., 2008].

Социальная организация наиболее полно описана у резидентных косаток северной части Тихого океана [Ивкович, 2006; Bigg et al., 1990; Ford et al., 2000; Ivkovich et al., 2010]. В основе сообществ резидентных косаток лежат семьи — стабильные матрилинейные группы, которые состоят из самки-матриарха и её потомства одного-четырёх поколений. Следующим уровнем социальной организации косаток принято считать племя или под (*англ.* pod). Под объединяет в себе несколько семей, имеющих один вокальный диалект — признак, который используют для оценки степени родства у косаток. Кроме того, семьи одного пода контактируют друг с другом значительно чаще, чем с семьями из других подов [Parsons et al., 2009]. Поды, имеющие одинаковые акустические сигналы в вокальных диалектах, выделяют в один клан. По всей видимости, поды одного клана произошли от общего предка [Bigg et al., 1990]. Генетический анализ показал, что спаривание обычно происходит между косатками из разных подов и реже между особями из одного пода [Barrett-Lennard, 2000; Ford et al., 2011].

Наиболее тесная социальная связь у резидентных косаток проявляется между матерью и её потомством [Baird, 2000; Ford et al., 2000]. Эта связь сохраняется на протяжении всей жизни матери. В неволе самки способны родить первого детёныша, начиная с восьмилетнего возраста [Duffield et al., 1995]. Самки косатки рожают одного детёныша в среднем один раз в пять лет, однако наименьший зарегистрированный интервал между родами составлял два года [Olesiuk et al., 1990]. При рождении детёныша другие члены семьи зачастую окружают новорожденного, подталкивая его к поверхности воды [Stacey, Baird, 1998]. У резидентных косаток детёныш сохраняет тесную связь с матерью, даже повзрослев: перемещаясь, кормясь и отдыхая вместе с ней. Детёныши обоих полов всю жизнь остаются в составе семьи, в которой они родились [Bigg et al., 1990].

Для косаток известно обучение детёнышей технике охоты — явление, описанное для плотоядных косаток, питающихся морскими млекопитающими [Guinet, Bouvier, 1995]. Так, при ловле ластоногих в зоне прибоя матери подталкивают детёнышей к щенкам тюленей, стимулируя хищническое поведение, а затем помогают им вернуться с мелководья на глубину. Подобное поведение матерей и детёнышей наблюдали также в отсутствие потенциальной добычи, что, вероятно, является тренировкой для молодых косаток при освоении навыков охоты [Rendell, Whitehead, 2001]. Уже с первых лет жизни детёныши проявляют сексуальное и игровое поведение при взаимодействии с другими особями, что, вероятно, способствует приобретению социальных навыков [Wiles, 2003].

Материал по поведению косаток, *O. orca*, был собран в Авачинском заливе Тихого океана (юго-восточное побережье полуострова Камчатка; рис. А.1) в рамках экспедиции Дальневосточного проекта по косатке (FEROP). Район сбора материала покрывал акваторию около 120 км², к северу и к югу от бухты Вилючинская (52°34' с. ш.; 158°36' в. д.). Наблюдения проводили за рыбадными косатками («резидентный» экотип), которые регулярно встречаются в Авачинском заливе в летний период [Филатова, 2005; Нагайлик и др., 2010]. Многолетнее изучение состава групп косаток, встречаемых исследователями в Авачинском заливе, показало, что состав большинства групп (семей) постоянен на протяжении двух лет и более. В этом районе описаны встречи более чем 50 семей рыбадных косаток, в среднем по шесть животных каждая, из них наиболее обычны встречи приблизительно 30 разных семей [Ивкович, 2006]. Такие семьи характеризуются относительным постоянством состава, состоят из особей разного пола и возраста и в летнее время могут быть встречены в раз-

личных частях исследуемой акватории [Ивкович, 2006; Нагайлик и др., 2010]. Основными формами активности рыбоядных косаток в этом районе Авачинского залива являются поисково-охотничье поведение, перемещение, социальное поведение и отдых [Нагайлик и др., 2010].

2.1.3. Тихоокеанский морж, *Odobenus rosmarus divergens* (Illiger, 1815)

Морж (Carnivora, Odobenidae) обитает в арктических и субарктических водах [Kastelein, 2008]. Выделяют два подвида моржа: атлантический, *O. r. rosmarus*, и тихоокеанский, *O. r. divergens* [Lindqvist et al., 2009]. Подвиды генетически и морфологически различны и, по-видимому, возникли в результате разделения ареалов в связи с ледниковыми максимумами [Harrington, 2008].

Тихоокеанский морж является наиболее многочисленным подвидом, численностью, по последним оценкам, около 200 тыс. особей [Gilbert et al., 1992]. В летние месяцы моржей этого подвида встречаются от моря Лаптевых на западе и вдоль северного побережья Восточной Сибири до моря Бофорта на востоке [Garlich-Miller et al., 2011]. На зимовку большинство тихоокеанских моржей мигрирует в южные части Берингова моря, к северной части Камчатки, а также к южному побережью Аляски [Fay, 1982; Garlich-Miller et al., 2011]. Характер весенней и осенней миграции тихоокеанских моржей во многом определяется ледовой обстановкой [Кочнев, 2004; Garlich-Miller et al., 2011]. Самцы обычно отделяются от самок поздней весной и в течение лета выходят на береговые лежбища, тогда как самки с потомством покидают лед и выходят на лежбища позднее [Fay, 1982; Garlich-Miller et al., 2011].

Моржи образуют залежки на льдах, в том числе плавучих, а в летне-осенний период при отсутствии ледового покрова выходят на береговые лежбища как на островах, так и на материковых мысах [Fay, 1982]. На суше моржи образуют скопления, достигающие сотен тысяч особей [Чакилев, Кочнев, 2014]. На воде моржи могут быть встречены как поодиночке, так и в группах. Иерархия в социальной системе моржей предположительно основана на возрасте, размерах тела, длине бивней и агрессивности. Принято считать, что чем морж крупнее, старше и чем крупнее его бивни, тем выше его положение в иерархии. Группировки моржей зачастую непостоянны по составу, и особи приходится устанавливать иерархический статус при каждом объединении с конспецификами [Fay, 1982; Garlich-Miller et al., 2011].

Рождение моржат происходит в мае на льду; самка приносит одного детёныша. Самки остаются на льдинах до тех пор, пока моржата не накопят достаточно энергетических ресурсов для поддержания терморегуляции в воде. Моржата до одного года полностью зависят от материнского молока, а ко второму-третьему году жизни уже полностью переходят на самостоятельное питание [Fay, 1982; Garlich-Miller et al., 2011]. Наблюдения в неволе показали, что у моржонка отсутствует предпочтение сосков на левой или правой стороне тела матери при кормлении молоком [Kastelein et al., 2015].

Ассоциация между матерью и детёнышем у моржей ярко выражена, детёныш постоянно следует за матерью, за исключением кратковременных ассоциаций с другими молодыми животными. Долговременная связь между матерью и детёнышем, по-видимому, объясняет наименьшую смертность молодняка из всех ластоногих [Inslay et al., 2003]. После отделения от матери большинство молодых самок остаются в группах взрослых самок, тогда как молодые самцы обычно присоединяются к взрослым самцам [Fay, 1982]. Самцы моржей достигают половой зрелости в возрасте 6–7 лет, однако из-за конкуренции с крупными самцами вступают в размножение, по-видимому, только после 15 лет. Половозрелость самок наступает в возрасте 4–7 лет [Fay, 1982].

Сбор материала по тихоокеанскому моржу, *O. r. divergens*, проводили в Национальном парке «Берингия» (Чукотский автономный округ, Иультинский район; рис. А.1). На острове Колючин (67°27' с. ш.; 174°46' в. д.), площадью около 4 км², моржи образуют временное лежбище в период осенней миграции [Кочнев, 2004; 2006]. Моржи не только выходят на берег острова, но и продолжительно держатся в прилегающей акватории. Ранее считалось, что на данное лежбище выходят только самки и молодняк, однако в настоящее время установлено, что лежбище является смешанным, то есть за ежегодный период существования его посещает приблизительно равное число взрослых самцов и самок [Кочнев, 2004; 2006]. Предполагается, что в конце лета при раннем распаде льдов на это лежбище выходят постоянно обитающие здесь моржи, а в середине сентября лежбище начинает заполняться мигрирующими самками с молодняком. В начале ежегодного периода функционирования лежбища на него выходят преимущественно взрослые самцы, которые постепенно сменяются самками с детёнышами и молодыми животными. Лежбище моржей на о. Колючин функционирует в августе-сентябре, и в отдельные дни численность животных может достигать нескольких тысяч особей [Кочнев, 2006].

2.1.4. Европейский сайгак, *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766)

В наше время сайгак (*Artiodactyla*, *Bovidae*) представлен двумя подвидами: европейский сайгак, *S. t. tatarica*, и монгольский сайгак, *S. t. mongolica* [Банников, 1946]. Европейский подвид обитает в степях России, Казахстана, Узбекистана и Туркменистана, тогда как монгольский сайгак — только на территории Монголии. Подвиды различаются по комплексу экологических, генетических и фенотипических признаков [Банников и др., 1961; Bekenov et al., 1998].

Номинативный подвид — европейский сайгак — является наиболее многочисленным, и основные черты биологии вида описаны именно для этого подвида сайгака [Банников и др., 1961; Bekenov et al., 1998]. Европейский сайгак населяет аридные регионы, предпочитая полупустыни, пустынно-степные пространства с доминированием ксерофильных растений и в меньшей степени типично степные территории с преобладанием дерновинно-злаковой растительности [Жирнов, 1998a]. В России сайгак обитает только на территории Калмыкии и Астраханской области [Кузнецов, Лушечкина, 2002]. Сайгак является кочевым видом, его ежегодные перемещения происходят в соответствии с сезонной сменой растительности [Жирнов, 1998a; Bekenov et al., 1998]. Пути кочёвок, их длительность и покрываемое расстояние варьируют от года к году в зависимости от погодных условий, состояния пастбищ и источников воды, а также степени беспокойства со стороны человека [Банников и др., 1961; Сайгак..., 1998; Bekenov et al., 1998].

Осенью сайгаки формируют крупные стада до нескольких тысяч особей и начинают массовую миграцию к зимним пастбищам. К концу ноября миграция завершается и крупные стада распадаются на более мелкие, в несколько десятков особей; образуются основные репродуктивные группы — гаремы [Бекенов, Грачев, 1998; Bekenov et al., 1998]. Численность гаремов и популяций варьирует в разные годы и составляет от нескольких десятков до нескольких сотен особей. Гон у сайгака происходит в начале зимы, в декабре [Жирнов, 1998b]. Вскоре после гона гаремы снова объединяются в более крупные стада. Однако встречаются также небольшие группы, состоящие из ослабевших после гона самцов, а также одиночные особи [Банников и др., 1961; Бекенов, Грачев, 1998]. В зимний период основная причина кочёвок животных — поиск ровных бесснежных или мало-снежных участков, где ещё возможно найти корм. В конце марта, во время весенней кочёвки, крупные стада сайгаков перемещаются от мест зимовок на север в поиске как богатых свежей растительностью

пастбищ, так и подходящих мест для рождения молодняка [Сайгак..., 1998]. На период родов беременные самки обычно равномерно распределяются по ограниченной территории, а самцы и яловые самки держатся на периферии. Последние и начинают перемещение к летним пастбищам (летовкам), за ними следуют самки с потомством, сбивающиеся в группы по мере способности их детёнышей перемещаться на большие расстояния [Сайгак..., 1998; Bekenov et al., 1998]. Летом самки с потомством обычно держатся небольшими группами. К концу лета встречаются небольшие группы (около 2–7 особей), состоящие только из сеголеток обоего пола [Bekenov et al., 1998]. Предполагается, что постепенное отделение молодых сайгаков происходит в возрасте около четырёх месяцев после прекращения лактации у матерей [Сайгак..., 1998].

Иерархия в группах сайгаков наиболее отчетливо проявляется в период гона, когда происходят турниры между самцами. В этот период самцы активно охраняют гаремы, «затабунивая» и направляя самок [Банников и др., 1961]. Вне периода гона иерархические отношения проявляются реже. В летний период молодые самцы также проявляют агонистические контакты, однако в большей степени они носят игровую форму [Жирнов, 1998б]. Беременные самки и самки с потомством обычно держатся отдельно от самцов, которые зачастую формируют самцовые стада. В таких объединениях направление кочёвок определяют молодые самцы. В самочьих или смешанных группах вне периода гона «руководящая» роль может принадлежать взрослым самкам, которые возглавляют стада во время кочёвок и при перемещениях по пастбищам. Предполагается, что впереди идущая самка, реже несколько самок, являются наиболее опытными и осторожными животными, выполняют функции лидера стада, при этом остальные члены группы следуют за ними и копируют их поведение [Жирнов, 1998б].

Для европейского сайгака характерно образование так называемых родильных домов, когда беременные самки собираются на одной территории плотностью несколько сотен особей (до 600) на квадратный километр для рождения детёнышей [Банников и др., 1961; Bekenov et al., 1998]. Принято считать, что такие массовые репродуктивные скопления способствуют снижению уровня смертности детёнышей от хищничества [Жирнов и др., 1998]. Для самок сайгака старше полутора лет характерно рождение двоен, тогда как молодые самки до одного года обычно рожают одного детёныша [Близнюк, Букреева, 2000]. Зарегистрированы редкие случаи рождения тройни сайгачат [Давлетова и др., 1997; Жирнов и др., 1998]. Соотношение

полов детёнышей сайгака при рождении приблизительно равное [Арылов и др., 2007].

Уже через 10–12 минут после рождения сайгачата способны ходить и бегать, а к концу первого часа жизни новорожденный начинает сосать молоко и способен следовать за матерью [Жирнов и др., 1998; Bekenov et al., 1998]. Однако в первую неделю жизни в поведении детёнышей преобладает затаивание, и только позднее сайгачата начинают постоянно следовать за матерью. В возрасте около 7–10 дней матери уводят потомство с участков «родильных домов» и начинают летнюю кочевку в поисках корма [Жирнов и др., 1998; Bekenov et al., 1998; Кокшунова, 2011]. С этого возраста детёныш начинает периодически отдаляться от матери и образовывать группы с другими детёнышами, в которых часто наблюдают совместную игру. Смертность детёнышей сайгака в первые недели жизни оценивают как относительно невысокую [Арылов и др., 2007].

Наблюдения за поведением сайгаков как в природе, так и в неволе показали, что мать часто держится на отдалении от детёныша, однако постоянно поддерживает с ним зрительный контакт [Сайгак..., 1998; Шляхтин, Кокшунова, 2011]. Мать кормит детёныша до четырёхмесячного возраста, причём в природе самки кормят, по видимому, только своих сайгачат [Жирнов и др., 1998], а в неволе отмечены и случаи кормления чужого потомства [Шляхтин, Кокшунова, 2011; Rubin, Michelson, 1994]. Иницирует кормление обычно детёныш, а завершается оно практически исключительно матерью [Шляхтин, Кокшунова, 2011; Кокшунова, 2012].

Сбор данных по европейскому подвиду сайгака *S. t. tatarica* проводился в Государственном природном биосферном заповеднике «Чёрные земли» и его охранной зоне (Республика Калмыкия, Черноземельский и Яшкульский районы; рис. А.1). На территории заповедника места гона и отёла сайгака преимущественно приходятся на участок «степной» (45°40'–46°09' с. ш.; 45°05'–46°00' в. д.) площадью 943 км² и его охранную зону [Лушекина и др., 2005; Бадмаев, Габунщина, 2013]. Степной участок заповедника «Чёрные земли» находится в достаточно типичной для Северо-Западного Прикаспия зоне, являющейся переходной от степи к полупустыне и характеризующейся комплексностью и разнообразием растительности [Арылов и др., 2007]. Отёл самок сайгака в «Чёрных землях» происходит ежегодно примерно в одно и то же время, с первых чисел до второй декады мая. В этот период сайгаки скапливаются на так называемых местах отёла: стельные самки предпочитают удалённые равнинные места для родов, а самцы с яловыми самками обычно держаться на периферии

[Моисейкина и др., 2010]. В местах отёла одновременно может собираться несколько тысяч особей [Бадмаев, Габунщина, 2013]. Исследования на территории заповедника «Чёрные земли» показали, что у молодых самок (около года) чаще рождается один детёныш, тогда как с возраста двух лет большинство беременных самок приносит двойни [Близнюк, Букреева, 2000]. Во второй декаде мая, после отёла, когда детёныши уже способны следовать за матерью, сайгаки разбиваются на группы и откочёвывают в южную часть заповедника, к местам летних пастбищ [Моисейкина и др., 2010; Бадмаев, Габунщина, 2013].

2.1.5. Домашняя лошадь, *Equus ferus caballus* (Linnaeus, 1758)

В соответствии с решением Международной комиссии по зоологической номенклатуре, *Equus ferus caballus* рекомендовано в качестве латинского названия домашней лошади — одомашненной формы дикой лошади, *Equus ferus* (Perissodactyla, Equidae) [Gentry et al., 2004]. Также в литературе употребляется прежнее название — *Equus caballus*.

Происхождение домашних лошадей обычно связывают с одним из четырёх подвидов дикой лошади Старого Света, из которых до настоящего времени сохранилась только лошадь Пржевальского, *E. ferus przewalskii*, существование которой поддерживают искусственно путём реинтродукции [Weinstock et al., 2005]. Происхождение домашней лошади от лошади Пржевальского было опровергнуто. Генетический анализ показал, что эти подвиды «разошлись» около 40–70 тыс. лет назад и в их геномах нет следов смешивания [Orlando et al., 2013]. Тарпана, *E. f. ferus*, вымершего в конце XIX в., считают наиболее вероятным предком домашней лошади, однако другие подвиды также могли внести вклад в генотип домашних лошадей [Waring, 2003]. Предки домашних лошадей населяли, по-видимому, различные биотопы — леса и открытые ландшафты (тундру и степь). При этом отмечают выраженную фенотипическую вариабельность разных популяций, что зачастую связывают не с географической изоляцией, а с половым отбором [Waring, 2003]. Так, у современных домашних лошадей отмечено, что гаремные самцы предпочитают кобыл определённой комплекции и масти, и такой отбор, сохраняясь у их потомков, приводит к социальной изоляции и появлению разнообразных экотипов [Feist, 1971]. Наиболее ранние свидетельства доместики лошадей обнаружены на территории евразийских степей и датируются 3500–4000 гг. до н. э. [Outram et al., 2009]. При этом уже

одомашненные лошади, по-видимому, периодически смешивались с дикими лошадьми, так же как это происходит в современности с дикими и домашними северными оленями, *Rangifer tarandus* [Клоков, 2013].

Сравнительно недавним одомашниванием лошадей и их выраженной адаптивностью объясняют распространённость появления одичавших лошадей в разных частях света и разнообразных биотопах [Goodwin, 2007]. Размер участков обитания отдельных групп одичавших лошадей обычно определяется обилием ресурсов и их распределением по территории [Salter, Hudson, 1982]. Так, для популяций, населяющих аридные местообитания, в которых пищевые ресурсы распределены неравномерно и существует недостаток воды, характерны участки обитания площадью до 50 км² [Berger, 1977]. Для групп одичавших лошадей, живущих в биотопах с обилием растительности, описаны участки обитания около 3 км² [Welsh, 1975].

Сравнение 19 популяций одичавших лошадей по всему миру показало, что, несмотря на происхождение от разных пород домашних лошадей, во всех случаях в популяциях формируется в целом сходная социальная структура [Linklater et al., 2000]. При одичании домашние лошади формируют социальную структуру, во многом подобную таковой у лошадей Пржевальского, *E. ferus przewalskii*, и некоторых других представителей рода *Equus*, таких как бурчеллова зебра, *E. quagga*, и горная зебра, *E. zebra* [Rubenstein, 1981]. Для такой социальной структуры характерны отдельные, стабильные и нетерриториальные группы. Основой популяции являются репродуктивные группы — гаремы, которые состоят из одного жеребца (гаремного жеребца), нескольких кобыл и молодых особей [Waring, 2003; Спасская и др., 2010]. Исключение составляет популяция лошадей Кайманавы (Новая Зеландия), где в гаремах может быть более одного взрослого жеребца [Linklater et al., 2000]. Обычно гаремный жеребец охраняет гарем от других жеребцов и хищников, однако не входит в иерархию кобыл гарема [Waring, 2003; Спасская и др., 2010]. Для некоторых популяций описано объединение нескольких гаремных групп в ассоциации, которые могут существовать достаточно длительное время [Спасская и др., 2010; Linklater et al., 2000]. Детёныши обоих полов в возрасте двух-четырёх лет изгоняются из гарема и обычно присоединяются к другим гаремам. Такой «обмен» особями между гаремами предотвращает инбридинг и обеспечивает генетическое разнообразие популяции [Rubenstein, 1981; Linklater et al., 2000]. В большинстве исследованных популяций одичавших лошадей социальные группы держатся преимущественно отдельно друг от друга [Linklater et al., 2000]. Исключе-

ние составляет популяция одичавших лошадей острова Водный (оз. Маныч-Гудило, Россия), где лошади держатся единым табуном до 400 особей [Спаская и др., 2010]. Интересно, что исторические источники описывают структуру популяций вымершего тарпана, *E. f. ferus*, как гаремы, объединённые в крупные табуны, состоящие из 600–1000 особей [Waring, 2003]. Помимо гаремов, в популяциях одичавших домашних лошадей выделяют холостяцкие группы из двух и более жеребцов, к которым могут присоединяться группировки молодых лошадей обоего пола и одиночные особи (обычно старые жеребцы) [Спаская и др., 2010; Linklater et al., 2000; Waring, 2003].

Для домашних лошадей характерно формирование тесных и долговременных социальных связей [Feist, McCullough, 1976]. Такие связи могут существовать между кобылами, кобылами и гаремным жеребцом, а также молодыми особями внутри своего возрастного класса [Waring, 2003]. Наиболее тесная связь возникает между матерью и жеребёнком [Žurek, Danek, 2011]. Для домашних лошадей характерно рождение одного детёныша; двойни рождаются крайне редко [Deskur, 1985]. Уже в первые минуты после родов мать запоминает запах своего детёныша, позднее происходит зрительное запечатление [Waring, 2003]. Наиболее близкие взаимоотношения между матерью и детёнышем сохраняются в течение первого года жизни жеребёнка, когда большую часть времени члены пары находятся на расстоянии не более пяти метров друг от друга. В возрасте пяти месяцев жеребёнок крайне редко отдаляется от матери более чем на 50 м [Tyler, 1972]. Близость между матерью и детёнышем ослабевает ко второму году его жизни, однако социальная связь между ними сохраняется на протяжении многих лет [Waring, 2003]. Отмечено, что мать может инициировать социальные контакты и аллогруминг (взаимную чистку) со своей дочерью, которая уже имеет собственное потомство и находится в другом гареме [Tyler, 1972].

Уже с первых дней жизни мать периодически отходит на небольшое расстояние от жеребёнка, особенно если тот пытается сосать молоко. Таким поведением мать, вероятно, обучает жеребёнка следовать за собой, что укрепляет связь в паре [Crowell-Davis, 1985]. При распознавании матери жеребята полагаются на зрительную систему в большей степени, чем на прочие органы чувств, а в первые дни жизни часто следуют за любым крупным объектом [Boyd, 1980; Waring, 2003]. Показано, что жеребята преимущественно отвечают за поддержание пространственной близости в паре с матерью [Grogan, McDonnell, 2005], тогда как мать охраняет детёныша от хищников и других лошадей, заслоняя его собой или уводя его в сторону [Feist,

McCullough, 1976]. Для домашних лошадей, в том числе и одичавших, описаны случаи инфантицида (или его попыток), когда жеребец, не являющийся отцом детёныша, стремится затоптать чужого жеребёнка для того, чтобы получить возможность произвести своё потомство [Gray, 2009]. Предполагается, что это явление достаточно распространено среди лошадей [Gray et al., 2012]. Сходное поведение описано для лошадей Пржевальского [Ryder, Massena, 1988] и для бурчелловых зебр [Pluháček, Bartoš, 2005]. Известны случаи, когда кобылы делают попытки «выкрасть» чужого жеребёнка, в особенности такое поведение характерно для самок, недавно потерявших своего детёныша [Grogan, McDonnell, 2005]. Кроме того, опасность для новорождённого жеребёнка представляет агонистическое поведение любого из членов гарема в ответ на появление незнакомой особи (нового жеребёнка) [Waring, 2003]. Кобыла с жеребёнком в первые месяцы его жизни держится на периферии гарема и уводит его в сторону при малейшей опасности [Feist, McCullough, 1976].

Уже в первый час жизни жеребёнок ищет вымя матери для кормления [Rossdale, 1967]. Во время питания молоком детёныш принимает характерное противонаправленное положение (голова к хвосту), разворачиваясь к матери и изгибая шею [Waring, 2003]. В таком положении для жеребёнка одинаково доступны оба соска на вымени, и он использует их по очереди в течение одного подхода. В случае если мать движется, а жеребёнок подходит для кормления, он зачастую обходит мать спереди и только затем принимает противонаправленное положение. Если мать не останавливается, детёныш обходит её снова и снова до тех пор, пока она не остановится и жеребёнок не получит возможность сосать молоко [Waring, 2003].

Установление тесной связи между матерью и жеребёнком играет важную роль для освоения им социальных навыков, которые имеют значение для успешности особи в сложной социальной среде [Waring, 2003]. Одним из ярких проявлений дружественных контактов у лошадей является аллогруминг (взаимная чистка) [Feh, 2005]. Это поведение обычно заключается в том, что две лошади, стоя в противонаправленном положении (голова одной лошади направлена к хвосту другой), аккуратно выкусывают и почёсывают друг другу шею, спину, холку или крестец с помощью резцов [Waring, 2003]. В эксперименте на домашних лошадях было показано, что при почёсывании именно этих областей тела лошади успокаиваются и у них снижается частота биения сердца [Feh, de Mazières, 1993]. Аллогруминг у лошадей является важным элементом проявления дружественного поведения при установлении иерархических связей среди кобыл и демонстрации рас-

положения гаремным жеребцом [Waring, 2003]. Первым партнёром для взаимной чистки для жеребёнка является мать [Tyler, 1972], однако, становясь старше, детёныш всё чаще инициирует аллогруминг с другими жеребьятами своего возраста [Crowell-Davis et al., 1986]. Партнёрами для такого поведения обычно являются детёныши кобыл, с которыми их матери находятся в дружественных отношениях [Waring, 2003].

Наблюдения за поведением одичавших домашних лошадей, *E. f. caballus*, проводили в Государственном природном биосферном заповеднике «Ростовский». Одичавшие лошади обитают на о. Водный (46°27'–46°29' с. ш.; 42°25'–42°33' в. д.) солёного озера Маныч-Гудило, принадлежащем к островному участку заповедника (Ростовская область, Орловский район; рис. А.1) [Миноранский, Чекин, 2003]. Остров Водный площадью 19 км² образовался вследствие обводнения оз. Маныч-Гудило в 50-х гг. XX в. после пуска в эксплуатацию Невинномысского канала и заполнения ложа озера водой. История современных одичавших лошадей заповедника берёт начало с момента обводнения оз. Маныч [Паклина, Климов, 1990]. Лошади, изначально задействованные в хозяйственной деятельности на территории, которая в настоящее время является о. Водный, были оставлены людьми на вольный выпас и одичали [Спаская, 2008; Миноранский, Узденов, 2011]. Потомки хозяйственных лошадей донской породы и (или) её помесей обитающие на о. Водный, к настоящему времени составляют наиболее крупную из постоянно существующих популяций одичавших лошадей на территории России [Спаская, 2008]. Для этой популяции показана высокая плодовитость взрослых кобыл, раннее начало размножения молодых кобыл, а также низкая естественная смертность при оптимальной численности [Паклина, Климов, 1990; Миноранский, Узденов, 2011]. За время существования заповедника (с 1995 г.) численность лошадей на острове колебалась от года к году приблизительно от 70 до 400 особей [Миноранский и др., 2010]. Лошади сформировали социальную структуру, имеющую значительные сходства с таковой в других популяциях одичавших лошадей и у других видов лошадиных [Паклина, Климов, 1990; Спаская, 2008; Спаская и др., 2010]. Данная популяция одичавших лошадей является объектом регулярных многолетних исследований поведения [Спаская и др., 2010], и животные не проявляют признаков беспокойства при приближении человека.

Основой островной популяции являются крупные гаремные группы (в среднем по 8–10 особей), охраняемые гаремными жеребцами. Большую часть года лошади держатся единым стадом, сохра-

няя относительно небольшую (около 5–30 м) дистанцию между гаремными группами. По периферии стада находятся небольшие гаремные группы, холостяцкие самцовые группы и одиночные самцы. Рождение жеребят происходит преимущественно в весенне-летний период [Миноранский и др., 2010; Спасская и др., 2010].

На острове преобладают целинные степи, аналогичные степям окружающей материковой части на почвах с различной степенью засоленности [Миноранский, Узденов, 2011]. Одичавшие лошади о. Водный в настоящее время являются основным средообразующим видом животных в степной экосистеме острова, на поддержание продуктивности которой оказывает благоприятное воздействие наличие пастбищной нагрузки [Казьмин, Дёмина, 2010]. Предок домашней лошади — тарпан, *Equus ferus ferus*, являющийся вымершим подвидом того же вида лошади, обитал именно в этом регионе, в европейских степях, ещё в середине XIX в. [Спасская, Павлинов, 2004; Миноранский, Узденов, 2011; Gentry et al., 2004].

2.1.6. Серый кенгуру, *Macropus giganteus* (Gray, 1821)

Серый кенгуру, *Macropus giganteus* (Diprotodontia, Macropodidae), населяет восточную часть Австралийского континента и о. Тасмания [Hume et al., 1989]. Эти сумчатые (Marsupialia) населяют широкий диапазон климатических зон и биотопов: от полупустынь до влажных тропических лесов [Dawson, 2012]. Серые кенгуру, обитающие в лесистых местностях, предпочитают держаться опушек и редколесья [Ramp, Coulson, 2002].

Серых кенгуру считают одними из наиболее социальных видов среди семейства Кенгуровые (Macropodidae), однако социальная организация кенгуру этого вида варьирует между популяциями, обитающими в различных биотопах [Southwell, 1984] и в регионах с разным уровнем хищничества [Favreau et al., 2010]. Единицей социальной структуры у кенгуру считают группу, члены которой поддерживают зрительный контакт и обычно находятся на расстоянии около 15–20 м друг от друга. В случае если одна особь демонстрирует реакцию испуга и убегает, то остальные члены группы всегда следуют в том же направлении. Группы кенгуру принято считать «открытыми», то есть особи могут свободно покидать группы и присоединяться к ним, чему не препятствуют другие особи [Carter et al., 2009a]. Размер группы серых кенгуру варьирует от 3 до 15 особей; группа иерархически структурирована, однако иерархия существует независимо между самками и самцами [Grant, 1973]. Подгруппой называют стабильные объединения особей, расстояние между которыми при пастыбе обыч-

но не превышает 10 м и активность которых в течение дня синхронизирована. Подгруппа может состоять из самки с потомством разных лет или из нескольких молодых самцов [Carter et al., 2009b]. Группы кенгуру могут объединяться в мобы (*англ.* mob), а несколько мобов называют агрегацией [Dawson, 2012]. Мобом называют нестабильные группировки кенгуру на одной территории, особи одного моба периодически взаимодействуют друг с другом, однако такие связи непостоянны и могут быть разделены большими временными промежутками [Dawson, 2012]. Под агрегацией понимают объединение нескольких мобов, которые в поисках пищи, воды или укрытий скапливаются на одной территории, однако не взаимодействуют друг с другом, а обмен особями между ними минимален [Carter et al., 2009b].

Размер индивидуальных участков обитания серых кенгуру варьирует между сезонами. Границы участка самки в среднем разнесены на расстояние около 3 км; участки самцов несколько больше — расстояние между границами может составлять 5 км [Grant, 1973]. Исследование с использованием генетического анализа показало, что, несмотря на выраженную филопатрию, группы формируются как за счет пересечения индивидуальных участков особей, так и из-за предпочтений находиться рядом с родственными особями [Best et al., 2014].

Из-за конвергентных сходств в размерах тела, особенностях полового диморфизма, социальной организации и занимаемых экологических нишах кенгуру рода *Macropus* зачастую сравнивают с непарнокопытными млекопитающими [Jarman, Kruuk, 1996]. Особенности родительской заботы у серых кенгуру имеют много сходств с парнокопытными и непарнокопытными открытых пространств, для которых характерно сопровождение детёнышем матери сразу после рождения (*англ.* followers) [Fisher et al., 2002]. Однако из-за особенностей развития сумчатых сопровождение матери начинается не после рождения, а после того, как детёныш окончательно покидает сумку матери [Fisher et al., 2002]. Детёныш серого кенгуру начинает выходить из сумки матери в возрасте около восьми месяцев [Dawson, 2012]. При этом мать часто выталкивает детёныша из сумки, сокращая её мускульные стенки. Детёныш, оказавшись снаружи, пытается сразу вернуться, однако мать не сразу допускает это, сокращая полукружные мышцы у отверстия сумки. По мере взросления детёныш всё чаще и дольше находится вне сумки, и в возрасте 11 месяцев он уже окончательно покидает сумку и начинает следовать за матерью [Poole, 1975]. В следующие 7–8 месяцев детёныш просовывает голову в сумку матери только для кормления молоком, однако частота молочного

кормления сокращается с увеличением доли растительной пищи в рационе [Poole, 1975; Dawson, 2012]. Мать постоянно держит детёныша в поле зрения, однако именно детёныш ответствен за поддержание пространственной близости с матерью [Dawson, 2012]. При беспокойстве мать уводит детёныша от источника потенциальной опасности. Мать является для детёныша регулярным партнёром для игр, а игры между детёнышами происходят очень редко [Kaufmann, 1975].

В возрасте полутора-двух лет детёныш обычно отделяется от матери, однако связь между ними зачастую сохраняется: уже половозрелый серый кенгуру может пастись или отдыхать вместе с матерью, наблюдали также аллогруминг между встретившимися самкой и её взрослым детёнышем [Dawson, 2012]. Детёныш остаётся в той же группе, к которой принадлежит мать, или занимает соседний участок, причём индивидуальные участки матери и её выросшего детёныша обычно граничат [Best et al., 2013]. Показано, что присутствие родственных самок на смежной или перекрывающейся территории связано с повышенной репродуктивной успешностью самки [Jarman, 1993].

Материал по поведению серых кенгуру, *M. giganteus*, был собран в Национальном парке «Остров Мария» (42°34'–42°44' ю. ш.; 148°00'–146°10' в. д.), заповедном острове площадью 115 км², расположенном у восточного побережья о. Тасмании, Австралия (рис. А.1). На территории острова обитает около 2 тыс. серых кенгуру [Ingram, 2013]. На острове отсутствуют постоянные поселения людей и наземный транспорт, но его регулярно посещают туристы. Охота на кенгуру в национальном парке запрещена. В совокупности это создаёт хорошие условия для наблюдений, так как животные демонстрируют низкий уровень беспокойства при приближении человека [Nielsen, 2009]. Серые кенгуру были расселены на о. Мария в 60-х гг. XX в. с прилегающей территории о. Тасмания [Ingram, 2013]. В отличие от самой Тасмании, на о. Мария отсутствуют интродуцированные плацентарные, которые питаются травой (домашний скот, кролики, зайцы и др.) [Nielsen, 2009], потому кенгуровые являются важным звеном экосистемы острова, осуществляя пастбищную нагрузку, необходимую для растительных сообществ открытых ландшафтов острова [Ingram, Kirkpatrick, 2013]. В таких биотопах острова, как прибрежные луга, опушки леса, гари, заболоченные местности, можно наблюдать крупные скопления (мобы) серых кенгуру, состоящие из трёх и более семейных групп [Dawson, 2012; Ingram, 2013]. Как и на всей территории штата Тасмания, детёныши серых кенгуру о. Мария рождаются в течение всего года, однако пик рождаемости приходится на летние месяцы (декабрь-март) [Pearse, 1981].

2.2. Сбор материала по латерализации в материнско-детских взаимоотношениях

У всех исследованных видов в ходе сбора материала регистрировали взаимное расположение членов пары «мать — детёныш». У исследованных видов китообразных использовали категории «мать находится слева/справа от детёныша». Таким образом, мы регистрировали только конечный результат, так как у нас не было возможности точно определить инициатора выбора определённого латерального положения (в связи с тем, что мы регистрировали преимущественно надводное поведение). У тихоокеанского моржа и исследованных наземных видов млекопитающих мы имели возможность наблюдать, кто являлся инициатором объединения пары «мать — детёныш», поэтому использовали категории «детёныш располагается так, что мать находится слева/справа от него» или «мать располагается так, что детёныш находится слева/справа от неё».

2.2.1. Сбор материала по морским млекопитающим

Белуха, *D. leucas*. Сбор данных по поведению белух на репродуктивном скоплении у мыса Белужий (о. Большой Соловецкий, Белое море) проводился в течение 30 дней в июле-августе 2009 г. и в течение 20 дней в июле-августе 2010 г. Наблюдения, фотосъёмку, надводную и подводную видеосъёмку животных проводили дважды в сутки по 3–4 ч во время отлива, когда в исследуемой области наблюдается наибольшее число животных [Белькович и др., 2002].

Надводная видеосъёмка. Каждый отлив (за исключением дней со штормовой погодой) непосредственно с береговой линии мыса Белужий проводили продолжительную надводную видеосъёмку пар «взрослая особь — детёныш» с использованием цифровой видеокамеры (Sony DCR-SR-220E с телеобъективом Sony VCL-2030X). Одновременно фотографировали правый и левый бока детёныша и взрослой особи, за которой следует детёныш, с использованием цифровой фотокамеры (Canon EOS 500D) с длиннофокусным объективом (Sigma AF18-250 мм F3.5-6.3 HSM). Полученный фотокаталог пар «взрослая особь — детёныш» использовали для идентификации животных на видеозаписях. Распознавание отдельных особей производили по индивидуальным естественным маркёрам, как на теле матери, так и на теле детёныша (шрамы, «вырезки» на спинном гребне,

пигментные пятна на коже; рис. А.3). Такой метод фотоидентификации широко применяется в исследованиях белух [Краснова и др., 2011; McGuire et al., 2014]. Если индивидуально-идентифицированный детёныш приходил на скопление в паре с одной и той же взрослой особью более двух дней наблюдений, то такую пару считали парой «мать — детёныш» [Краснова и др., 2006; Grellier et al., 2003].

Съёмку каждой отдельной пары «мать — детёныш» вели максимально возможное время, т.е. до тех пор, пока пара не покидала скопление или до момента отдаления матери и детёныша друг от друга на расстояние, приблизительно равное длине тела взрослой особи. Когда уже однажды заснятую пару отмечали в последующие дни, видеосъёмку такой пары продолжали. При дальнейшем анализе видеоматериала для каждой пары регистрировали положение детёныша относительно матери (рис. А.4).

Для оценки латерализации в расположении детёныша выделяли сессии, в течение которых детёныш находился с левой или с правой стороны от матери. При наблюдении надводного поведения белух мы не имели возможности непрерывно регистрировать поведение детёныша рядом с матерью (так как животные периодически погружались под воду), а наблюдали лишь серии эпизодов поведения животных во время выныривания на поверхность. Использование каждого отдельного эпизода как независимого события для оценки латерализации может быть некорректным, так как во время нахождения под водой детёныш мог как изменять, так и не изменять своего положения относительно матери. Для того чтобы избежать потенциального влияния неслучайной последовательности данных, наблюдаемых сериями, в исследованиях поведенческой латерализации часто применяется условное деление поведения животных на сессии [Clapham et al., 1995; Weir et al., 2004; Austin, Rogers, 2012]. Новая сессия начиналась, когда детёныша наблюдали латерально (слева или справа) от матери, и заканчивалась, когда детёныш менял свое латеральное положение (был с одной стороны от матери, а оказался с другой), оказывался в нелатеральном положении относительно матери (перед матерью или сзади от неё), отдалялся от матери на расстояние более одной длины тела взрослой особи, а также когда пара выходила из зоны видимости наблюдателя более чем на 30 минут. Каждой сессии присваивали одну из двух категорий: «мать находится *слева* от детёныша» или «мать находится *справа* от детёныша».

Латерализацию в расположении детёныша оценивали в двух из наиболее обычных типах поведения белух на скоплении: «отдыхе» и «перемещении» [Белькович и др., 2002]. Во время отдыха белухи

«лежат» на поверхности воды или очень медленно передвигаются без погружений, тогда как при перемещении животные двигаются по периметру скопления, совершая периодические погружения под воду [Белькович и др., 2002; Краснова и др., 2009]. Ситуации, когда пара «мать — детёныш» проявляла другие типы поведения, исключали из анализа. Предварительное исследование в 2009 г. не выявило значимого влияния внешних факторов (расположения наблюдательной вышки, направления течений или времени суток) на положение детёныша относительно матери [Каренина, 2010].

Был проведён дифференцированный анализ полученных данных по детёнышам разных возрастов. Так как точное определение возраста исследуемых детёнышей было невозможным, применяли условное разделение на три основные возрастные категории. Отнесение детёныша к определённой категории проводили на основе характеристик окраса и размера белух разного возраста, описанных в исследованиях других авторов [Краснова и др., 2006; Светочева, Желудкова, 2010]. Отличительными особенностями детёнышей младшей возрастной категории (0–1 месяц) являлись коричневая окраска, наличие характерных кожных складок на теле, длина тела не более трети длины тела матери (рис. А.5А). К средней возрастной категории (около 1–6 месяцев) относили детёнышей, имеющих чёрную или тёмно-серую окраску с большим числом более светлых неровных пятен и с длиной тела равной трети — половине длины тела матери (рис. А.5Б). Старшая возрастная категория (около 6–18 месяцев) включала серых и светло-серых детёнышей с длиной тела более половины длины тела матери (рис. А.5В). Определение пола детёнышей на полученных видеозаписях было невозможным.

Известно, что на репродуктивных скоплениях детёныши белух часто образуют кратковременные ассоциации друг с другом, что, видимо, способствует социализации молодых белух [Краснова и др., 2006; Светочева, Желудкова, 2010]. В случаях, когда детёныш отдался от матери и присоединялся к группе других детёнышей более старшего возраста, видеосъёмку поведения детёныша продолжали. При последующем анализе таких эпизодов отмечали латеральное положение детёныша относительно других детёнышей, к которым он приближался.

Подводная видеосъёмка. Латерализация пространственных взаимоотношений между детёнышем и взрослой особью у белух была исследована также, когда животные погружались под воду. На весь период проведения исследования в районе репродуктивного скопления на расстоянии 15–20 м от берега и на глубину около пяти метров

устанавливали цифровую видеокамеру (Sony Color High-Res EX с объективом Tantos TAB 02812-2,8 мм) в прозрачном водонепроницаемом боксе (2009 г.: цилиндрической формы, высотой 40 см и диаметром 25 см; 2010 г.: куполообразной формы, высотой 30 см, диаметр основания — 37 см). Камера регистрировала поведение белух у поверхности дна. Изображение с подводной видеокамеры поступало по кабелю на монитор и регистратор видеокамеры (Sony DSR-DVD403E), расположенной на наблюдательной вышке в непосредственной близости от репродуктивного скопления. При просмотре подводных видеозаписей регистрировали положение детёныша во всех заснятых парах (рис. А.6). Так как пары обычно проплывали мимо камеры на значительном расстоянии и из-за низкой освещённости естественные маркёры на теле животных были плохо различимы, что делало невозможным точное индивидуальное распознавание. Данные подводной видеосъёмки были получены за продолжительный период (50 дней) и в разные сезоны (лето 2009 и 2010 гг.). Учитывая высокую численность белух, посещающих репродуктивное скопление в течение лета [Кириллова и др., 2004], можно предположить, что большинство заснятых на подводную видеокамеру пар «взрослая особь — детёныш» были разными особями и вероятность повторного учёта данных от одной пары невелика. Это подтверждается исследованием реакции белух на подводную видеокамеру, проведённым на Соловецком репродуктивном скоплении в ходе другого исследования. Результаты показали, что большинство индивидуально-идентифицированных белух, приближавшихся к видеокамере, являлись разными особями, что, вероятно, связано с потерей интереса к незнакомому объекту после однократного приближения к нему [Каренина и др., 2010].

Анализ аэрофотографий. Для анализа латерализации у белух Белого и Охотского морей были использованы фотографии, полученные в ходе авиаучётов. Из общего числа снимков (более 20 тыс.) были отобраны 93 фотографии беломорских белух и 149 фотографий белух Охотского моря. Первым критерием отбора являлось наличие на фотографии чётко различимой пары «взрослая особь — детёныш». Согласно принятой системе, используемой при анализе аэрофото-снимков белух, под взрослой особью понимали полностью белых особей обычного размера, а к детёнышам относили особей длиной менее 2/3 от длины тела взрослой особи и с окраской от серого до чёрного и коричневого [Doidge 1990]. Вторым критерием для включения фотографии в анализ было положение детёныша латерально (сбоку) и в непосредственной близости от взрослой особи (на рас-

стоянии не более одной длины тела взрослой особи). Фотографии, на которых детёныш находился на приблизительно равном расстоянии от двух и более взрослых особей, исключали из анализа. Кроме того, из совокупности фотографий белух в Белом море были исключены фотографии, полученные на Соловецком репродуктивном скоплении.

При анализе отобранных снимков регистрировали взаиморасположение взрослой особи и детёныша («взрослая особь находится слева/справа от детёныша»; рис. А.7), а также положение детёныша относительно продольной оси тела взрослой особи: «перед взрослой особью» (когда голова детёныша выдаётся вперед относительно головы взрослой особи; рис. А.7А), «сбоку от взрослой особи» (когда голова детёныша находится на уровне туловища взрослой особи; рис. А.7Б) и «в эшелонной позиции» (когда голова детёныша находится на уровне хвостового плавника взрослой особи; рис. А.7В). Для последующей оценки потенциального влияния других особей на латерализацию в паре «взрослая особь — детёныш» на фотографиях регистрировали присутствие («есть/нет») и положение («слева/справа от пары») белух, находящихся от пары в радиусе пяти длин тела взрослой особи (рис. А.7Г). Другие варианты расположения других особей вблизи пары «мать — детёныш» исключали из анализа. При обнаружении группы белух во время авиаучёта фотографы делали продолжительные серии последовательных снимков одних и тех же животных. В связи с этим покадровый анализ серий снимков позволял выявить всех особей, находившихся рядом с парой, с высокой точностью. Серии снимков выявляли по времени съёмки и относительно положению белух. Данные по одной паре регистрировали только на одном, наиболее резком из серии снимков.

Методика проведения авиаучётов белух была нацелена на избегание повторной съёмки одних и тех же особей в ходе одного учёта (кроме случаев с сериями снимков групп белух, описанных выше), поэтому вероятность того, что одна и та же пара «взрослая особь — детёныш» была включена в анализ повторно, сводится к минимуму. Нельзя исключить вероятность того, что одна и та же пара была занята в разные годы проведения учётов. Однако численность белух в районах исследования превосходит число включённых в анализ фотографий в десятки раз, в связи с чем вероятность получения повторных данных от одной пары низка.

Косатка, *O. orca*. Сбор материала по поведению рыбоядных (резидентных) косаток в Авачинском заливе (полуостров Камчатка) проводился с 7 июля по 28 августа 2011 г. по 3–6 ч в день. Поиск косаток в акватории осуществляли визуально с помощью биноклей либо

с помощью мобильной стереосистемы гидрофонов [Федутин и др., 2004]. Наблюдения, фото и видеосъёмку проводили с надувной моторной лодки (рис. А.8). После визуального обнаружения косаток группа исследователей на лодке следовала параллельным курсом с ними, если животные перемещались или останавливались, если животные отдыхали или кормились. Для последующей индивидуальной идентификации животных проводили фотосъёмку косаток с использованием цифровой фотокамеры (Canon EOS 1D) с длиннофокусным объективом (Canon EF100-400 мм f/4.5-5.6L IS USM). Параллельно с лодки вели продолжительную видеосъёмку поведения самок с детёнышами у поверхности воды с использованием видеокамеры (Sony DCR-SR-220E). Кроме того, на фото- или видеокамеру регистрировали случаи, когда детёныш отдалялся от матери и формировал пару с другими детёнышами (например, когда мать удалялась от детёныша для питания).

Во время наблюдений регистрировали тип поведения животных. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша была исследована в следующих типах поведения косаток: «перемещение», «социально-игровое поведение» и «избегание лодки» [Barrett-Lennard et al., 1996; Erbe, 2002; Ивкович, 2006]. При перемещении пара двигалась спокойно, с равномерной скоростью и не меняла направления движения в течение более чем пяти выныров на поверхность для вдоха. К социально-игровому поведению относили те случаи, когда детёныш выпрыгивал из воды, хлопал по поверхности хвостовым или грудным плавником, совершал кручения вокруг продольной оси тела, взбирался на спину матери. При избегании исследовательской лодки пара двигалась, резко меняя направление и удлиняя дыхательные паузы, при этом отдаляясь от лодки.

В связи с тем, что приближение судна может влиять на поведение китообразных [Corkeron 1995; Stensland, Berggren, 2007; Steckenreuter et al., 2011], в том числе косаток [Williams et al., 2002; 2006; Lusseau et al., 2009], сбор данных по взаиморасположению матерей и детёнышей косаток проводили с учётом близости исследовательской лодки. При каждой встрече пары «мать — детёныш» определяли положение лодки относительно пары (слева/справа) и приблизительное расстояние между лодкой и парой с помощью морского бинокля со встроенной дальномерной шкалой (Bushnell Marine 7×50 Waterproof). Выделяли три категории расстояния: «далёкое» (160–180 м), на котором предполагалось наименьшее потенциальное влияние лодки на поведение косаток, однако положение детёныша относительно матери ещё можно было точно определить; «близкое» (ме-

нее 10 м), при котором детёныши обычно проявляли поведение, типичное для реакции избегания (удлинение дыхательных пауз, смена траектории движения [Williams et al., 2002]); и «промежуточное» расстояние (10–160 м). Условное разделение расстояния между лодкой и парой на «далёкое» и «близкое» отражает наиболее контрастные ситуации, в которых проводили наблюдения.

Для фотоидентификации косаток использовали естественные маркёры на теле животных (рис. А.9): форма седловидного и заглазничного пятна, форма спинного плавника, выемки, шрамы и царапины на плавниках и теле [Würsig, Jefferson, 1990]. Сравнение полученных фотографий с каталогом косаток Авачинского залива [Ивкович, 2006] позволяло идентифицировать каждую особь в паре, проверить, является ли самка, с которой был заснят детёныш, его матерью, и определить возраст детёныша с точностью до года. Фотосъёмку и последующую индивидуальную идентификацию особей проводила Т. В. Ивкович (СПбГУ), имеющая многолетний опыт исследований косаток Авачинского залива.

При анализе видеоматериала регистрировали взаиморасположение матери и детёныша («мать находится слева/справа от детёныша»; рис. А.10), когда детёныш находился от матери на расстоянии не более одной длины тела взрослой косатки. Кроме того, отмечали присутствие (есть/нет) и положение («слева/справа от пары») других косаток в радиусе пяти длин тела взрослой особи от пары (рис. А.10Г). Как и в случае белух, для оценки латерализации в расположении детёныша у косаток выделяли сессии (Clapham et al., 1995; Weir et al., 2004; Austin, Rogers, 2012), в течение которых детёныш находился с одной или с другой стороны от матери.

Тихоокеанский морж, *O. r. divergens*. Сбор материала по поведению моржей на о. Колочин (Чукотское море) проводился с 8 августа по 13 сентября 2015 г. в дневное время по 4–6 ч в сутки. Наблюдения, фото- и видеосъёмку проводили с обзорной площадки — уступа на склоне, в основании которого находилось лежбище моржей. Расположение наблюдательной точки обеспечивало широкий обзор и позволяло наблюдать моржей в прибрежной зоне вблизи лежбища (рис. А.11). Вид сверху в сочетании с высокой прозрачностью воды в большинстве случаев позволял отслеживать перемещение особей в паре «мать — детёныш» относительно друг друга не только при выныривании на поверхность, но и когда животные находились под водой на небольшой глубине. Мы проводили видеосъёмку пар, находящихся в воде в поле видимости наблюдателя с помощью камеры Sony HDR-XR 260VE. Для последующей индивидуальной идентификации

матерей с детёнышами фотографировали сверху при помощи фотокамеры (Canon EOS 70D) с длиннофокусным объективом (Canon EF 100–400 мм F4.5–5.6 L IS II USM). Особей распознавали по индивидуальному «рисунку» пятен, шишек и шрамов на спине, а в некоторых случаях также по форме и цвету клыков. Для каждого детёныша определяли возрастную категорию: новорождённые (сеголетки в возрасте около четырёх-пяти месяцев) и детёныши в возрасте более одного года (внутри категории отмечали наиболее вероятный возраст детёныша — 1 год или 2–3 года). Использовались принятые критерии для визуального определения возраста моржат, такие как размер тела (относительно взрослой особи), пропорции тела, окрас и размер клыков [Fay, Kelly, 1989].

Так как в большинстве случаев мы имели возможность непрерывно наблюдать одну пару «мать — детёныш» в течение длительного времени (пары обычно подолгу держались в воде вблизи лежбища), здесь мы регистрировали не сессии, как в случае с китообразными, а выбор детёнышем положения относительно матери. Один из вариантов латерального положения («детёныш располагается так, что мать находится слева/справа от него») регистрировали, когда моржонок занимал положение сбоку от матери, если до этого он находился позади неё. Положение учитывали, только если детёныш располагался от матери не далее чем на расстоянии, приблизительно равном длине тела взрослого моржа, а также в отсутствие других особей в радиусе пяти длин тела взрослой особи от пары. В следующий раз выбор латерального положения в той же паре регистрировали только после пространственного разъединения пары.

В анализ были включены только два типа поведения пар «мать — детёныш» — «спокойное перемещение» и «отдых». Под спокойным перемещением понимали ситуации, когда пара «мать — детёныш» медленно плыла у поверхности воды, не проявляя признаков беспокойства и не участвуя в активных, визуально распознаваемых наблюдателем социальных взаимодействиях с другими особями (рис. А.12). При отдыхе оба члена пары сохраняли относительную неподвижность (или очень медленно перемещались, вероятно, из-за течения), «зависнув» у поверхности воды, так что спины животных выдавались над поверхностью воды. Учитывали только те случаи, когда мать и детёныш отдыхали параллельно, бок о бок друг с другом. Так как задачей являлось оценить латерализацию в поведении детёныша, регистрировали случаи, когда детёныш приближался к уже отдыхающей матери и располагался отдыхать сбоку от неё. В случае отдыха регистрировали как приближение детёныша к матери сзади,

так и приближение детёныша к матери спереди, с головы. Латерализацию при отдыхе анализировали отдельно при расположении матери и детёныша сонаправленно (головы особей направлены в одну и ту же сторону) (рис. А.13) и противонаправленно (головы особей направлены в противоположные стороны).

2.2.2. Сбор материала по наземным млекопитающим

Европейский сайгак, *S. t. tatarica*. Наблюдения за европейскими сайгаками в заповеднике «Чёрные земли» проводили с 6 мая по 8 июня 2013 г. в течение 6–12 ч в день. Отёл сайгака в 2013 г. начался в первой декаде мая. Сбор данных проводили в два этапа и двумя способами: однократные наблюдения за самками с детёнышами в возрасте около одной недели во время массовой кочёвки сайгака к летним пастбищам после отёла [Кокшунова, 2011]; и продолжительные наблюдения за резидентными самками с детёнышами в возрасте около двух недель. Наблюдения проводили за самками как с одним, так и с двумя детёнышами. Условно, для удобства изложения, по отношению к самкам с двумя детёнышами в тексте применяется термин «пара „мать — детёныши“».

Однократные наблюдения. Сбор данных проводили в двух точках «Степного» участка заповедника, удалённых друг от друга на расстояние 20 км, со смотровой вышки (рис. А.14) и с возвышенности (остепнённого бархана). Наблюдения с вышки и с возвышенности проводили в течение двух и трёх дней соответственно. В связи с тем, что в этот период большинство сайгаков на данной территории кочевали в одном направлении, а точки наблюдений располагались на пути разных «потоков» миграции животных, вероятность повторного учёта одной и той же пары была крайне невелика. Наблюдения за сайгаками проводили в утренние и вечерние часы с расстояния 0,5–1,5 км с использованием подзорной трубы (Simmons 20–60×60) на штативе. В связи с тем, что из-за большого расстояния до животных индивидуальная идентификация была невозможна, для каждой пары, видимой с наблюдательной точки, латеральное положение детёныша регистрировали однократно. Так как подавляющее большинство пар двигалось в одном направлении, наблюдение за одной областью в поле видимости подзорной трубы, зафиксированной на штативе, позволяло избегать повторного наблюдения одних и тех же пар.

При проведении однократных наблюдений за кочующими сайгаками положение детёнышей отмечали в двух наиболее часто наблюдавшихся типах поведения: во время «перемещения при кочёвке» и перед «питанием молоком». При перемещении при кочёвке пара, не

делая остановок, целенаправленно двигалась в одном направлении. Один из вариантов латерального положения («детёныш располагается так, что мать находится слева/справа от него») для каждой пары регистрировали, когда детёныш (или оба детёныша из двойни) подходил к матери сзади и располагался сбоку от неё на расстоянии не более одной длины тела взрослого сайгака (рис. А.15). В следующий раз выбор латерального положения регистрировали только после пространственного разъединения пары. В большинстве случаев детёныши из двойни подходили к матери сзади вдвоём, при этом регистрировали один из двух вариантов расположения детёнышей: оба детёныша располагались с одной стороны от матери или один детёныш располагался слева, а другой справа от матери. Случаи, когда один детёныш из пары приближался к матери в одиночку, были редки и не были включены в анализ.

Во время кочёвки питание молоком детёныши практически всегда начинали с «обходом матери» — детёныш подходил к матери сбоку, затем обходил её с головы и вставал кормиться с противоположного её бока. Во время сосания молока детёныш сохранял противонаправленное (голова особой направлены в противоположные стороны) положение относительно матери, а его голова находилась под брюхом матери. Другие варианты приближения к матери для питания молоком были исключены из данного анализа, так как во время кочёвок их наблюдали крайне редко. Учитывали положение детёныша во время обхода, перед тем как он начинал питание молоком. В случае самок с двойнями чаще всего один из детёнышей первым подходил к матери (также с «обходом матери») и начинал сосать молоко, тогда как второй детёныш подходил позднее и начинал сосать с той стороны, которая осталась свободной, не обходя перед этим мать. В анализ были включены только описанные случаи питания молоком двумя детёнышами, при этом регистрировали выбор латерального положения у детёныша, подошедшего на кормление первым.

Также отмечали случаи, когда двое детёнышей одной самки образовывали пару в отсутствие матери (мать отдалялась на расстояние около 50 м и более). При этом регистрировали положение детёныша, который подходил ко второму детёнышу сзади и занимал латеральное положение относительно него.

Продолжительные наблюдения. Сбор данных проводили в трёх точках, разнесенных на расстояние более 30 км друг от друга. В каждой точке наблюдения проходили в течение всего светового дня по 5–7 дней. Наблюдения за поведением сайгака вели из замаскированных растительностью временных укрытий — скрадков (рис. А.16), что по-

звляло наблюдать за животными длительное время с близкого расстояния (до 10 м), проводить фото- и видеосъёмку. Скрадок устанавливали либо у разливов артезианских скважин, куда сайгаки регулярно приходят на водопой, либо на возвышенности у мест агрегации животных. В соответствии с рекомендациями научных сотрудников заповедника наблюдатель заходил в скрадок в темноте до рассвета, чтобы не вызывать беспокойства животных. В течение дня поведение всех держащихся рядом с укрытием самок с потомством регистрировали визуальным способом с использованием бинокля (Nikon Action ex12×50 cf) и с помощью видеокамеры (Sony HDR-XR 260 VE). Также проводили фотосъёмку животных при помощи цифровой фотокамеры (Canon EOS 500D) с длиннофокусным объективом (Sigma AF18-250 мм F3.5-6.3 HSM) для последующей индивидуальной идентификации. Для распознавания особей на снимках использовали совокупность признаков: окрас головы, шрамы на теле, а также индивидуальный «рисунок» линного меха (рис. А.17). Точное визуальное определение пола сайгачат было невозможным.

В связи с тем, что матери редко инициировали пространственное объединение с детёнышами, для анализа использовали только те случаи, в которых объединение пары инициировал детёныш. Один из вариантов латерального положения («детёныш располагается так, что мать находится слева/справа от него») регистрировали каждый раз, когда детёныш подходил к матери сзади и располагался сбоку от неё на расстоянии не более одной длины тела взрослого сайгака. Оценку латерализации в расположении детёныша проводили в двух наиболее часто наблюдавшихся типах поведения: при «спокойном перемещении», которое могло сопровождаться пастьбой и кратковременным отдыхом стоя, а также перед «питанием молоком». Регистрацию латерального положения детёнышей при спокойном перемещении (рис. А.18, А.19) проводили таким же образом, как и в случае однократных наблюдений за парами во время перемещения при кочёвке. Однако, в отличие от сайгаков во время кочёвки, у резидентных животных детёныши обычно начинали питание молоком «без обхода матери» — детёныш подходил к матери сбоку, а затем из изначальной сонаправленной позиции (голова детёныша направлена к голове самки) детёныш разворачивался перпендикулярно к самке и сразу же начинал сосать молоко. Во время сосания молока детёныш сохранял противонаправленное (голова к хвосту) положение относительно матери, при этом голова сайгачонка находилась под брюхом матери (рис. А.20). Другие варианты приближения к матери для питания молоком были исключены из данного анализа. Учитывали латеральное

положение детёныша как только он подходил к матери сбоку, то есть перед тем как он разворачивался и начинал питание молоком. В случае самок с двумя детёнышами регистрировали выбор латерального положения у детёныша, первым подошедшего на кормление.

Одичавшая домашняя лошадь, *E. f. caballus*. Сбор данных по поведению одичавших лошадей проводили в заповеднике «Ростовский» с 23 августа по 17 сентября 2012 г. и с 9 по 23 июня 2013 г. В 2012 и 2013 гг. наблюдения проводили за разными особями.

Поведение лошадей регистрировали визуально, а также проводили видеосъёмку (видеокамера Sony DCR-SR-220E). Также проводили фотосъёмку каждой пары «мать — жеребёнок» для последующей индивидуальной идентификации. Распознавание особей осуществляли по окрасу самого животного (масти), индивидуальному рисунку пятна на голове (рис. А.21) и конечностях, а также по шрамам на теле. Для каждого детёныша регистрировали пол и возрастную категорию: младшая (0–1 месяц; рис. А.24А), средняя (1–6 месяцев; рис. А.24Б) и старшая (6–18; рис. А.24В) по принятым визуальным признакам [Hintz et al., 1979].

Наблюдения за каждой парой «мать — жеребёнок» проводили по 6–8 ч в день в течение двух периодов по три дня каждый, разделённых трехдневным перерывом (всего по шесть дней/пара). Если в гареме было несколько жеребят, то наблюдения вели параллельно за всеми жеребятами одного гарема, что было возможно благодаря тому, что члены одного гарема постоянно держатся на близком расстоянии друг от друга. Во время видеосъёмки и визуальной регистрации поведения исследователь находился на расстоянии 10–20 м сзади или спереди от наблюдаемой пары для того, чтобы избежать потенциального влияния на асимметричное поведение лошадей человека, находящегося с одной стороны от них. Регистрировали один из вариантов латерального положения жеребёнка относительно матери («детёныш располагается так, что мать находится слева/справа от него»), если дистанция между ними не превышала длины тела взрослой особи. Случаи, когда во время объединения в пару встраивалась другая особь, разделяя мать и жеребёнка, и когда один или оба из членов пары были вовлечены в активные взаимодействия (дружественные и агонистические контакты) с другими лошадьми, не включали в анализ.

Раздельно учитывали случаи, когда латеральное положение в паре определял жеребёнок (приближался к матери сзади и занимал положение сбоку от неё) и когда за выбор положения отвечала мать (приближалась к жеребёнку сзади и занимала положение сбоку от не-

го). Регистрировали только те случаи, когда перед выбором матерью или детёнышем латерального положения лошади в паре находились друг за другом. После того как один случай выбора латерального положения был зарегистрирован, следующий регистрировали только при следующем пространственном объединении пары после разъединения. Выбор положения в паре каждым из её членов учитывали в трёх типах поведения: при «отдыхе», когда животные стояли неподвижно более одной минуты, опустив голову и обычно наполовину прикрыв веки (чаще всего такой тип поведения был синхронизирован у всех членов гарема); при «спокойном перемещении», которое могло сопровождаться кратковременными (обычно не более одной минуты) остановками для пастьбы (рис. А.22) и при «беспокойстве», когда мать с жеребёнком быстро перемещались в направлении от источника беспокойства, демонстрируя признаки волнения (прижатые уши, характерные акустические сигналы) (рис. А.23). Проявление беспокойства в парах «мать — детёныш» было характерно в случае активных агрессивных взаимодействий между другими особями (обычно жеребцами) вблизи от пары. Подобная реакция типична для лошадей, так как агонистическое поведение других членов группы представляет угрозу для жизни жеребёнка, в особенности новорождённого [Feist, McCullough, 1976; Waring, 2003].

Отдельно были рассмотрены случаи, когда жеребёнок приближался к матери и сразу же начинал «питание молоком». Было выделено два чётко различимых варианта приближения жеребёнка к вымени матери: «без обхода матери» и «с обходом матери». В первом варианте детёныш сначала подходил к матери сбоку, а затем из исходной сонаправленной позиции (голова жеребёнка направлена к голове кобылы) детёныш разворачивался и начинал сосать молоко. При втором варианте жеребёнок подходил к матери сбоку и также занимал сонаправленную позицию, но затем обходил её с головы и вставал сосать молоко с противоположного её бока (рис. А.25). Так как в большинстве случаев второй вариант кормления возникал, если мать перемещалась, можно предположить, что такое поведение жеребенка направлено на то, чтобы остановить идущую мать и получить возможность сосать молоко. Во время собственно сосания молока детёныш сохранял противонаправленное (голова к хвосту) положение относительно матери, при этом голова жеребёнка находилась под брюхом матери. Учитывали латеральное положение детёныша перед началом питания молоком, когда он подходил к матери сбоку. В случае питания молоком без обхода матери латеральное положение регист-

ривали перед тем, как детёныш разворачивался и начинал питание молоком.

Для сравнения поведения жеребят в разных латеральных положениях относительно матери были рассмотрены случаи пространственного разъединения пары, когда при спокойном перемещении жеребёнок изначально находился сбоку от матери, но затем мать отошла от него вперёд на расстояние более 10 м. В анализ были включены только те случаи, когда сразу после разъединения пары жеребёнок проявлял беспокойство и стремился снова приблизиться к матери, то есть по всем признакам разъединение являлось ненамеренным со стороны детёныша. Отмечали, с какой стороны от детёныша находилась кобыла непосредственно перед пространственным разъединением. При анализе сравнивали число разъединений, произошедшее за равные промежутки времени нахождения жеребёнка с левой и с правой стороны от матери. Такие промежутки складывались из равных периодов нахождения жеребёнка с одной и с другой стороны от матери в каждый из дней наблюдения за конкретной парой. Такие периоды были равны наименьшему времени, проведённому жеребёнком с определённой стороны от матери, для данной пары в течение одного дня наблюдений. То есть если в течение дня жеребёнок находился справа от матери, например, 49 минут, а слева от матери — 21 минуту, то в анализ включали по 21 минуте нахождения жеребёнка с одной и с другой стороны. Таким образом, предпочтение жеребёнком определённого латерального положения не искажало результат данного анализа.

По сходной схеме (за равные промежутки времени нахождения жеребёнка с левой и с правой стороны от матери) регистрировали и анализировали случаи дружественных социальных взаимодействий между членами пары, когда лошади проявляли один или последовательно несколько из перечисленных поведенческих актов: аккуратно выкусывали, вылизывали друг друга, тёрлись друг о друга головой (рис. А.26). Регистрировали инициатора такого поведения и латеральное положение, которое он занимает относительно другого члена пары.

Кроме того, отдельно отмечали латеральное взаиморасположение особей при взаимном аллогрумминге (выкусываниях), при котором лошади занимали характерное противонаправленное (голова к хвосту) положение. Такие контакты регистрировали между двумя жеребьями (рис. А.27), между двумя кобылами (рис. А.28) и между кобылой и гаремным жеребцом.

Серый кенгуру, *M. giganteus*. Сбор данных по латерализации во взаимоотношениях «мать — детёныш» у серых кенгуру в Национальном парке «Остров Мария» (Австралия) проводили с 16 мая по 16 июня 2012 г. и с 17 октября по 2 ноября 2013 г. Наблюдения проводили по две недели (5–8 ч в день) на каждом из трёх выбранных участков национального парка (в центральной части, на севере и на западе острова). Участки сбора материала совпадали с районами с наиболее высокой плотностью серых кенгуру на острове [Ingram, 2013]. Наблюдения проводили в утренние и вечерние часы в местах скопления животных с расстояния около 50–200 м. Приближение к животным осуществляли в соответствии с методикой, вызывающей наименьшее беспокойство у кенгуру и оказывающей минимальное воздействие на их поведение [Wolf, Croft, 2010]. После приближения к животным, пригнувшись к земле или на четвереньках, исследователь садился и старался сохранять неподвижность. Если кенгуру замечали исследователя, сбор данных начинали только после того, как животные переставали смотреть в его сторону. Поведение животных регистрировали визуально с помощью бинокля, а также проводили видеосъёмку с использованием камеры (Sony DCR-SR-220E). Для последующей индивидуальной идентификации животных производили фотосъёмку при помощи фотокамеры (Canon EOS 500D) с длиннофокусным объективом (Sigma AF18-250 мм F3.5-6.3 HSM). Был составлен рабочий фотокаталог особей, за которыми проводили наблюдения. Индивидуальное распознавание особей проводили по различиям в паттерне окраса и форме головы и ушей (рис. А.29). В 2012 и 2013 гг. наблюдения проводили в разных частях острова за разными особями, что было подтверждено с помощью фотокаталога.

Наблюдения проводили за парами, состоящими из матери и детёныша на стадии «young-at-foot» (в возрасте 11–18 месяцев), когда детёныш уже окончательно покинул материнскую сумку и постоянно держится в непосредственной близости от матери [Poole, 1975]. Во время наблюдений отдельно регистрировали случаи, когда латеральное положение в паре определял детёныш (приближался к матери сзади и занимал положение сбоку от неё) и когда за выбор положения отвечала мать (приближалась к детёнышу сзади и занимала положение сбоку от него). В каждом случае определяли один из вариантов латерального положения («детёныш/мать располагается так, что мать/детёныш находится слева/справа»). Учитывали только те случаи, когда перед выбором детёнышем или матерью латерального положения члены пары находились друг за другом. Латеральное положение регистрировали, если дистанция между членами пары не пре-

вышла длины тела взрослой особи. В следующий раз выбор латерального положения регистрировали только при следующем объединении пары после пространственного разъединения.

Однократные наблюдения. При данном способе сбора данных для одной пары «мать — детёныш» регистрировали только один случай выбора латерального положения каждым из членов пары. Анализ латерализации во взаимном расположении проводили в двух наиболее часто наблюдавшихся типах поведения: «спокойном перемещении» — движении в квадроцикловом положении (на всех четырёх конечностях), которое периодически сопровождалось пастбой и кратковременным отдыхом стоя (рис. А.30); и «беспокойстве», когда пара быстро перемещалась высокими длинными скачками (рис. А.31). Беспокойство часто было вызвано «тревожными» криками стайных птиц (зелёные розеллы, *Platycercus caledonicus*, черноспинные певчие вороны, *Gymnorhina tibicen*, зеленоногие камышницы, *Gallinula mortierii*), массовым быстрым перемещением других групп кенгуру, внезапным появлением других животных (например, тасманийского вомбата, *Vombatus ursinus*, или рыже-серого валлаби, *Macopus rufogriseus*) или приближением человека (туриста, перемещающегося пешком).

Продолжительные наблюдения. Регулярное посещение одних и тех же мест концентрации кенгуру на пастбищах позволяло проводить продолжительные наблюдения за индивидуально идентифицированными парами «мать — детёныш». Во время наблюдений регистрировали каждый случай, когда один из членов пары занимал латеральное положение относительно другого, подходящий по описанным выше критериям. Так как многократные наблюдения проявления беспокойства в одних и тех же парах были редки, в анализ были включены только данные, полученные во время спокойного перемещения животных (рис. А.30).

2.3. Статистические методы оценки латерализации

В работе были применены два способа оценки латерализации: оценка латерализации по однократным наблюдениям от каждой пары «мать — детёныш» и оценка индивидуальной латерализации по данным, полученным в результате продолжительных многократных наблюдений за одной и той же парой.

Проявление латерализованного поведения в большинстве исследований оценивают на двух уровнях: индивидуальном (индивидуальные односторонние предпочтения конкретной особи) и популяцион-

ном (однонаправленный популяционный тренд) [Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005]. Для описания однонаправленного тренда в исследуемой выборке часто используют термин «групповая латерализация» [Fagot, Vauclair, 1991]. Анализ, основанный на однократных наблюдениях, оценивает только групповые тенденции и не позволяет определить латерализацию на индивидуальном уровне, однако такой метод предоставляет возможность охватить большое число особей в исследуемой популяции [Clapham et al., 1995; Woodward, Winn, 2006; Casagrande et al., 2013]. В свою очередь, анализ данных, полученных в результате продолжительных наблюдений за одними и теми же особями, позволяет исследовать предпочтения на индивидуальном уровне, а также оценить групповую латерализацию на основе таких индивидуальных предпочтений, однако обычно таким способом возможно исследовать сравнительно небольшое число особей [Hopkins, 2006; Sakai et al., 2006]. По этим причинам в случае наблюдений за животными в природе допустимо сочетание этих двух методов ввиду ценности полученных данных [Blumstein et al., 2004; Runyan, Blumstein, 2004; Woodward, Winn, 2006; Lopez de Casenave et al., 2008]. В исследовании латерализации пространственных взаимоотношений матери и детёныша у одичавших домашних лошадей применяли сбор данных только вторым способом в связи с тем, что было возможно провести продолжительные наблюдения практически за всеми парами «мать — детёныш» в популяции.

Статистический анализ полученных данных выполняли с использованием статистического пакета GraphPad Prism ver. 6.03, 2013 (GraphPad Software, Inc., США). Различия считали значимыми при $p < 0,05$.

2.3.1. Оценка латерализации по однократным наблюдениям

Для оценки латерализации по однократным наблюдениям использовали первый зарегистрированный случай латерального расположения детёныша относительно матери в каждой паре. Число пар, в которых детёныш располагался так, что мать находилась *слева* от него, сравнивали с числом пар, в которых детёныш располагался так, что мать находилась *справа* от него, с помощью биномиального z -критерия [Siegel, 1956] отдельно в каждом типе поведения. Этим же критерием оценивали латерализацию по однократным наблюдениям за взаиморасположением двух детёнышей, а также при анализе аэрофотографий белух. У серых кенгуру с помощью биномиального z -критерия также проводили оценку латерализации в тех случаях, когда мать выбирала латеральное положение относительно детёныша.

Сравнение соотношения пар с разным латеральным расположением детёныша относительно матери (или матери относительно детёныша), например между разными районами авиаучётов и в разные годы сбора данных у белух, производили с использованием z -критерия для сравнения долей [Fleiss, 1981].

2.3.2. Оценка индивидуальной латерализации и групповых трендов

Оценку индивидуальной латерализации проводили по данным, полученным в ходе продолжительных наблюдений за одной парой. Для определения индивидуальных предпочтений в выборе положения в паре у тихоокеанского моржа, европейского сайгака, домашней лошади и серого кенгуру сравнивали частоту выбора детёнышем одного или другого варианта латерального положения (детёныш располагается так, что мать находится слева/справа от него) с использованием биномиального z -критерия [Siegel, 1956] отдельно в каждом типе поведения. В случае домашней лошади и серого кенгуру сходную оценку индивидуальных предпочтений проводили и для матерей. У китообразных (белух и косаток) латерализация в каждой паре определялась путём сравнения числа сессий, в которых мать находилась слева и справа от детёныша. У всех исследованных видов предпочтение на индивидуальном уровне в каждом типе поведения оценивали у особей, для которых было получено 15 и более случаев выбора латерального положения одним из членов пары (у наземных видов и моржа) или 15 и более сессий (у китообразных). Исключение составляют наиболее редкие типы поведения у лошадей и косаток: здесь индивидуальные предпочтения были прослежены у особей, для которых было зарегистрировано 10 и более случаев/сессий. Число пар, в которых была выявлена индивидуальная латерализация, сравнивали с числом пар, не проявлявших латерализации, с помощью биномиального критерия.

Данные по особям, для которых была определена индивидуальная латерализация, также были использованы для оценки латерализации на групповом уровне. Для этого высчитывали так называемый индекс латерализации (*англ.* lateralization index) — широко применяемый метод оценки латерализации мозга и поведения на групповом уровне [Добрынина, 2011; Белопасова, 2013; Tomkins et al., 2010; Domenici et al., 2012; Jennings, 2012; García-Muñoz et al., 2013]. Индекс латерализации (ИЛ) для каждой особи в каждом типе поведения вычисляли по формуле

$$\text{ИЛ} = \frac{\text{Л} - \text{П}}{\text{Л} + \text{П}}, \quad (1)$$

где Л — число случаев, в которых мать находилась слева от детёныша у китообразных, или число случаев расположения относительно другого члена пары так, что тот был слева у наземных видов и моржа; П — число случаев, в которых мать находилась справа от детёныша у китообразных, или число случаев расположения относительно другого члена пары, так что тот был справа у наземных видов и моржа.

Значение ИЛ отражает направленность латерализации и может варьировать от +1 до -1; положительное значение индекса отражает левосторонний уклон, отрицательное — правосторонний уклон, тогда как значение, близкое к нулю, указывает на отсутствие односторонней тенденции.

Нормальность распределения ИЛ в каждом типе поведения оценивали с помощью критерия Шапиро — Уилка [Shapiro, Wilk, 1965]. В зависимости от результатов теста для анализа использовали параметрические (в случае нормального распределения) или непараметрические критерии (в случае распределения отличного от нормального). При нормальном распределении показателей ИЛ оценку групповой латерализации в исследуемом типе поведения проводили с помощью одновыборочного *t*-критерия [Box et al., 2005]. Сравнение данных между разными возрастными категориями при наличии более двух исследуемых категорий проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с апостериорным попарным сравнением (при выявлении значимых различий) с помощью критерия Бонферрони [Neter et al., 1990]. При сравнении двух возрастных групп и полов использовали двухвыборочный *t*-критерий для независимых выборок, для которого проводили сравнение дисперсий *F*-критерием Фишера [Box et al., 2005].

При отличном от нормального распределении показателей ИЛ оценку групповой латерализации в исследуемом типе поведения проводили с помощью одновыборочного критерия знаковых рангов Уилкоксона [Wilcoxon, 1945]. Для сравнения данных между разными возрастными категориями при наличии более двух исследуемых категорий использовали критерий Краскела — Уоллиса [Kruskal, Wallis, 1952] с последующим попарным сравнением (при выявлении значимых различий) апостериорным тестом Бонферрони — Данна [Dunn, 1961]. Сравнение данных между двумя возрастными группами и между полами производили с помощью *U*-критерия Манна — Уитни [Mann, Whitney, 1947]. В связи с тем, что у косаток был известен

возраст детёнышей в годах, для оценки связи между проявлением латерализации и возрастом у этого вида использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена [Siegel, 1956].

У серых кенгуру и одичавших домашних лошадей также проводили сравнение суммарной частоты (без лево-, правостороннего предпочтения) инициации объединения в паре матери и детёныша. С помощью критерия Шапиро — Уилка [Shapiro, Wilk, 1965] было определено, что распределение данных у обоих видов отличается от нормального. Сравнение числа объединений пары, иницированных детёнышем, и числа объединений, иницированных матерью, проводили с использованием критерия Уилкоксона для связанных выборок [Wilcoxon, 1945].

Глава 3

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМОТНОШЕНИЯХ У МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

3.1. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша у белухи, *Delphinapterus leucas*

3.1.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш»

Оценка групповых тенденций в проявлении латерализации была проведена на основе однократных наблюдений за индивидуально-неидентифицированными парами «взрослая особь — детёныш».

Анализ материалов подводной видеосъёмки. За период сбора данных в 2009 г. было зафиксировано 43 случая попадания пар «взрослая особь — детёныш», в которых детёныш находился в латеральном положении относительно матери, в объектив подводной видеокамеры, установленной на дне в районе репродуктивного скопления. В большинстве случаев взрослая особь находилась слева от детёныша (33 из 43 случаев, 77%; биномиальный критерий, $z = 3,35$, $p < 0,001$). В 2010 г. было зафиксировано 20 таких случаев. Здесь также в значительном большинстве случаев взрослая особь находилась слева от детёныша (16 из 20 случаев, 80%; $z = 2,46$, $p = 0,012$). Так как соотношение числа эпизодов, в которых взрослая особь находилась с одной и с другой стороны от детёныша, в разные годы достоверно не различалось (z -тест для сравнения долей, $Z = 0,27$, $p = 0,789$), данные были объединены. Анализ данных за весь период сбора материала показал, что под водой взрослые особи преимущественно находились слева от детёнышей (49 из 63 случаев, 78%; биномиальный критерий, $z = 4,28$, $p < 0,001$).

Анализ аэрофотографий. Латеральное взаиморасположение было зарегистрировано в 279 парах «взрослая особь — детёныш» (105 пар беломорских белух и 174 пары охотоморских белух), заснятых на 242 аэрофотографиях. Было обнаружено преобладание пар, в которых взрослая особь находилась слева от детёныша (рис. 1), как среди белух Белого моря (77 из 105 пар, 73%; биномиальный критерий, $z = 4,68$, $p < 0,001$), так и среди белух Охотского моря (115 из 174 пар, 66%; $z = 4,17$, $p < 0,001$). Не было выявлено значимых разли-

чий в соотношении пар, в которых взрослая особь находилась с одной и с другой стороны от детёныша, между двумя районами аэрофото-съёмки (z -тест для сравнения долей, $Z = 1,24$, $p = 0,214$), поэтому в дальнейшем для анализа были использованы объединённые данные. По совокупности полученных данных было выявлено преобладание числа пар, в которых взрослая особь находилась слева от детёныша (192 из 279 пар, 69%; биномиальный критерий, $z = 6,23$, $p < 0,001$).

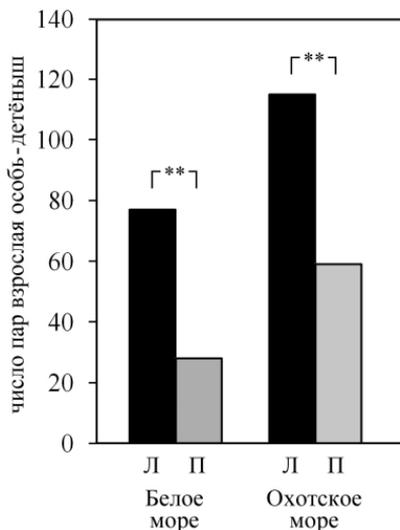


Рис. 1

Латерализация в парах «взрослая особь — детёныш» на основе анализа аэрофотографий белух в Белом и Охотском морях:

*Л — пары, в которых взрослая особь находилась слева от детёныша;
 П — пары, в которых взрослая особь находилась справа от детёныша;
 ** — $p < 0,01$.*

Сравнение латерального положения в парах, в которых детёныш занимал разное положение относительно продольной оси тела взрослой особи («перед взрослой особью», «сбоку от взрослой особи», «в эшелонной позиции»; рис. А.7А–В) не выявило значимых различий ($\chi^2_{(2)} = 1,09$, $p = 0,578$).

На соотношение пар, в которых взрослая особь находилась с левой и правой стороны от детёныша, не оказывало влияния ни присутствие других белух рядом с парой (z -тест для сравнения долей, $Z = 0,90$, $p = 0,366$), ни их положение («слева/справа»; рис. А.7Г) относительно пары ($Z = 0,09$, $p = 0,927$).

Анализ продолжительных наблюдений. Продолжительные многократные наблюдения за индивидуально-идентифицированными парами позволили оценить латерализацию в каждой исследованной паре. Индивидуальные предпочтения во взаиморасположении матери и детёныша в исследованных парах белух, выявленные по результатам надводной видеосъёмки на репродуктивном скоплении, отражены в таблицах Б.1 и Б.2 (прил. Б). В большинстве пар мать чаще находилась с определённой (левой или правой) стороны от детёныша как во время перемещения (23 из 30 пар, 77%; биномиальный критерий, $z = 2,74$, $p = 0,005$; рис. 2), так и при отдыхе (14 из 16 пар, 88%; $z = 2,75$, $p = 0,004$; рис. 3). Распределение данных значительно отличалось от нормального ($p < 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), в связи с чем для анализа были использованы непараметрические статистические методы. Анализ групповой латерализации (на основе значений индекса латерализации (ИЛ)) показал, что матери преимущественно находились слева от детёнышей как при перемещении (ср. ИЛ $\pm m = 0,39 \pm 0,06$, $W = 393$, $p < 0,001$, $n = 30$), так и при отдыхе (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,43 \pm 0,11$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 110$, $p = 0,003$, $n = 16$; рис. 3).

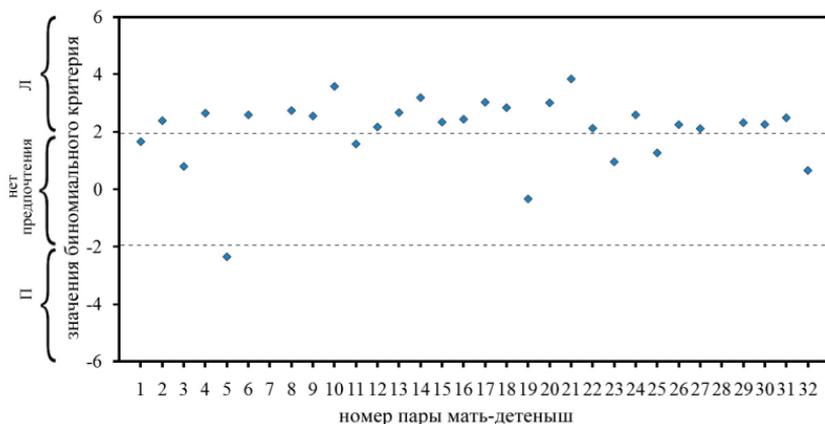


Рис. 2

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения в исследованных парах белух при перемещении:

L — мать преимущественно находилась слева от детёныша, значения более 1,96; P — мать преимущественно находилась справа от детёныша, значения менее -1,96.

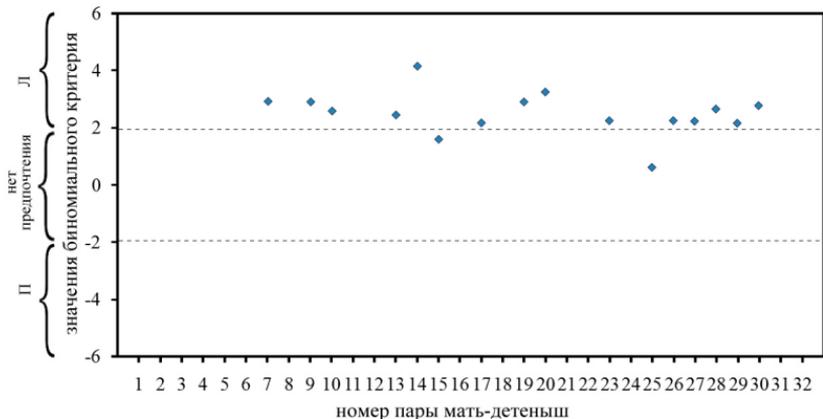


Рис. 3

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения в исследованных парах белух на отдыхе: обозначения как на рисунке 2.

Были обнаружены различия в проявлении латерализации при перемещении между тремя возрастными категориями детёнышей (критерий Краскела — Уоллиса, $H = 9,89$, $p = 0,007$). Парное сравнение возрастных категорий показало, что при перемещении преимущественное нахождение матерей слева от детёнышей было выражено сильнее в парах с детёнышами средней возрастной категории (1–6 месяцев), чем в парах с детёнышами младшей (0–1 месяцев) (критерий Бонферрони — Данна, $Q = -11,19$, $p = 0,028$) и старшей (6–18 месяцев) ($Q = 9,36$, $p = 0,031$) возрастных категорий.

Данные по поведению белух во время отдыха были получены только для пар с детёнышами средней и старшей возрастной категории, что, по всей видимости, объясняется тем, что у китообразных для матерей и их новорождённых детёнышей характерно постоянное перемещение в пространстве и отсутствие отдыха в поведенческом репертуаре [Lyamin et al., 2005]. На отдыхе преимущественное нахождение матерей слева от детёнышей было выражено сильнее в парах с детёнышами средней возрастной категории, чем в парах с детёнышами старшей возрастной категории (U -критерий Манна — Уитни, $U = 11$, $p = 0,031$).

В большинстве пар (17 из 24 пар, 71%; биномиальный критерий, $z = 2,62$, $p = 0,007$) сессии, в которых мать находилась слева от детё-

ныша, длились дольше, чем сессии, в которых мать находилась справа от детёныша ($p < 0,05$, U -критерий Манна — Уитни).

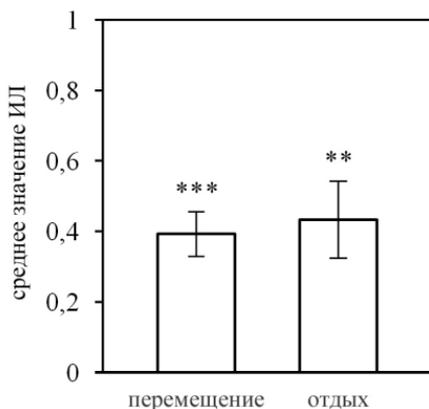


Рис. 4

Групповая латерализация у белух. Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ):

положительные значения — мать находилась слева от детёныша;

отрицательные значения — мать находилась справа от детёныша;

** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Был проведён анализ случаев, когда детёныш временно покидал мать и приближался к группам (от трёх до семи особей) детёнышей более старшего возраста. Обычно, приблизившись к такой группе, детёныш держался от неё сбоку (не встраиваясь между старшими животными) и непродолжительное время сопровождал её. Для выявления предпочтительного положения детёныша при сопровождении группы старших особей учитывался один случай такого поведения у каждого детёныша. Достоверно чаще (24 из 29 случаев, 83%) детёныш располагался так, что группа детёнышей старшего возраста находилась от него слева (биномиальный критерий, $z = 3,34$, $p < 0,001$).

3.1.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений

Результаты анализа надводной видеосъёмки поведения белух в акватории Соловецкого репродуктивного скопления в Белом море показали, что в большинстве индивидуально-идентифицированных пар «мать — детёныш» существовала асимметрия во взаиморасположении членов пары: мать чаще находилась с определённой (левой

или правой) стороны от детёныша как во время отдыха, так и при перемещении пары. У белух была обнаружена групповая латерализация — матери преимущественно находились слева от детёнышей (рис. А.4). При надводной видеосъёмке регистрировали поведение матерей и детёнышей только у поверхности воды. Анализ подводной видеосъёмки у поверхности дна, проведённой на том же репродуктивном скоплении, выявил латерализацию во взаимном расположении детёныша и взрослой особи (рис. А.6). Так как основную часть времени на репродуктивном скоплении детёныши проводят с матерями [Краснова и др., 2006; 2009], вероятнее всего, в большинстве заснятых под водой пар детёныш находился в сопровождении матери. Таким образом, результаты подводной съёмки позволяют предположить, что латерализация во взаиморасположении матери и детёныша у белух проявляется не только у поверхности воды, но и при погружении животных под воду.

Анализ фотографий, полученных в ходе авиаучётов белух в Белом море, также выявил латерализацию в парах, состоящих из детёныша и взрослой особи. На аэрофотографиях преобладали пары, в которых взрослая особь находилась слева от детёныша. Вероятнее всего, большинство заснятых при авиаучётах пар «взрослая особь — детёныш» состояли из матери и её детёныша. Так как из анализа были исключены аэрофотографии, сделанные на Соловецком репродуктивном скоплении, полученные результаты демонстрируют, что латерализация во взаиморасположении матери и детёныша не уникальна для конкретного репродуктивного скопления, а характерна для белух Белого моря в целом.

Репродуктивное скопление характеризуется совокупностью специфических условий среды, в том числе особой социальной средой, которая определяет поведение белух, находящихся на нём. Объединения самок с детёнышами создают безопасные условия для социализации молодняка [Краснова, Белькович, 2004; Краснова и др., 2006; 2009]. Распространёнными типами поведения на скоплении являются отдых, социальные взаимодействия, игра. На репродуктивном скоплении детёныши белух часто покидают мать и приближаются к другим особям, что вне скоплений, по-видимому, происходит значительно реже [Краснова и др., 2006; Светочева, Желудкова, 2010]. Существование пространственной латерализации во взаимоотношениях матери и детёныша в различных условиях (на репродуктивном скоплении и вне него) указывает на стабильность проявления этой черты у белух. Это подтверждают и результаты анализа аэрофотографий белух Охотского моря, принадлежащих к другой популяции [Мельни-

ков, 2001; Белькович, 2010]. Здесь также было обнаружено преобладание числа пар, в которых взрослая особь (мать) находилась слева от детёныша. Таким образом, сходная латерализация пространственных взаимоотношений между детёнышами и матерями характерна для белух из разных популяций.

При анализе аэрофотографий белух Белого и Охотского морей не было обнаружено влияния положения детёныша относительно продольной оси тела взрослой особи («перед взрослой особью», «сбоку от взрослой особи», «в эшелонной позиции»; рис. А.7А–В) на латерализацию. У китообразных совместное перемещение матери и детёныша характеризуется высокой синхронностью движений и имеет критическое значение для выживания детёныша [Mann, Smuts, 1999; Hill, 2009]. Положения «сбоку» и «в эшелонной позиции» от матери преобладают при перемещении детёнышей белух разных возрастов [Краснова и др., 2006; 2009] и детёнышей атлантических афалин в возрасте до одного года [Gubbins et al., 1999]. Такие варианты расположения относительно матери, в особенности эшелонная позиция, выгодны для детёныша с гидродинамической точки зрения, так как волна, создаваемая телом матери, способствует перемещению детёныша и позволяет значительно снижать его энергетические затраты [Williams et al., 1992; Краснова и др., 2006; Noren, Edwards, 2011]. Отсутствие различий в латерализации между энергетически выгодной для детёныша эшелонной позицией и позицией перед взрослой особью, в которой детёныш движется впереди матери и, по всей видимости, не получает таких же гидродинамических выгод, указывает на то, что латерализованное расположение детёныша, скорее всего, не связано с какими-либо потенциальными моторными или морфологическими асимметриями матери, делающими перемещение с определённой стороны от матери предпочтительным для детёныша.

В настоящей работе не было обнаружено влияния социального окружения на латерализацию в парах «взрослая особь (мать) — детёныш» на аэрофотографиях белух Белого и Охотского морей. Отсутствовали различия между двумя типами ситуаций: когда рядом с парой не было других особей и когда в непосредственной близости находились другие белухи. Более того, на латерализацию не оказывало влияния положение особи, находящейся рядом с парой (слева/справа от пары; рис. А.7Г). Такие результаты указывают на то, что обнаруженная латерализация связана с взаимодействиями внутри пары, а не с асимметричным восприятием других особей одним из членов пары. К примеру, полученные результаты противоречат возможности того,

что детёныш чаще располагается справа от матери, так как предпочитает, чтобы другие социальные объекты находились с его «свободной» (не закрытой матерью) правой стороны.

В целом результаты работы указывают на то, что пространственная латерализация между матерью и детёнышем является устойчивой характеристикой белух в различных ситуативных контекстах. Для анализа природы этого явления необходимо понимание того, как возникает пространственная латерализация в парах «мать — детёныш». У белух мы наблюдали фрагменты поведения пар «мать — детёныш» и не имели возможности напрямую проследить, кто выбирает определённое положение относительно другого члена пары, как это было возможным в случае тихоокеанского моржа и исследованных наземных млекопитающих. Однако данные литературы свидетельствуют в пользу того, что за выбор положения в паре преимущественно отвечает детёныш. Детёныши китообразных относятся к «следующему» типу (*англ.* follower) и, как и детёныши многих наземных млекопитающих, начинают следовать за своими матерями вскоре после рождения [Краснова и др., 2006; Taber, Thomas, 1982; Mann, Smuts, 1998; Szabo, Duffus, 2008]. Характерной чертой детёнышей зубатых китов (*Odontoceti*) является их пространственная независимость от матери: с раннего возраста детёныши иницируют пространственные разъединения с матерями, что нетипично для большинства других млекопитающих [Краснова и др., 2009; Mann, Smuts, 1998, 1999; Gibson, Mann, 2008; Hill, 2009; Stanton et al., 2011]. Наблюдения в природе и в неволе показали, что детёныши белух проявляют ярко выраженную пространственную независимость от матери [Краснова и др., 2009; Hill, 2009; 2013]. С первых недель жизни детёныши белух контролируют пространственную близость с матерью, являются инициаторами большинства разъединений и объединений пары, вступают в социальные взаимодействия с другими особями. Самостоятельность детёнышей белух, их активная роль в пространственных отношениях с матерью демонстрирует, что, скорее всего, латерализованное расположение членов пары возникает преимущественно в результате выбора определённой позиции детёнышем. Важно отметить, что латерализация в парах была отдельно проанализирована на отдыхе, когда мать сохраняла относительную неподвижность, а детёныш продолжал перемещаться рядом с ней. Было обнаружено, что, как и при перемещении, на отдыхе матери чаще оказывались с левой стороны от детёнышей. Тот факт, что латерализация в парах сохранялась в ситуациях, когда мать играла пассивную роль в определении пространственного расположения, а детёныш перемещался, является дополни-

тельным свидетельством того, что пространственная латерализация в парах преимущественно определяется детёнышем. Таким образом, можно заключить, что выявленное преобладание ситуаций, в которых мать находилась слева от детёныша, в действительности обусловлено предпочтением детёнышей располагаться в пространстве так, чтобы мать находилась от них слева.

В работе было обнаружено влияние принадлежности детёнышей белух к одной из трёх возрастных категорий на пространственную латерализацию в парах «мать — детёныш». У детёнышей средней возрастной категории (1–6 месяцев) предпочтение располагаться таким образом, чтобы мать находилась слева, проявлялось сильнее, чем у детёнышей младшей (0–1 месяцев) и старшей (6–18 месяцев) возрастных категорий. Можно предположить, что выявленные различия являются отражением более общих возрастных изменений в поведении детёнышей белух. Исследования поведенческих особенностей детёнышей белух разных возрастов в природе показали, что для новорождённых белух (в возрасте до одного месяца) свойственны неточность действий и в целом более слаборазвитая координация движений, чем для детёнышей старшего возраста [Краснова и др., 2006; 2009]. В связи с несовершенной локомоцией и отсутствием двигательных навыков достижение желаемого положения относительно матери может являться трудной задачей для новорождённых белух, что, в свою очередь, может являться потенциальной причиной более слабого проявления результирующей латерализации. Альтернативным объяснением может являться то, что для детёнышей белух младшего возраста в действительности характерна сравнительно более слабая выраженность латерализации социального поведения. Однако такое предположение не согласуется с данными по другим видам позвоночных: проявление латерализованного социального поведения уже на ранних этапах онтогенеза обнаружено у костных рыб [Sovrano, Andrew, 2006], амфибий [Dadda et al., 2003], птиц [Deng, Rogers, 2002] и наземных млекопитающих [Versace et al., 2007; Austin, Rogers, 2012]. Для детёнышей белух старше одного месяца характерна более совершенная и разнообразная локомоторная активность [Краснова и др., 2006]. В возрасте одного-двух месяцев социальные взаимодействия детёныша с матерью становятся более активными и многокомпонентными, детёныш часто инициирует игры с матерью, имитирует её поведение [Краснова и др., 2006; 2009]. Возрастание социальной активности детёныша, в которой мать выступает в качестве главного социального партнёра, в совокупности с совершенствованием двигательных навыков может объяснять наиболее выражен-

ную латерализацию в выборе положения относительно матери у детёнышей средней возрастной категории. В ходе дальнейшего развития детёныши белух становятся всё более независимыми от матерей. Начиная с возраста шести месяцев (старшая возрастная категория в настоящей работе), у детёнышей белух значительно возрастает число взаимодействий с другими особями своего вида, помимо матери, а частота совместного перемещения детёнышей с матерями снижается [Hill, 2009]. Возможно, латерализация у детёнышей старшей возрастной категории выражена слабее, чем у детёнышей среднего возраста, в связи со снижением значимости для детёныша матери как социального объекта. Таким образом, можно предположить, что совокупность условий, таких как тесная социальная связь с матерью и развитая локомоция, обуславливает наиболее яркое проявление пространственной латерализации в парах с матерью именно у детёнышей средней возрастной категории.

3.2. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша у косатки, *Orcinus orca*

3.2.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш»

У косаток оценка групповых тенденций в проявлении латерализации была проведена на основе однократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш». Латерализацию оценивали раздельно в каждой из трёх выделенных категорий расстояния между исследовательской лодкой и парой «мать — детёныш». В одной паре латеральное положение детёныша учитывали только один раз в каждой категории расстояния и каждом типе поведения. Основной массив данных был получен по «перемещению» пар. При расположении лодки на «далёком» расстоянии (160–180 м) от пары в большинстве перемещающихся пар мать находилась с левой стороны от детёныша (19 из 23 пар, 83%; биномиальный критерий, $z = 2,92$, $p = 0,003$; рис. 5). Когда лодка была на «промежуточном» расстоянии (10–160 м), распределение перемещающихся пар, в которых мать находилась слева (13 пар) и справа (17 пар) от детёныша, значимо не отличалось от случайного ($z = 0,55$, $p = 0,585$; рис. 5). На «близком» расстоянии от лодки (менее 10 м) было обнаружено преобладание перемещающихся пар, в которых мать была справа от детёныша (13 из 16 пар, 81%; $z = 2,25$, $p = 0,021$; рис. 5). Влияние приближения исследовательской лодки на латеральное взаимораспо-

ложение матери и детёныша также было проверено путём сравнения данных по одним и тем же парам на далёком и близком расстоянии от лодки при перемещении. В большинстве пар латеральное взаиморасположение матери и детёныша на далёком и близком расстоянии от лодки было различным (13 из 15 пар; 87%; $z = 2,58$, $p = 0,007$). При этом в большинстве таких пар на далёком расстоянии от лодки мать находилась слева от детёныша, а на близком расстоянии — справа от детёныша (12 из 13 пар; 92%; $z = 2,77$, $p = 0,003$).

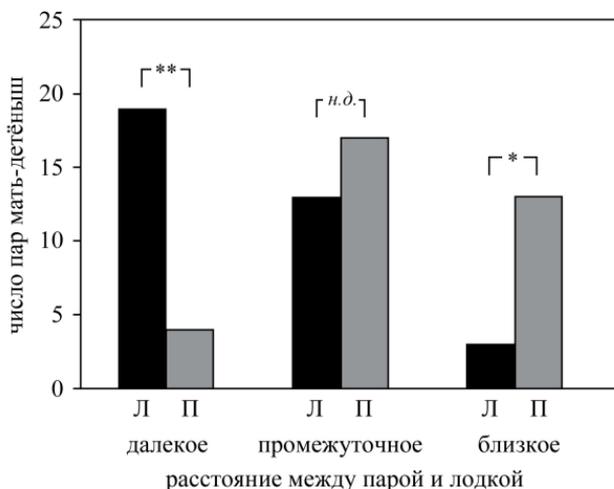


Рис. 5

Латерализация у косячки в трёх категориях расстояния между исследовательской лодкой и парой «мать — детёныш».

Оценка латерализации проведена на основе однократных наблюдений:

Л — пары, в которых мать находилась слева от детёныша;

П — пары, в которых мать находилась справа от детёныша;

*** — $p < 0,05$; **** — $p < 0,01$; *н.д.* — нет достоверных различий.

Латерализация в парах «мать — детёныш» была также исследована при «социально-игровом поведении» и «избегании лодки». Материал по этим типам поведения был собран, когда лодка находилась на промежуточном расстоянии от косячков. Во время социально-игрового поведения (рис. А.10В) мать находилась слева от детёныша в большинстве исследованных пар (11 из 13 пар, 85%; $z = 2,22$, $p = 0,022$). При избегании лодки наблюдали обратную картину — в большинстве исследованных пар мать находилась справа от детёныша (10 из 11 пар, 91%; биномиальный критерий, $z = 2,41$, $p = 0,012$).

Был проведён анализ случаев, когда детёныш отдалялся от матери и формировал пару с другим, более старшим детёнышем (например, когда мать кормилась) находясь на промежуточном расстоянии от исследовательской лодки. Для каждого детёныша учитывали только один случай следования за старшим детёнышем в латеральном положении. В большинстве таких случаев исследуемый детёныш располагался так, что старший детёныш находился слева от него (14 из 16 пар; 88%; биномиальный критерий, $z = 2,75, p = 0,004$).

Потенциальное влияние на латерализацию таких факторов, как одностороннее приближение лодки, присутствие и положение других особей, было исследовано на перемещающихся парах «мать — детёныш», находившихся на промежуточном расстоянии от лодки. Для оценки потенциального влияния приближения исследовательской лодки к косаткам с определённой стороны было проведено сравнение латерального взаиморасположения в случаях, когда лодка подходила к паре «мать — детёныш» с правой и с левой стороны. Приближение лодки справа и слева от пары не оказывало влияния на соотношение пар, в которых мать находилась с одной и с другой стороны от детёныша (z -тест для сравнения долей, $Z = 1,19, p = 0,234$). Сходно с белухами на соотношение пар, в которых матери находились с левой и с правой стороны от детёнышей, не оказывало влияние ни присутствие других косаток рядом с парой ($Z = 1,19, p = 0,234$), ни их положение («слева/справа»; рис. А.10Г) относительно пары ($Z = 0,33, p = 0,738$).

Данные по индивидуально-идентифицированным парам, полученные в ходе продолжительных многократных наблюдений за одними и теми же парами, также были проанализированы отдельно для трёх категорий расстояния между парой и исследовательской лодкой. Данные по каждой из исследованных пар «мать — детёныш» приведены в таблице Б.3. В большинстве пар не было выявлено индивидуальной латерализации в расположении членов пары на промежуточном расстоянии от лодки (10 из 11 пар, 91%; биномиальный критерий, $z = 2,41, p = 0,012$). Длительность сессий, в которых мать находилась *слева* от детёныша, значимо не отличалась от длительности сессий, в которых мать находилась *справа* от детёныша, в большинстве пар (10 из 11 пар; 91%; $z = 2,41, p = 0,012$).

Распределение данных значимо не отличалось от нормального ($p > 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), и для анализа были использованы параметрические критерии. Анализ групповой латерализации (на основе значений индекса латерализации (ИЛ)) показал, что матери преимущественно находились слева от детёнышей, когда пара была на да-

лёком расстоянии от лодки (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,67 \pm 0,06$; одновыборочный t -критерий, $t_6 = 11,27$, $p < 0,001$, $n = 7$; рис. 6). В то же время на промежуточном расстоянии от лодки групповой латерализации выявлено не было (ср. ИЛ $\pm m = 0,04 \pm 0,07$; $t_{10} = 0,59$, $p = 0,570$, $n = 11$; рис. 6). Расположение косаток менее чем в 10 м от исследовательской лодки — достаточно редкое явление, в связи с чем индексы латерализации (ИЛ) на близком расстоянии были получены только для четырёх пар. Групповое предпочтение здесь не оценивали, однако во всех четырёх парах матери достоверно чаще находились справа от детёнышей (табл. Б.3).

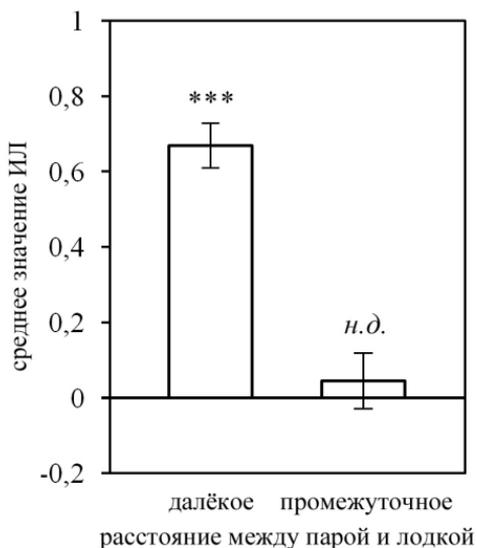


Рис. 6

Групповая латерализация у косаток в двух категориях расстояния между исследовательской лодкой и парой «мать — детёныш». Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ):

положительные значения — мать находилась слева от детёныша;
отрицательные значения — мать находилась справа от детёныша;
*** — $p < 0,001$; н.д. — нет достоверных различий.

Для оценки корреляции между возрастом и значениями индекса латерализации использовали непараметрический тест — корреляцию Спирмена, так как этот тест предпочтителен в случае небольших выборок [Gauthier, 2001]. Влияния возраста детёныша на латерализа-

цию в паре «мать — детёныш» не было обнаружено ни на далёком (корреляция Спирмена, $r_s = 0,45$, $p = 0,310$), ни на промежуточном расстоянии от лодки ($r_s = 0,19$, $p = 0,570$).

3.2.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений

Анализ групповой латерализации был проведён на основе как однократных, так и продолжительных наблюдений с лодки за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш» у рыбоядных косаток. Оба варианта анализа показали, что при расположении лодки на «далёком» расстоянии (160–180 м) от пары матери преимущественно находились слева от детёнышей во время перемещения. В других категориях расстояния, в которых исследовательская лодка была расположена ближе к паре «мать — детёныш», такой латерализации обнаружено не было. Потенциальное влияние лодки на поведение косаток на далёком расстоянии можно оценить как наименьшее среди исследованных категорий расстояния. Мы предполагаем, что результаты по латерализованному расположению детёныша на далёком расстоянии от лодки наиболее близко описывают латерализацию в «обычных», не связанных с присутствием лодки, ситуациях. Важно отметить, что сходная латерализация (мать преимущественно находится слева от детёныша) была выявлена у белух в ходе наблюдений с берега, которые не являются значительным фактором беспокойства для белух на Соловецком репродуктивном скоплении [Краснова и др., 2009]. Таким образом, направленность латерализации у косаток и белух при минимальном влиянии наблюдателя совпадает.

Проявление латерализации во взаимном расположении матери и детёныша у косаток при перемещении пары зависело от расстояния между исследовательской лодкой и парой. На «промежуточном» расстоянии (10–160 м) групповой латерализации не было выявлено при анализе как однократных, так и продолжительных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами. В большинстве пар, для которых была проведена оценка латерализации на индивидуальном уровне, не было обнаружено тенденции к расположению детёныша с определённой стороны от матери. Анализ однократных наблюдений за каждой парой показал, что на «близком» расстоянии от лодки (менее 10 м) в большинстве пар мать находилась с правой стороны от детёныша. Логично предположить, что нахождение на промежуточном и, в особенности, на близком расстоянии от лодки является ситуацией, связанной с более высоким уровнем стресса для

косаток, чем нахождение на далёком расстоянии от лодки. Неоднократно было показано, что деятельность человека оказывает влияние на поведение находящихся в непосредственной близости китообразных [Corkeron, 1995; Nowacek et al., 2001; Constantine et al., 2004; Stensland, Berggren, 2007]. Движение судов, а в особенности целенаправленное приближение судна к животным, является одним из наиболее распространённых источников антропогенного беспокойства для китообразных [Corkeron, 1995; Stensland, Berggren, 2007; Steckenreuter et al., 2011]. Влияние приближения судна на поведение было показано на различных популяциях косаток [Williams et al., 2002; 2006; Lusseau et al., 2009]. Присутствие судна может вызывать использование различных тактик избегания, проявляющихся в менее предсказуемой траектории и увеличении скорости движения («горизонтальное избегание») или неравных по длительности и пролонгированных заныряваниях («вертикальное избегание») [Williams et al., 2002]. Расстояние до судна влияет на интенсивность изменений в поведении косаток: реакции избегания проявляются более выражено при приближении судна к животным на расстояние менее 100 м [Williams et al., 2002]. Кроме того, нахождение судна менее чем в 100 м значительно влияет на бюджет активности косаток: животные меньше времени тратят на пищедобывательное поведение и больше перемещаются [Williams et al., 2006; Lusseau et al., 2009]. Поведение косаток при приближении судна имеет сходства с тактикой поведения млекопитающих при избегании хищника или другой опасности, поэтому близость судна может расцениваться как потенциально опасная ситуация для косаток [Williams et al., 2002]. В настоящем исследовании на близком расстоянии от лодки детёныши косаток обычно демонстрировали удлинение дыхательных пауз и неравномерные по длительности занырявания под воду — поведение, согласующееся с тактикой «вертикального избегания» опасности [Williams et al., 2002]. Основываясь на этом, можно предположить, что изменения в проявлении латерализации в парах «мать — детёныш» при сокращении дистанции между лодкой и парой являются отражением поведенческой реакции на потенциальную опасность. Возможно, изменения в латерализованном расположении детёныша, сходные с выявленными в настоящей работе при приближении лодки, происходят также в потенциально опасных ситуациях неантропогенной природы.

Категория «промежуточное расстояние» — наиболее широкая из использовавшихся в данном исследовании (от 10 до 160 м). Очевидно, что эта категория в большей степени, чем две другие, является

«сборной» — в неё попадали как пары, на латерализацию в которых оказывала влияние близость лодки, так и пары, на латерализацию в которых лодка не влияла. Выделение категории с более узкими границами не было целесообразным ввиду того, что восприимчивость разных пар к приближению лодки сильно варьировала. Расстояние от лодки, на котором косатки изменяли своё поведение, сильно разнилось от особи к особи, что может быть связано с различными причинами, например индивидуальным опытом встречи с судами, составом группы и т. д. В связи с перечисленными особенностями промежуточной категории только крайние, самые контрастные категории расстояния («далёкое» и «близкое») наиболее ясно иллюстрируют влияние лодки на латерализацию. Сравнение данных по одним и тем же перемещающимся парам на разном расстоянии от лодки показало, что в большинстве случаев на далёком расстоянии мать находилась слева от детёныша, а на близком расстоянии — справа от детёныша. Отсутствие латерализации в перемещающихся парах на промежуточном расстоянии, скорее всего, отражает гетерогенность данных в связи с широкими границами категории, а не реальное отсутствие латерализации.

Влияние типа поведения членов пары было исследовано на промежуточном расстоянии между лодкой и косатками. В отличие от перемещающихся пар, в парах, проявляющих «социально-игровое поведение», была обнаружена латерализация — в большинстве пар мать была с левой стороны от детёныша (рис. А.10В). Такая латерализация аналогична наблюдавшейся на далёком расстоянии от лодки. Противоположную картину наблюдали, если пара «мать — детёныш» проявляла выраженное избегание лодки. В этом случае, как и при расположении лодки на близком расстоянии, в большинстве пар мать находилась справа от детёныша. Такой результат свидетельствует в пользу предположения о связи между расположением матери справа от детёныша и реакцией на потенциальную опасность.

В отличие от типа поведения, присутствие и положение других косаток рядом с парой (рис. А.10Г) не оказывало значимого влияния на пространственную латерализацию между матерью и детёнышем. Также не было обнаружено влияния на латерализацию того, с какой стороны (слева/справа) лодка приближалась к паре. Эти результаты свидетельствуют в пользу того, что латерализация обусловлена взаимодействиями между членами пары, а не связана с латерализованным восприятием других социальных объектов или лодки. Возникает вопрос, чем именно обусловлены изменения в проявлении латерализации в парах при значительном сокращении дистанции между лодкой и

парой. Учитывая характерную для детёнышей зубатых китов пространственную независимость от матери с раннего возраста [Краснова и др., 2009; Mann, Smuts, 1998, 1999; Gibson, Mann, 2008; Hill, 2009; Stanton et al., 2011], можно предположить, что на далёком расстоянии от лодки, то есть в ситуациях, вероятнее всего, не связанных с потенциальной опасностью, в паре именно детёныш определяет положение относительно матери. В таком случае у косаток, как и у белух, детёныши предпочитают располагаться таким образом, чтобы мать находилась от них с левой стороны. Результаты исследования поведения косаток в неволе показали, что детёныши одинаково часто используют левую и правую молочные железы матери при питании молоком [Clark, Odell, 1999]. Это позволяет исключить вероятность того, что детёныш чаще располагается с определённой стороны от самки по причине потенциальной асимметрии, связанной с питанием молоком, к примеру асимметричной лактации самки. Наиболее вероятной причиной одностороннего предпочтения в выборе положения является латерализованное сенсорное восприятие детёнышем матери (подробнее см. п. 5.1). Восприятие информации, исходящей от матери, безусловно, является критически важным для детёныша косатки. К примеру, для зубатых китов известна передача навыков социальных взаимодействий и техники охоты от матери к детёнышу [Guinet, Bouvier, 1995; Rendell, Whitehead, 2001; Mann et al., 2007; Bender et al., 2009].

Смена латерализованного расположения членов пары, наблюдавшаяся при приближении лодки к паре на близкое расстояние, по всей видимости, обусловлена тем, что мать берёт на себя доминирующую роль в выборе положения. У видов семейства Дельфиновые (Delphinidae) реакция избегания при приближении судов повышает вероятность нежелательного пространственного разъединения пары «мать — детёныш», что, в свою очередь, ведёт к повышению риска гибели детёныша [Noren, Edwards, 2007]. У косаток, ярко выраженных *k*-стратегов, у которых детёныш остаётся вместе с матерью в течение всей её жизни [Ford et al., 2000], поведение матери в ситуациях, связанных с потенциальной опасностью, безусловно направлено на защиту детёныша. Очевидно, что сенсорное восприятие информации о детёныше, а именно контроль его состояния и пространственного положения, становится критически важным для матери в потенциально опасной ситуации, поэтому логично предположить, что именно мать определяет взаимное расположение в паре с детёнышем, когда лодка находится на близком расстоянии. Таким образом, мы предполагаем, что в ситуациях не связанных с опасностью, детёныш преимущественно отвечает за возникновение латерализации в паре, тогда как при

близком приближении потенциально опасного объекта (лодки) латерализация обусловлена поведением матери. Возможные причины того, почему и мать, и детёныш предпочитают, чтобы другой член пары находился от них слева, обсуждаются в п. 5.1.

3.3. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша у тихоокеанского моржа, *Odobenus rosmarus divergens*

3.3.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш»

На основе однократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш» была проведена оценка латерализации в выборе детёнышем положения относительно матери. В большинстве пар детёныш после того, как подошёл к матери сзади, располагался так, что она находилась от него слева, как при «спокойном перемещении» (34 из 46 пар, 74%; биномиальный критерий, $z = 3,10$, $p = 0,002$), так и во время «отдыха» (в сонаправленном с матерью положении: 22 из 31 пары, 71%, $z = 2,16$, $p = 0,029$; в противонаправленном положении: 20 из 24 пар, 83%, $z = 3,06$, $p = 0,002$; рис. 7).

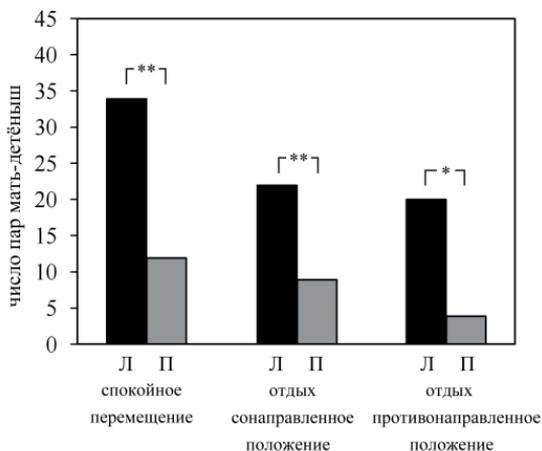


Рис. 7

Латерализация у тихоокеанского моржа.

Оценка латерализации проведена на основе однократных наблюдений:

Л — пары, в которых детёныш располагался так, что мать находилась слева от него; *П* — пары, в которых детёныш располагался так, что мать находилась справа от него; * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$.

Анализ данных, полученных в ходе продолжительных многократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш», позволил определить индивидуальную и групповую латерализацию в выборе детёнышами положения относительно матери. Индивидуальные предпочтения в поведении моржат приведены в таблице Б.4. При спокойном перемещении большинство моржат проявляло индивидуальное предпочтение располагаться таким образом, чтобы мать находилась от них с определённой стороны (14 из 18 пар, 78%; биномиальный критерий, $z = 2,12$, $p = 0,031$; рис. 8). Для анализа латерализации на групповом уровне использовали параметрические критерии, так как значения индекса латерализации (ИЛ) были распределены нормально (критерий Шапиро — Уилка, $W = 0,93$, $p = 0,165$). На групповом уровне у моржат было обнаружено предпочтение располагаться так, чтобы мать находилась слева (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,49 \pm 0,09$; одновыборочный t -критерий, $t_{17} = 5,69$, $p < 0,001$, $n = 18$). Различий между двумя возрастными категориями (новорождёнными и детёнышами в возрасте более одного года) выявлено не было (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{16} = 0,60$, $p = 0,556$; сравнение дисперсий выборок: F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(11, 5)} = 1,53$, $p = 0,667$).

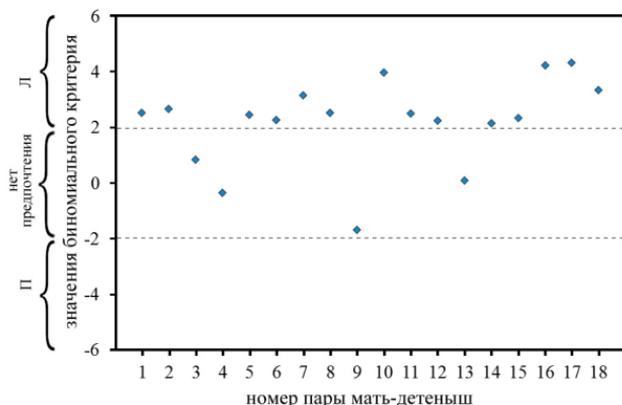


Рис. 8

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения в исследованных парах моржей при спокойном перемещении:

Л — детёныш предпочитал располагаться так, чтобы мать находилась слева от него, значения более 1,96; *П* — детёныш предпочитал располагаться так, чтобы мать находилась справа от него, значения менее -1,96.

3.3.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений

У тихоокеанского моржа поведение самок с детёнышами регистрировали в воде в прибрежной зоне вблизи лежбища (рис. А.12). В отличие от исследования на китообразных, во время наблюдений за этим представителем хищных (Carnivora) мы имели возможность проследивать выбор положения детёнышем относительно матери, а не только регистрировали конечный результат латерального расположения членов пары. Было обнаружено, что при спокойном перемещении у поверхности воды большинство исследованных моржат предпочитало располагаться таким образом, чтобы мать находилась от них с определённой стороны. Анализ групповой латерализации показал, что детёныши преимущественно располагались так, чтобы мать была от них слева. Стабильность данного предпочтения подчёркивает отсутствие различий между исследованными возрастными категориями детёнышей. Сходная латерализация была выявлена в ситуациях, когда детёныш приближался к матери во время отдыха. Важно отметить, что предпочтение детёнышей располагаться так, чтобы мать была слева, проявлялось как на отдыхе в сонаправленном положении (головы особей направлены в одну сторону; рис. А.13), так и на отдыхе в противонаправленном положении (головы особей направлены в противоположные стороны). Такой результат свидетельствует о том, что выявленная латерализация не объясняется предпочтением детёнышей располагаться с определённой стороны тела матери. В двух вариантах положения во время отдыха детёныш оказывался с разных сторон тела матери, если располагался так, чтобы мать была слева: в сонаправленном положении он оказывался у левого бока матери, а противонаправленном — у правого. Это позволяет заключить, что, по всей видимости, выявленная латерализация связана именно с предпочтением детёнышами такого расположения в паре с матерью, при котором мать находится от них с левой стороны. Очевидно, что поддержание пространственной близости с матерью выгодно для детёныша, так как повышает его шансы на выживание. Предполагается, к примеру, что у другого вида ластоногих — сивуча, *Eumetopias jubatus*, — продолжительное сохранение пространственной близости с матерью обеспечивает детёнышу более длительное кормление материнским молоком [Крученкова, 2008]. Таким образом, латерализация проявляется в поведении, имеющем большое значение для поддержания материнско-

детских взаимоотношений. Возможная роль латерализации в успешности сохранения пространственной близости между детёнышем и матерью будет рассмотрена в п. 5.1.

Данные о латерализованном поведении других позвоночных дают основания предполагать, что выявленное у детёнышей моржей предпочтение обусловлено зрительной латерализацией. Предпочтение держаться определённой стороной тела к стимулу в большинстве случаев отражает латерализованное зрительное восприятие информации о стимуле [Austin, Rogers, 2012; Blois-Heulin et al., 2012; Siniscalchi et al., 2012; Rogers et al., 2013]. Особенности зрительной системы моржей также согласуются с данным предположением. У моржей глаза расположены на голове латерально, поэтому, располагаясь сбоку от матери, моржонок видит её преимущественно одним глазом. Острота зрения у моржей хотя и ниже, чем у большинства ластоногих, но достаточно высока, если воспринимаемый объект находится на сравнительно небольшом расстоянии от животного. Например, в неволе моржи видят через стекло мелкие движения рук тренера и способны распознавать знакомого человека в толпе с расстояния как минимум четырёх метров. В эксперименте моржи могли точно различать разные положения руки тренера (поднята вверх/вытянута в сторону) с расстояния 11 м [Kastelein et al., 1993]. Отмечена важная роль зрения в социальных взаимодействиях моржей, в том числе в контактах между матерью и детёнышем [Kastelein et al., 1993]. Вовлечённость других сенсорных модальностей помимо зрения в возникновение пространственной латерализации исключить нельзя, но их решающее значение представляется менее вероятным. Если, к примеру, рассмотреть возможную роль слуховой латерализации, то обнаруженное левостороннее предпочтение будет не соответствовать результатам по другим хищным млекопитающим, демонстрирующим предпочтение использовать правое ухо (левое полушарие) при восприятии акустических сигналов особей своего вида [Ocklenburg et al., 2013]. Кроме того, мы оценивали латерализацию при расположении детёныша и матери на близком расстоянии друг от друга (не более одной длины тела взрослой особи), при котором более вероятно преимущественное использование зрения для восприятия особями друг друга. Предполагается, что у моржей акустическая коммуникация приобретает ключевое значение для детёнышей и матерей при пространственном удалении членов пары на зна-

чительное расстояние, например когда животные ищут друг друга на лежбище [Charrier et al., 2010].

3.4. Заключение

Обобщая результаты по китообразным, можно заключить, что для двух исследованных видов из разных семейств (Monodontidae и Delphinidae) характерна латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша. Выявленная латерализация, по всей видимости, связана с сенсорным восприятием членами пары друг друга, что подтверждается в том числе отсутствием влияния на направленность латерализации присутствия и латерального расположения других особей рядом с парой «мать — детёныш». Так как в работе исследовали взаимное расположение матери и детёныша, когда они находились в непосредственной близости друг от друга (обычно без тактильного контакта), вероятнее всего, члены пары преимущественно использовали зрение для восприятия друг друга, хотя мы не можем исключить участие и других сенсорных модальностей. Можно предположить, что для поддержания пространственной близости на небольшом расстоянии друг от друга для животных энергетически более выгодно использование «пассивного» зрения, чем «активная» акустическая коммуникация, требующая дополнительных затрат энергии. При проведении записи акустических сигналов белух и косаток параллельно с наблюдениями мы неоднократно отмечали перемещение матерей с детёнышами в латеральном положении (слева/справа от матери) в «тишине», т. е. без звуковых сигналов, регистрируемых гидрофоном.

Зрительная латерализация ранее была обнаружена у многих видов зубатых китов в различных типах поведения [von Fersen et al., 2000; Kilian et al., 2000; Thieltges et al., 2011; Yeater et al., 2014]. В связи с тем, что у зубатых китов большая часть зрительной информации из левого глаза поступает в первую очередь в правое полушарие, и наоборот, предпочтение держать определённый стимул в поле зрения одного из глаз у этих животных интерпретируют как проявление функциональной асимметрии мозга [Yaman et al., 2003; Kilian et al., 2005; Delfour, Marten, 2006; Blois-Heulin et al., 2012; Siniscalchi et al., 2012]. Обнаруженное у белух и косаток предпочтение детёнышей располагаться так, чтобы мать находилась с левой стороны (преимущественно в поле зрения левого глаза детёныша), согласуется с латерализацией в поведении другого вида китообразных — индийской

афалины, *Tursiops aduncus*. Во время дружественных социальных взаимодействий между взрослыми особями афалины предпочитают держать конспецифика в поле зрения левого глаза [Sakai et. al., 2006]. В совокупности с данными литературы результаты работы свидетельствуют о том, что у зубатых китов выраженные односторонние предпочтения в поведении особей характерны для разных типов внутривидовых взаимоотношений.

Глава 4

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМОТНОШЕНИЯХ У НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

У наземных видов млекопитающих мы имели возможность напрямую проследить, кто выбирает определённое положение относительно другого члена пары.

4.1. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша у европейского сайгака, *Saiga tatarica*

4.1.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш»

Латерализация взаиморасположения матери и одного детёныша. Анализ групповых тенденций в проявлении латерализации был проведён на основе однократных наблюдений за индивидуально-неидентифицированными парами «мать — детёныш» во время массовой кочёвки сайгака к летним пастбищам после отёла. При «перемещении при кочёвке» в большинстве пар сайгачонок, после того как подойти к матери сзади, располагался так, чтобы она находилась от него слева (24 из 32 пар, 75%; биномиальный критерий, $z = 2,65$, $p = 0,007$; рис. 9). Перед «питанием молоком с обходом матери» в большинстве пар детёныш также располагался так, чтобы мать была слева от него (12 из 14 пар, 86%; $z = 2,41$, $p = 0,013$; рис. 9).

Были также проанализированы данные, полученные в ходе продолжительных многократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш». Индивидуальная латерализация в каждой исследованной паре приведена в таблицах Б.5 и Б.6.

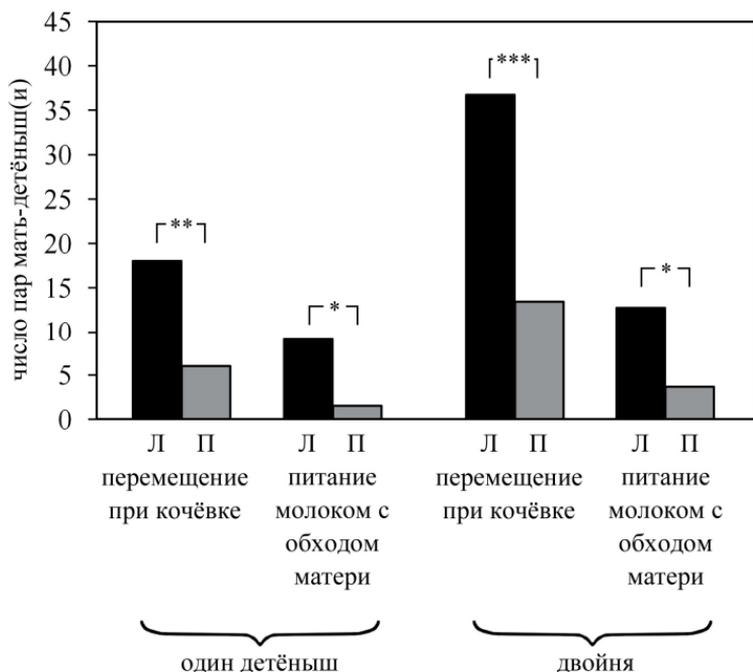


Рис. 9

Латерализация у европейского сайгака. Оценка латерализации проведена на основе однократных наблюдений за матерями с одним детёнышем и матерями с двойней:

Л — пары, в которых детёныш (или оба детёныша из двойни) располагался так, чтобы мать находилась слева от него;

П — пары, в которых детёныш (или оба детёныша из двойни) располагался так, чтобы мать находилась справа от него;

* — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Большинство сайгачат проявляло индивидуальное предпочтение располагаться так, чтобы мать находилась от них с определённой стороны при «спокойном перемещении» (10 из 12 пар, 83%; биномиальный критерий, $z = 2,02$, $p = 0,039$; рис. 10). Перед «питанием молоком без обхода матери» все десять исследованных детёнышей проявили предпочтение располагаться так, чтобы мать находилась от них с определённой стороны ($z = 2,85$, $p = 0,002$; рис. 11).

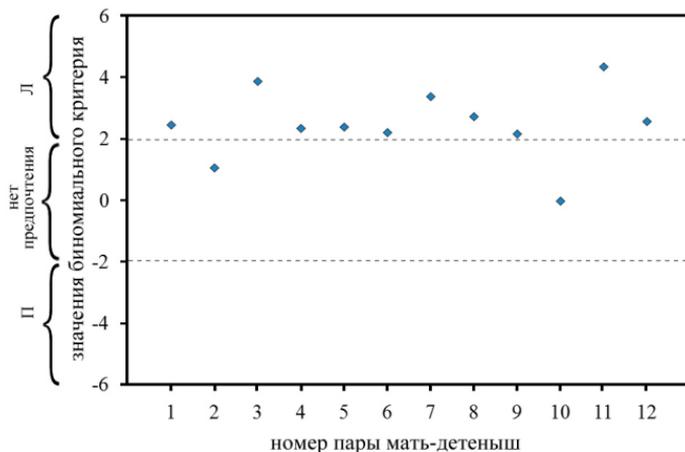


Рис. 10

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения, в исследованных парах сайгаков с одним детёнышем при спокойном перемещении: обозначения те же, что и на рисунке 8.

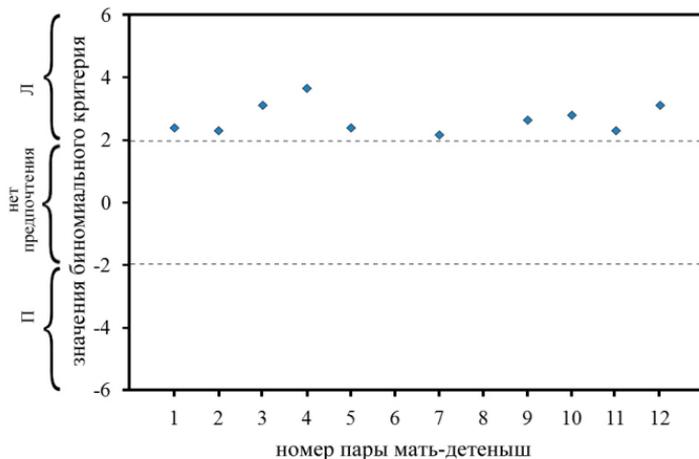


Рис. 11

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения в исследованных парах сайгаков с одним детёнышем перед питанием молоком без обхода матери: обозначения те же, что и на рисунке 8.

Оценку групповой латерализации у индивидуально-идентифицированных пар проводили на основе значений индекса латерализации (ИЛ). Данные были распределены нормально ($p > 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), поэтому для анализа использовали параметрические критерии. Было обнаружено предпочтение сайгачат располагаться таким образом, чтобы мать находилась слева, как при спокойном перемещении (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,54 \pm 0,11$; одновыборочный t -критерий, $t_{11} = 5,01$, $p < 0,001$, $n = 12$), так и перед тем, как начать питание молоком без обхода матери (ср. ИЛ $\pm m = 0,65 \pm 0,05$; $t_9 = 13,08$, $p < 0,001$, $n = 10$; рис. 12).

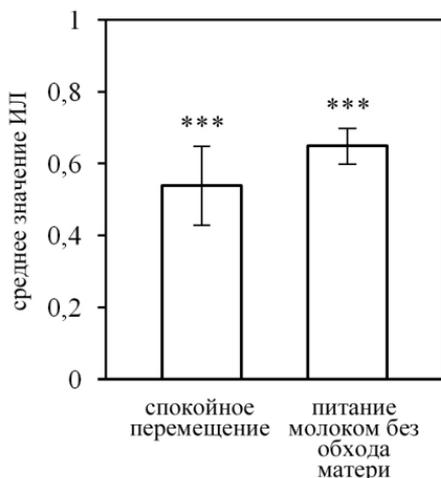


Рис. 12

Групповая латерализация у сайгаков в парах с одним детёнышем. Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ):
 положительные значения — детёныш располагался так, чтобы мать находилась слева от него;
 отрицательные значения — детёныш располагался так, чтобы мать находилась справа от него; *** — $p < 0,001$.

Латерализация взаиморасположения матери и двух детёнышей. Как и в случае самок с одним детёнышем, однократные наблюдения за индивидуально-неидентифицированными самками с двойнями были проведены во время массовой кочёвки сайгака к летним пастбищам. Во время «перемещения при кочёвке» после подхода к матери сзади оба сайгачонка располагались от неё с одной и той же стороны в значительно большем числе пар, чем в ко-

торых один детёныш располагался слева, а другой — справа (49 из 67 пар, 73%; биномиальный критерий, $z = 3,67$, $p < 0,001$). В тех случаях, когда два детёныша располагались с одной стороны, в большинстве пар оба располагались так, чтобы мать находилась от них слева (34 из 49 пар, 69%; $z = 2,57$, $p = 0,009$; рис. 9).

При «питании молоком с обходом матери» анализировали только те случаи, когда один из детёнышей первым подходил к матери для питания. В большинстве таких случаев перед тем, как начать питание молоком, детёныш располагался так, чтобы мать была слева от него (17 из 22 пар, 77 %; $z = 2,35$, $p = 0,017$; рис. 9). Второй сайгаченок в таких случаях подходил позже и начинал кормиться с другой, свободной стороны от матери.

Был проведён анализ латерализации в ситуациях, когда двое детёнышей одной самки образовывали пару в отсутствие матери (мать отдалялась на 50 м и более). Учитывался только один случай для каждой пары. При этом регистрировали положение детёныша, который подходил к другому детёнышу сзади и занимал латеральное положение относительно него. В большинстве случаев детёныш, подойдя к другому детёнышу сзади, располагался так, чтобы партнёр был слева от него (15 из 18 пар, 83%; $z = 2,59$, $p = 0,008$).

Несмотря на то что в данном анализе оценивали расположение относительно матери сразу двух детёнышей, по отношению к таким случаям здесь и далее применяются термины «индивидуальная латерализация» и «предпочтение на индивидуальном уровне». Показатели индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныши», полученные на основе продолжительных многократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами, приведены в таблицах Б.7 и Б.8.

Данные были распределены нормально ($p < 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), поэтому для дальнейшего анализа использовались параметрические критерии. При спокойном перемещении оба детёныша из двойни чаще вставали по одну сторону от матери, чем по разные (в среднем для всех пар \pm стандартная ошибка в $74 \pm 2\%$ случаев; парный двухвыборочный t -критерий для средних, $t_{18} = 15,25$, $p < 0,001$). В большинстве исследованных пар при спокойном перемещении оба детёныша из двойни преимущественно располагались так, чтобы мать находилась с определенной стороны от них (16 из 19 пар, 84%; биномиальный критерий, $z = 2,75$, $p = 0,004$; рис. 13).

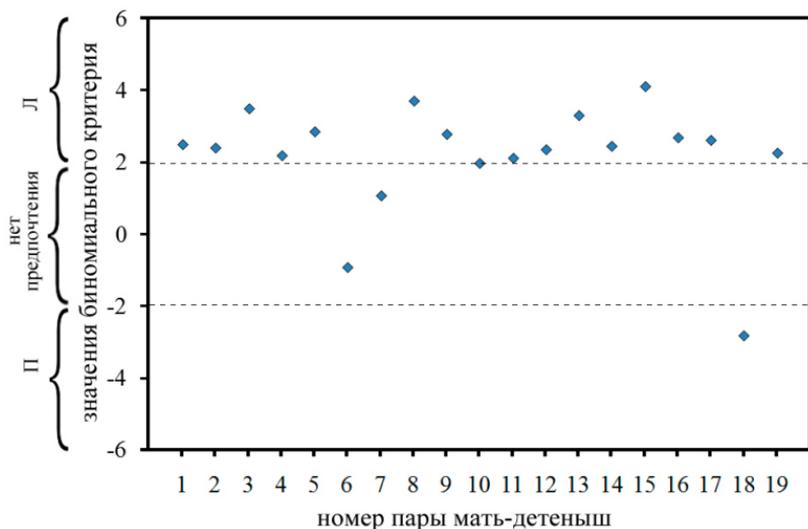


Рис. 13

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения, в исследованных парах сайгаков с двумя детёнышами при спокойном перемещении: обозначения те же, что и на рисунке 8.

В анализ индивидуальной латерализации перед «питанием молоком без обхода матери» были включены только те случаи, в которых один из детёнышей первым подходил к матери для питания. Перед тем как начать питание молоком, детёныш предпочитал располагаться так, чтобы мать находилась слева от него (13 из 15 пар «мать — двойня»; 87%; $z = 2,58$, $p = 0,007$; рис. 14). Второй сайгачонок, подошедший к матери позднее, практически всегда начинал кормиться с другой, свободной стороны от матери. В двух случаях от двух разных пар второй сайгачонок подходил и безуспешно пытался начать питание молоком с той же стороны от матери, что и первый.

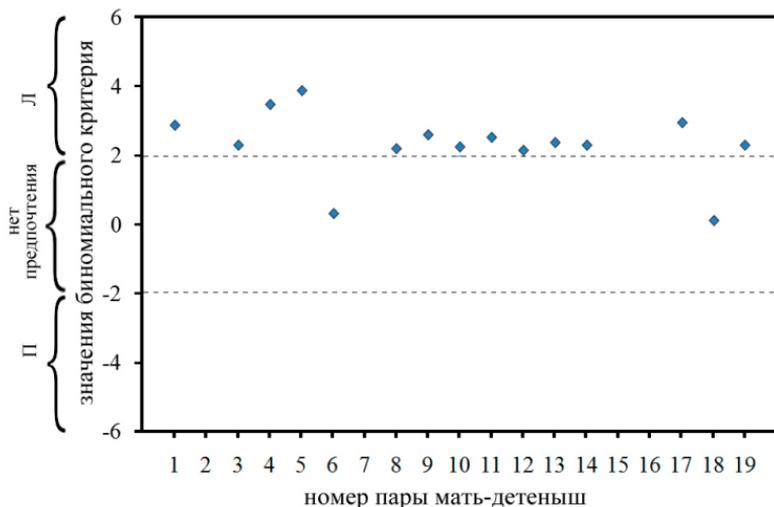


Рис. 14

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения, в исследованных парах сайгаков с двумя детёнышами перед питанием молоком без обхода матери: обозначения как на рисунке 8.

Значения индекса латерализации (ИЛ) у индивидуально-идентифицированных пар были распределены ненормально ($p < 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), поэтому для дальнейшего анализа использовались непараметрические критерии. При спокойном перемещении двойни сайгачат демонстрировали предпочтение на групповом уровне располагаться так, чтобы мать была слева (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,49 \pm 0,09$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 162$, $p < 0,001$, $n = 19$; рис. 15). Групповая латерализация была выявлена и в расположении детёныша перед тем, как начать питание молоком, — детёныш из двойни, подошедший к матери первым, преимущественно располагался так, чтобы она была слева от него (ср. ИЛ $\pm m = 0,53 \pm 0,07$; $W = 116$, $p < 0,001$, $n = 15$; рис. 15).

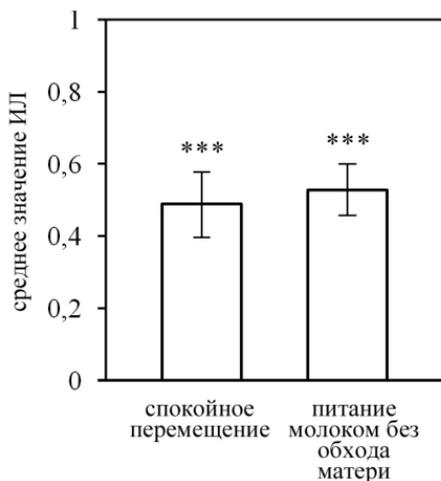


Рис. 15

Групповая латерализация у сайгаков в парах с двумя детёнышами.

Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ):

положительные значения — детёныши располагались так, чтобы мать находилась слева от них, отрицательные значения — детёныши располагались так, чтобы мать находилась справа от них;

*** — $p < 0,001$.

4.1.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений

У европейского сайгака были исследованы как матери с одним детёнышем, так и матери с двумя детёнышами (рис. А.18, А.19). В парах «мать — один детёныш» индивидуальные предпочтения в выборе детёнышем пространственного положения относительно матери были определены при «спокойном перемещении» и перед «питанием молоком без обхода матери». В обоих типах поведения большинство детёнышей проявляло предпочтение располагаться так, чтобы мать находилась от них с определённой стороны. Групповая латерализация, а именно предпочтение детёнышей располагаться таким образом, чтобы мать находилась слева, было обнаружено при «перемещении при кочёвке», «спокойном перемещении», а также перед «питанием молоком без обхода/с обходом матери». Сходные результаты в различных типах поведения демонстрируют стабильность проявления латерализации у детёнышей сайгака.

Большое значение для интерпретации результатов исследования имеет сопоставление латерализации в двух вариантах подхода детёныша к матери для питания молоком. В случае питания молоком с обходом матери детёныш подходил к матери сбоку, затем обходил её с головы и вставал кормиться с противоположного её бока. Такой вариант питания мы наблюдали в основном у сайгаков во время кочёвки. Кормление молоком у сайгаков обычно инициирует детёныш [Шляхтин, Кокшунова, 2011; Кокшунова, 2012], и, по всей видимости, обход матери помогает детёнышу остановить активно перемещающуюся мать для того, чтобы начать кормиться. В то же время в парах спокойно перемещающихся резидентных сайгаков детёныш обычно для питания без обхода приближался к матери сзади, располагался сбоку от неё, а затем из изначальной сонаправленной позиции (голова детёныша направлена к голове самки) детёныш поворачивался и начинал сосать молоко (рис. А.20). В обоих вариантах подходов учитывали, с какой стороны детёныш изначально подходит к матери перед тем, как начать питание. Детёныши предпочтительно располагались так, чтобы мать была от них слева, вне зависимости от варианта подхода. Такой результат указывает на то, что латерализация в поведении детёныша не связана с предпочтением им определённой стороны тела матери (к примеру, предпочтением одного из сосков), так как в результате подхода для питания молоком с обходом и без него детёныш оказывался с разных сторон от матери. Например, детёныш, подошедший к матери справа и начавший питание молоком без обхода, так и оставался с правой стороны тела матери, тогда как детёныш, подошедший к матери справа, а затем обошедший её, в результате оказывался и начал сосать с левой стороны тела матери. Если бы детёныш стремился оказаться с определённой стороны тела матери, то направленность латерализации при выборе положения перед питанием с обходом и без обхода различалась бы. Сходная направленность латерализации, обнаруженная в обоих вариантах подходов, свидетельствует о том, что односторонние предпочтения в поведении детёнышей обусловлены латерализованным восприятием матери в целом как объекта (то есть предпочтением располагаться таким образом, чтобы мать была слева), а не предпочтением находиться рядом с определённой (левой/правой) стороной её тела.

В случае самок с двойнями детёныши чаще располагались по одну сторону от матери, чем по разные, как при спокойном перемещении (рис. А.19), так и при перемещении при кочёвке. В обоих ти-

пах поведения была обнаружена групповая латерализация — двое детёнышей преимущественно располагались так, чтобы мать была слева от них обоих. Тот факт, что два детёныша, подходившие к матери вместе, предпочитали располагаться с одной и той же стороны, нельзя назвать предсказуемым, ведь оба детёныша могли бы находиться непосредственно рядом с матерью, если бы расположились по разные стороны от неё. В ситуации, когда оба детёныша находились с одной стороны от матери, один из детёнышей вынужден был быть на некотором удалении от матери, так как второй детёныш располагался между ним и матерью. Вероятно, предпочтение детёнышей располагаться с одной стороны, а именно так, чтобы мать была слева, объясняется тем, что в таком положении даже у более удалённого от матери детёныша социальные стимулы (мать и второй детёныш) находятся с левой стороны. Можно предположить, что расположение детёнышей с одной стороны от матери косвенно способствует выживанию детёнышей. До окончания молочного вскармливания выживание детёнышей копытных в значительной степени зависит от материнской заботы, в особенности от её способности защитить детёнышей [Gaillard et al., 2000; Buuveibaatar et al., 2013]. Самки сайгака менее успешны в защите двойни, чем в защите единственного детёныша [Buuveibaatar et al., 2013]. Можно предположить, что расположение детёнышей с одной стороны от самки позволяет ей более эффективно следить за их расположением и состоянием, чем когда детёныши находятся с разных сторон. Кроме того, возможно, что предпочтение вставать по одну сторону от матери просто отражает высокую синхронность действий двух детёнышей в двойне, ведь даже отдельно от матери они большую часть времени перемещаются бок о бок друг с другом.

У самок с двойней, так же как и у самок с одним детёнышем, был исследован выбор детёнышами положения перед питанием молоком без обхода и с обходом матери. Обычно один из детёнышей первым приближался к матери и начинал сосать молоко, а второй подходил со свободной стороны позже. В обоих вариантах питания (с обходом/без обхода) была обнаружена групповая латерализация: детёныш, первым подходивший к матери для питания, чаще располагался так, чтобы она была слева от него. То есть, приближаясь к матери для питания без обхода, детёныши преимущественно располагались с правой стороны от самки, а в результате приближения с обходом детёныши чаще оказывались с левой стороны от самки. Та-

ким образом, был получен сходный результат по латерализованному питанию у самок с одним и с двумя детёнышами. У сайгака рождение двоен характерно для самок старше полутора-двух лет, тогда как более молодые самки обычно рожают одного детёныша [Близнюк, Букреева, 2000]. Это говорит о том, что исследованные самки с одним и с двумя детёнышами различались по возрасту. Сходное проявление латерализации у детёнышей в обеих группах позволяет предположить, что у этого вида возраст и, следовательно, материнский опыт самки не влияют на проявление латерализации в пространственных взаимоотношениях с детёнышем.

4.2. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша у одичавшей домашней лошади, *Equus ferus caballus*

4.2.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш»

Пространственная латерализация, определяемая детёнышем. Сравнение числа случаев, в которых мать подходила к жеребёнку сзади и занимала латеральное положение относительно него, с числом случаев, в которых жеребёнок подходил к матери сзади и занимал латеральное положение относительно неё, в типах поведения исследованных и для матерей, и для жеребят показало, что в исследованных парах ($n = 24$) латеральное положение в паре чаще определял жеребёнок (в среднем в $75 \pm 3\%$ случаев, критерий Уилкоксона для связанных выборок, $W = -278$, $p < 0,001$; $n_1 = n_2 = 24$).

Индивидуальные предпочтения жеребят в выборе латерального положения относительно матери приведены в таблицах Б.9–Б.13. Во всех исследованных типах поведения у большинства жеребят было обнаружено предпочтение располагаться с определенной стороны от матери (рис. 16–20): на «отдыхе» (19 из 22 пар; 79%; $z = 3,20$, $p < 0,001$), «спокойном перемещении» (19 из 24 пар; 79%; биномиальный критерий, $z = 2,65$, $p = 0,007$), а также перед «питанием молоком без обхода матери» (19 из 23 пар; 83%; $z = 2,92$, $p = 0,003$) и «питанием молоком с обходом матери» (16 из 19 пар; 84%; $z = 2,75$, $p = 0,004$). При «беспокойстве» у семи из восьми исследованных детёнышей было обнаружено предпочтение располагаться с определенной стороны от матери на индивидуальном уровне.

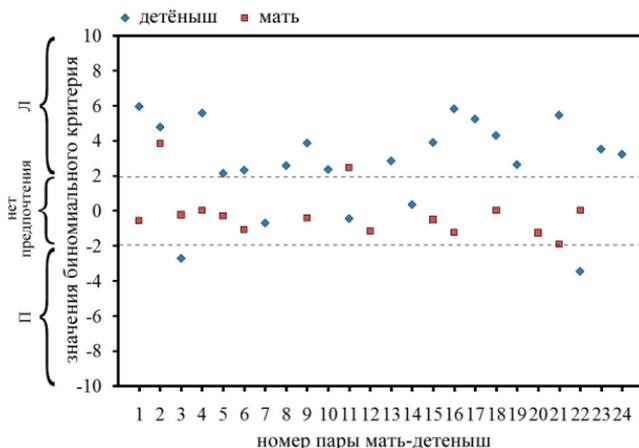


Рис. 16

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения у жеребят и матерей одичавшей домашней лошади на отдыхе:

L — предпочтение располагаться таким образом, чтобы другой член пары находился слева, значения более 1,96; P — предпочтение располагаться таким образом, чтобы другой член пары находился справа, значения менее -1,96.

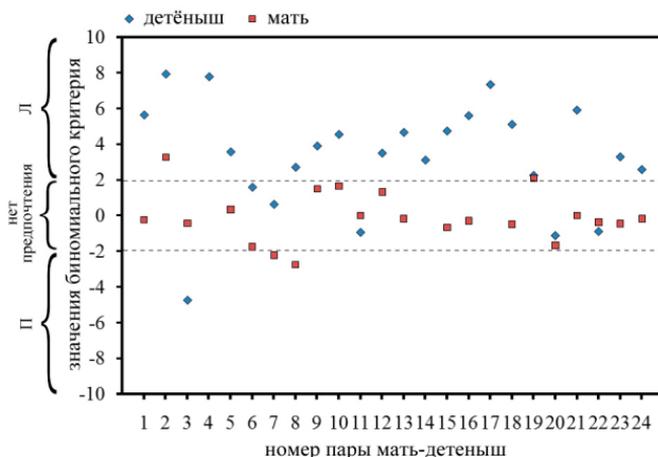


Рис. 17

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения у жеребят и матерей одичавшей домашней лошади при спокойном перемещении: обозначения те же, что и на рисунке 16.

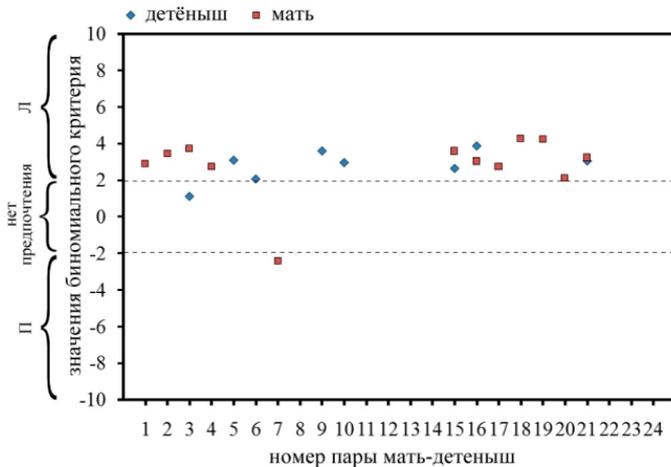


Рис. 18

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения у жеребят и матерей одичавшей домашней лошади при беспокойстве: обозначения те же, что и на рисунке 16.

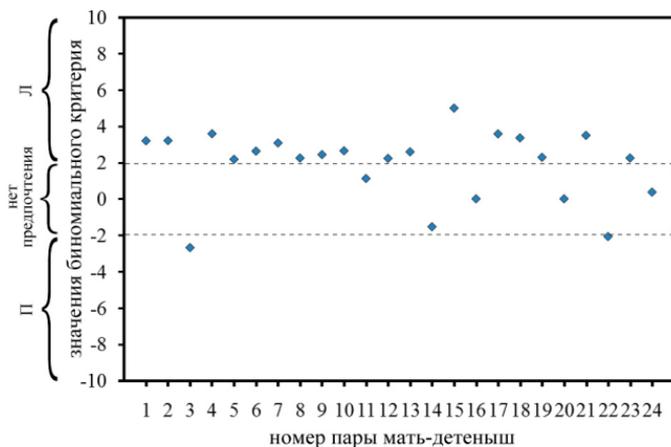


Рис. 19

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения у жеребят одичавшей домашней лошади перед питанием молоком без обхода матери: обозначения те же, что и на рисунке 16.

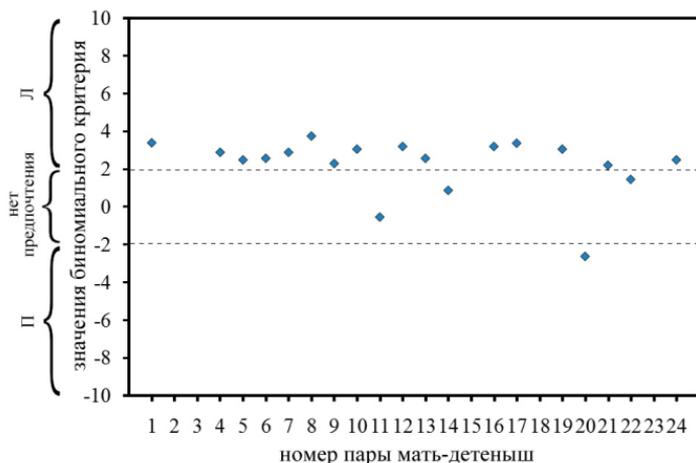


Рис. 20

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения у жеребят одичавшей домашней лошади перед питанием молоком с обходом матери: обозначения те же, что и на рисунке 16.

Оценка латерализации на групповом уровне была проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ). Распределение данных значительно отличалось от нормального ($p < 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), поэтому для анализа использовали непараметрические критерии.

Во всех исследованных типах поведения было обнаружено групповое предпочтение жеребят располагаться относительно матери так, чтобы она находилась слева: при отдыхе (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,40 \pm 0,09$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 193$, $p = 0,001$, $n = 22$; рис. 21), при спокойном перемещении (ср. ИЛ $\pm m = 0,30 \pm 0,06$, $W = 246$, $p < 0,001$, $n = 24$; рис. 21), при беспокойстве (ср. ИЛ $\pm m = 0,72 \pm 0,09$, $W = 36$, $p = 0,008$, $n = 8$; рис. 21), а также перед питанием молоком как без обхода (ср. ИЛ $\pm m = 0,41 \pm 0,08$, $W = 219$, $p < 0,001$, $n = 23$; рис. 22), так и с обходом матери (ср. ИЛ $\pm m = 0,51 \pm 0,09$, $W = 158$, $p < 0,001$, $n = 19$; рис. 22).

Значимых различий в проявлении латерализации между жеребятами разного пола не было обнаружено ни при отдыхе (U -критерий Манна — Уитни, $U = 44,5$, $p = 0,366$), ни при спокойном перемещении ($U = 67$, $p = 0,877$), ни при беспокойстве ($U = 6,5$, $p = 0,881$), ни

при питании молоком без обхода матери ($U = 63, p = 0,975$), ни при питании молоком с обходом матери ($U = 32,5, p = 0,444$). Также не было обнаружено значимых различий в проявлении латерализации в выборе положения относительно матери между тремя возрастными категориями детёнышей ни при отдыхе (критерий Краскела — Уоллиса, $H = 2,16, p = 0,353$), ни при спокойном перемещении ($H = 5,34, p = 0,069$), ни при питании молоком как без обхода ($H = 2,53, p = 0,282$), так и с обходом матери ($H = 4,53, p = 0,101$). Данные по беспокойству были получены только для детёнышей младшей (0–1 месяц) и средней (1–6 месяцев) возрастных категорий, что, по всей видимости, связано с тем, что детёныши старшей возрастной категории (6–18) при беспокойстве обычно не стремились объединиться с матерью в пару и обычно сами быстро перемещались в направлении прочь от источника беспокойства. Различий в проявлении латерализации между детёнышами младшей и средней возрастных категорий при беспокойстве выявлено не было (U -критерий Манна — Уитни, $U = 4,5, p = 0,453$).

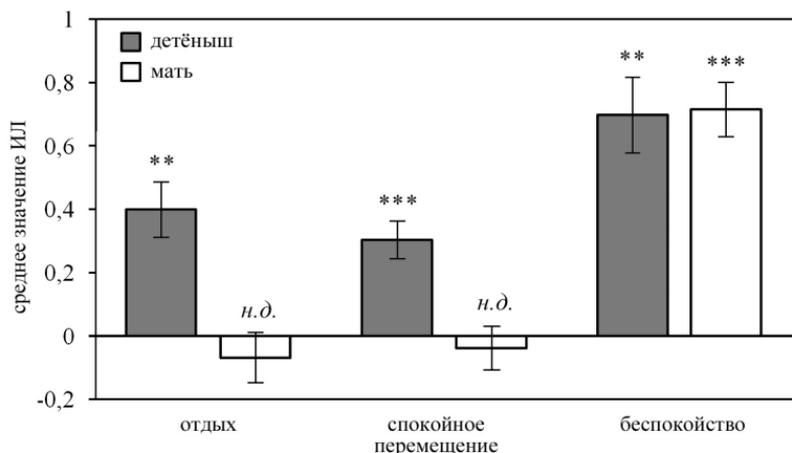


Рис. 21

Групповая латерализация у жеребят (детёнышей) и матерей одичавшей домашней лошади при отдыхе, спокойном перемещении и беспокойстве. Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ):

положительные значения — расположение так, чтобы другой член пары находился слева; отрицательные значения — расположение так, чтобы другой член пары находился справа; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$; н.д. — нет достоверных различий.

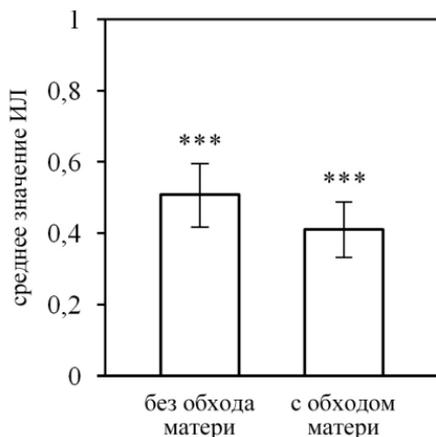


Рис. 22

Групповая латерализация у жеребят одичавшей домашней лошади перед питанием молоком без обхода и с обходом матери:

обозначения те же, что и на рисунке 21.

Отдельно было проведено сравнение частоты случаев иницирования детёнышем дружественных социальных взаимодействий с матерью (аккуратно выкусывал, вылизывал мать, тёрся об неё головой; рис. А.26) в латеральном положении за равные промежутки времени нахождения жеребёнка с одной и с другой стороны от матери. Зачастую на такое поведение детёныша мать отвечала взаимным проявлением дружественного поведения, однако в данном анализе учитывали именно инициатора взаимодействия. Согласно критерию Шапиро — Уилка, распределение данных значимо не отличалось от нормального ($W = 0,97$, $p = 0,717$), поэтому для дальнейшего анализа использовали параметрические критерии. На групповом уровне жеребята чаще иницировали дружественные взаимодействия с матерью, когда она находилась от них слева (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,41 \pm 0,08$; одновыборочный t -критерий, $t_{18} = 4,97$, $p < 0,001$, $n = 19$; рис. 23).

Не было выявлено влияния пола жеребят на латерализацию при иницировании дружественных взаимодействий с матерью (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{17} = 1,32$, $p = 0,206$; сравнение дисперсий выборок: F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(10, 7)} = 1,11$, $p = 0,915$). Принадлежность жеребёнка к одной из трёх возрастных категорий также не оказывала влияния на латерализацию при иницировании дружественных взаи-

модействий с матерью (однофакторный дисперсионный анализ, ANOVA, $F_{(2, 16)} = 0,64, p = 0,541$).

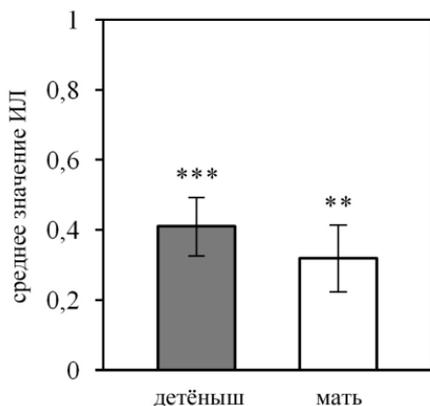


Рис. 23

Групповая латерализация при иницировании дружественных социальных взаимодействий между матерью и жеребёнком у одичавшей домашней лошади:

положительные значения индекса латерализации (ИЛ) отражают склонность иницировать дружественные взаимодействия, когда другой член пары находится слева; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Отдельно было проведено сравнение частоты случаев ненамеренного со стороны жеребёнка пространственного разъединения членов пары, когда при спокойном перемещении жеребёнок изначально находился сбоку от матери, а затем мать отходила от него вперёд на расстояние более 10 м. Распределение данных значимо не отличалось от нормального (критерий Шапиро — Уилка, $W = 0,95, p = 0,381$), поэтому для дальнейшего анализа использовали параметрические критерии. Было обнаружено, что большинство разъединений происходило, когда мать находилась справа от жеребёнка (в среднем для 20 пар в $60 \pm 3\%$ случаев, парный двухвыборочный t -критерий для средних, $t_{19} = 3,65, p = 0,002$; рис. 24).

Не было выявлено влияния пола жеребят на частоту разъединений с матерью при изначальном нахождении матери слева/справа от жеребёнка (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{18} = 0,71, p = 0,487$; F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(7, 11)} = 3,03, p = 0,099$). Данные по разъединениям были получены преимущественно по детёнышам младшей (0–1 месяц) и средней (1–6 месяцев) возрастных категорий. Не было обнаружено

значимых различий в числе разъединений в разных латеральных положениях между детёнышами этих возрастных категорий (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{16} = 0,04$, $p = 0,967$; сравнение дисперсий выборок: F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(7,9)} = 2,72$, $p = 0,164$).

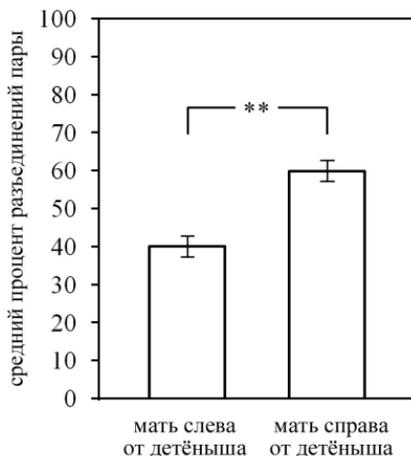


Рис. 24

Частота ненамеренных со стороны детёныша пространственных разъединений с матерью при изначально нахождении матери слева/справа от детёныша у одичавшей домашней лошади:

** — $p < 0,01$.

Был проанализирован выбор жеребёнком латерального положения при инициировании взаимного аллогруминга с другими жеребятами (рис. А.27). Для каждого жеребёнка в анализ был включён только один случай такого поведения. В значимом большинстве случаев жеребёнок занимал такое положение в пространстве, что другой жеребёнок находился слева от него (16 из 21 случая, 76%; биномиальный критерий, $z = 2,18$, $p = 0,027$).

Пространственная латерализация, определяемая матерью. Индивидуальные предпочтения кобыл в выборе латерального положения относительно своих жеребят приведены в таблицах Б.14–Б.16. При беспокойстве все 12 исследованных матерей проявляли предпочтение располагаться так, чтобы детёныш находился с определенной стороны от них (биномиальный критерий, $z = 3,18$, $p < 0,001$; рис. 18). В то же время у большинства матерей не было выявлено значимого

индивидуального предпочтения в двух других исследованных типах поведения — отдыхе (13 из 15 пар; 87%; $z = 2,58$, $p = 0,007$; рис. 16) и спокойном перемещении (17 из 21 пары; 81%; $z = 2,62$, $p = 0,007$; рис. 17).

Значения индекса латерализации (ИЛ) были распределены ненормально ($p < 0,05$, критерий Шапиро — Уилка), поэтому для оценки латерализации на групповом уровне использовали непараметрические критерии. При беспокойстве у матерей было выявлено групповое предпочтение располагаться так, что жеребёнок находился слева (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,70 \pm 0,12$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 76$, $p < 0,001$, $n = 12$; рис. 21). Однако групповой латерализации не было обнаружено на отдыхе (ср. ИЛ $\pm m = -0,07 \pm 0,08$, $W = -59$, $p = 0,097$, $n = 15$) и спокойном перемещении (ср. ИЛ $\pm m = -0,04 \pm 0,07$, $W = -48$, $p = 0,383$, $n = 21,0$; рис. 21).

Пол жеребёнка не оказывал значимого влияния на выбор матерями латерального положения ни при отдыхе (U -критерий Манна — Уитни, $U = 18,5$, $p = 0,343$), ни при спокойном перемещении ($U = 42$, $p = 0,412$), ни при беспокойстве ($U = 12,5$, $p = 0,447$). При спокойном перемещении не было обнаружено значимых различий в проявлении матерями латерализации по отношению к жеребятам трёх разных возрастных категорий (критерий Краскела—Уоллиса, $H = 0,68$, $p = 0,711$). Данные по отдыху и беспокойству были получены преимущественно по жеребятам младшей (0–1 месяц) и средней (1–6 месяцев) возрастных категорий. Различий между этими двумя возрастными категориями не было выявлено ни при отдыхе (U -критерий Манна — Уитни, $U = 13$, $p = 0,281$), ни при беспокойстве ($U = 12$, $p = 0,549$).

Отдельно было проведено сравнение частоты случаев иницирования матерью дружественных социальных взаимодействий со своим детёнышем (аккуратно выкусывала, вылизывала детёныша, тёрлась об него головой; рис. А.26) в латеральном положении за равные промежутки времени нахождения жеребёнка с одной и с другой стороны от матери. Данные были распределены нормально (критерий Шапиро — Уилка, $W = 0,95$, $p = 0,532$), поэтому для дальнейшего анализа использовали параметрические критерии. На групповом уровне кобылы чаще инициировали дружественные взаимодействия со своими жеребятами, когда те находилась от них слева (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,32 \pm 0,10$; одновыборочный t -критерий, $t_{15} = 3,35$, $p = 0,004$, $n = 16$; рис. 23). Данные по этому типу поведения были получены преимущественно для пар с жеребятами

младшей (0–1 месяц) и средней (1–6 месяцев) возрастных категорий, что, очевидно, связано со сравнительно редким иницированием матерями дружественных социальных взаимодействий с детёнышами старшего возраста. Было обнаружено влияние принадлежности жеребёнка к одной из двух возрастных категорий на проявление матерями латерализации: предпочтение иницировать дружественные взаимодействия, когда жеребёнок находился от матери слева, проявлялось сильнее по отношению к жеребятам младшей возрастной категории, чем к жеребятам средней возрастной категории (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{12} = 5,02$, $p < 0,001$; F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(5, 7)} = 1,65$, $p = 0,516$). Пол жеребёнка не оказывал значимого влияния на латерализацию при иницировании матерями дружественных взаимодействий (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{14} = 1,35$, $p = 0,732$; сравнение дисперсий выборок: F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(8, 6)} = 1,67$, $p = 0,547$).

Был проанализирован выбор кобылами латерального положения при иницировании взаимного аллогрумминга с другими взрослыми членами гарема (рис. А.28). От каждой кобылы учитывали только по одному случаю иницирования аллогрумминга с другой кобылой и по одному случаю иницирования аллогрумминга с гаремным жеребцом. В большинстве случаев кобылы занимали такое положение в пространстве, что другая особь находилась слева от неё, как при иницировании аллогрумминга с другой кобылой (30 из 43 случаев, 70%, биномиальный критерий, $z = 2,44$, $p = 0,014$), так и при иницировании аллогрумминга с гаремным жеребцом (16 из 17 случаев, 94%, $z = 3,40$, $p < 0,001$). Латерализация в выборе положения у кобыл при аллогрумминге с гаремными жеребцами была выражена сильнее, чем при аллогрумминге с другими кобылами (z -критерий для сравнения долей, $Z = 2,01$, $p = 0,045$).

4.2.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений

Наиболее детально латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша была исследована у одичавших лошадей. Объектом исследования стала крупная, постоянно существующая популяция одичавших лошадей, в которой сформировалась близкая к естественной социальной структура [Паклина, Климов, 1990; Спасская, 2008; Спасская и др., 2010]. Из-за регулярного посещения исследователями острова, на котором обитает популяция, животные обычно не проявляют признаков страха или любопытства при при-

ближении человека. Такая реакция, а точнее её отсутствие, создала уникальные условия для продолжительных и детальных наблюдений за латерализованным поведением лошадей.

Жеребята одичавших лошадей демонстрировали ярко выраженную латерализацию в выборе пространственного положения относительно матери. Во всех исследованных типах поведения у большинства жеребят было обнаружено предпочтение располагаться с определенной стороны от матери. Латерализация на групповом уровне — преимущественное расположение жеребят так, чтобы мать была слева, — было выявлено на отдыхе, спокойном перемещении (рис. А.22), беспокойстве (рис. А.23), а также перед питанием молоком без обхода/с обходом матери (рис. А.25). Мы не обнаружили значимых различий в выраженности такого предпочтения между жеребятами разного пола и разных возрастных категорий (рис. А.24), что свидетельствует о стабильности проявления латерализации.

Предпочтение в выборе положения у жеребят полностью согласуется с таковыми у детёнышей сайгака в аналогичных типах поведения. Как и сайгачата, жеребята проявляли сходную направленность латерализации при приближении к матери для питания молоком без обхода и с обходом матери. Этот результат подтверждает сделанное выше заключение о том, что латеральные предпочтения в поведении детёнышей не связаны с предпочтением располагаться рядом с определённой стороной тела матери или сосать из одного из сосков. Известно, что, когда жеребёнок находится в типичном при питании молоком противонаправленном положении к матери (голова к хвосту), ему доступны оба соска, и он использует их по очереди в течение одного подхода [Waring, 2003]. Обход матери перед кормлением позволяет жеребёнку остановить перемещающуюся кобылу и получить возможность сосать молоко [Waring, 2003]. Таким образом, исследованный тип поведения «питание молоком с обходом матери» может рассматриваться как отдельная разновидность социального взаимодействия детёныша с матерью, а выявленное у жеребят левостороннее предпочтение в расположении относительно матери, сходное с таковым в других типах поведения, дополнительно свидетельствует о стабильности проявления латерализации. Ранее латерализация при выборе положения при питании молоком была исследована у жеребят домашней лошади [Komárková, Bartosová, 2013] и выборке из детёнышей трёх видов зебр (*E. grevyi*, *E. quagga*, *E. zebra*) [Pluháček et al., 2013] в неволе. В этих работах не было обнаружено значимой групповой латерализации. Вероятнее всего, это связано с тем, что авторы не разделяли два варианта подхода детёнышей к матери и учитывали

только результат подхода, т. е. то, с какой стороны от матери детёныш начинал сосать молоко.

У одичавших лошадей также были исследованы односторонние предпочтения в поведении самок при выборе положения относительно своего детёныша. При беспокойстве все исследованные матери проявляли предпочтение располагаться так, чтобы детёныш находился от них с определённой стороны. В этом типе поведения матери проявляли групповое предпочтение располагаться так, чтобы жеребёнок находился слева. В остальных исследованных типах поведения (отдыхе и спокойном перемещении) у матерей не было выявлено индивидуальной и групповой латерализации. Ни пол жеребёнка, ни его принадлежность к определённой возрастной категории не оказывали значимого влияния на выбор матерями одного из возможных латеральных положений (детёныш слева/справа). Таким образом, матери проявляли латерализацию в выборе положения относительно детёныша только при проявлении беспокойства, в ситуациях, связанных с потенциальной опасностью, таких как агрессивные взаимодействия между другими особями вблизи от пары. В первые месяцы жизни кобыла обеспечивает безопасность жеребёнка и уводит его в сторону в случае опасности [Feist, McCullough, 1976]. Активная роль матери в поддержании пространственной близости с детёнышем в потенциально опасных ситуациях может объяснять проявление матерями латерализации именно при беспокойстве. Возможные причины выбора матерями такого положения, чтобы детёныш находился от неё слева, обсуждаются в п. 5.1.

4.3. Латерализация взаиморасположения матери и детёныша у серого кенгуру, *Macropus giganteus*

4.3.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш»

Пространственная латерализация, определяемая детёнышем. Анализ групповых тенденций в проявлении латерализации был проведён на основе однократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш» раздельно в двух типах поведения — «спокойном перемещении» и «беспокойстве». Большинство детёнышей располагалось так, что мать находилась от них слева, как при спокойном перемещении (26 из 35 пар, 74%; биномиальный критерий, $z = 2,70$, $p = 0,006$), так и при беспокойстве (39 из 51 пары, 76%; $z = 3,64$, $p < 0,001$; рис. 25).

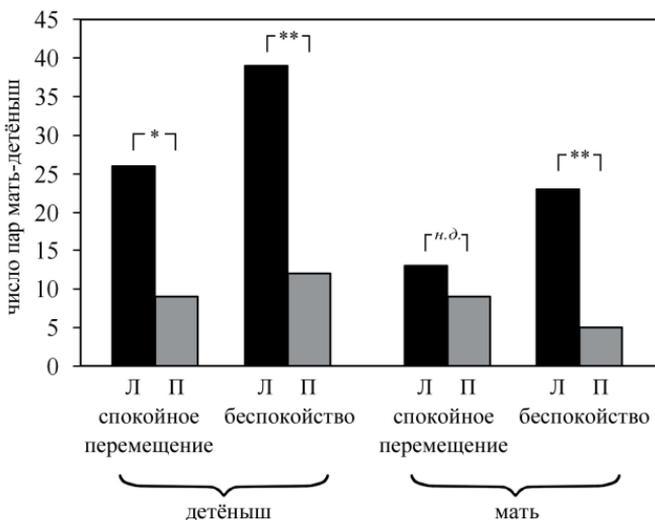


Рис. 25

Латерализация у детёнышей и матерей серого кенгуру. Оценка латерализации проведена на основе однократных наблюдений за каждой парой:

Л — пары, в которых детёныш/мать занимал(а) такое положение, чтобы другой член пары находился слева; *П* — пары, в которых детёныш/мать занимал(а) такое положение, чтобы другой член пары находился справа;

* — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; н.д. — нет достоверных различий.

Анализ был основан на данных, полученных в ходе продолжительных многократных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами «мать — детёныш» во время спокойного перемещения.

Сравнение числа случаев, в которых детёныш подходил к матери сзади и занимал латеральное положение относительно неё, с числом случаев, в которых мать подходила к детёнышу сзади и занимала латеральное положение относительно него, в исследованных парах ($n = 18$) показало, что латеральное положение в паре в таких случаях преимущественно определял детёныш (в среднем в $68 \pm 5\%$ случаев, критерий Уилкоксона для связанных выборок, $W = -140$, $p = 0,001$; $n_1 = n_2 = 18$).

Индивидуальные предпочтения детёнышей кенгуру в выборе положения относительно матерей приведены в таблице Б.17. При спокойном перемещении большинство детёнышей демонстрировали предпочтение располагаться так, чтобы мать находилась от них с оп-

ределённой стороны (14 из 18 пар, 78%; биномиальный критерий, $z = 2,12, p = 0,031$; рис. 26).

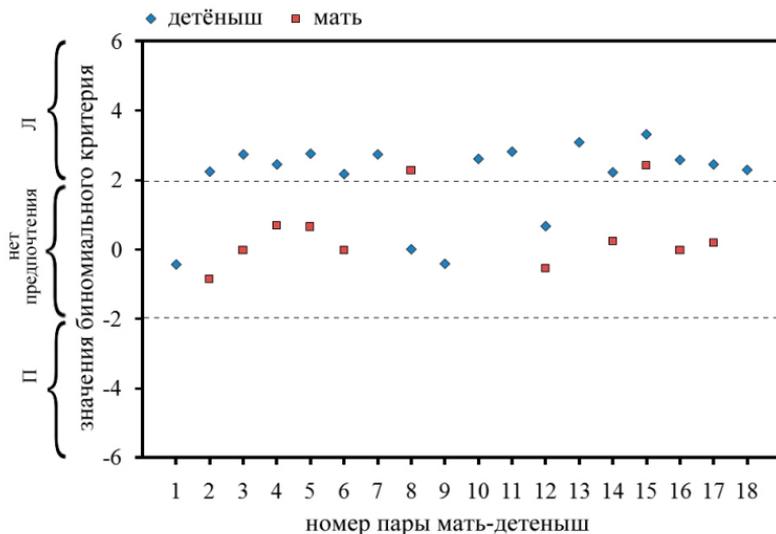


Рис. 26

Распределение значений биномиального критерия (z), отражающих индивидуальные предпочтения, у детёнышей и матерей серого кенгуру при спокойном перемещении:

Л — предпочтение располагаться таким образом, чтобы другой член пары находился слева, значения более 1,96; *П* — предпочтение располагаться таким образом, чтобы другой член пары находился справа, значения менее -1,96.

Для оценки латерализации на групповом уровне использовали непараметрические критерии, так как распределение значений индекса латерализации (ИЛ) значительно отличалось от нормального (критерий Шапиро — Уилка, $W = 0,88, p = 0,031$). Было обнаружено групповое предпочтение детёнышей располагаться так, чтобы мать находилась от них слева при спокойном перемещении (средний ИЛ \pm стандартная ошибка (m) составляет $0,47 \pm 0,07$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 161, p < 0,001, n = 18$; рис. 27). Значимых различий в проявлении латерализации между детёнышами разного пола обнаружено не было (U -критерий Манна — Уитни, $U = 32,5, p = 0,611$).

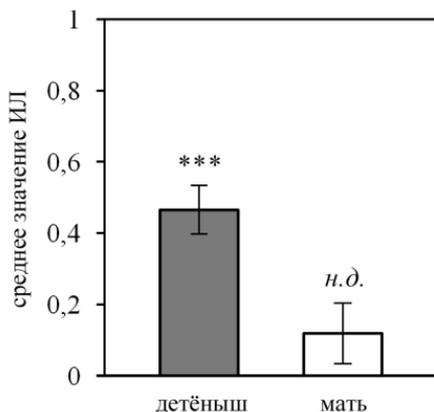


Рис. 27

Групповая латерализация у детёнышей и матерей серого кенгуру при спокойном перемещении. Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ):

положительные значения — расположение так, чтобы другой член пары находился слева, отрицательные значения — расположение так, чтобы другой член пары находился справа. *** — $p < 0,001$; н.д. — нет достоверных различий.

Пространственная латерализация, определяемая матерью.

Анализ группового предпочтения у матерей по однократным наблюдениям от пары «мать — детёныш» был проведен отдельно в двух типах поведения. При спокойном перемещении групповой латерализации обнаружено не было (13 из 22 пар, 59%; биномиальный критерий, $z = 0,64$, $p = 0,523$), однако при беспокойстве большинство матерей располагались таким образом, чтобы их детёныши находились от них слева (23 из 28 пар, 82%; $z = 3,21$, $p < 0,001$; рис. 25).

Индивидуальные предпочтения матерей серых кенгуру в выборе латерального положения относительно детёнышей при спокойном перемещении отражены в таблице Б.18. Большинство исследованных матерей не проявляло предпочтений на индивидуальном уровне (10 из 12 пар, 83%; биномиальный критерий, $z = 2,02$, $p = 0,039$; рис. 26).

Для анализа латерализации на групповом уровне использовали параметрические критерии, так как значения индекса латерализации (ИЛ) были распределены нормально (критерий Шапиро — Уилка, $W = 0,93$, $p = 0,341$). У серых кенгуру при спокойном перемещении матери не проявляли предпочтения на групповом уровне в выборе положения относительно детёныша (средний ИЛ \pm стандартная

ошибка (m) составляет $0,13 \pm 0,08$; одновыборочный t -критерий, $t_{11} = 1,67$, $p = 0,123$, $n = 12$; рис. 27). Влияния пола детёнышей на латерализацию матерей выявлено не было (двухвыборочный t -критерий для независимых выборок с одинаковыми дисперсиями, $t_{10} = 1,26$, $p = 0,236$; сравнение дисперсий выборок: F -тест для сравнения дисперсий, $F_{(6, 4)} = 2,63$, $p = 0,368$).

4.3.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений

Латерализация в выборе латерального положения, как матерью, так и детёнышем, также была обнаружена у исследованного представителя сумчатых млекопитающих — серого кенгуру. Индивидуальные предпочтения у детёнышей и матерей были исследованы при спокойном перемещении пары. Большинство детёнышей демонстрировали предпочтение располагаться так, чтобы мать была от них с определённой стороны, тогда как большинство матерей не проявляли индивидуальной латерализации при выборе положения относительно детёныша. Групповую латерализацию оценили в двух типах поведения — спокойном перемещении и беспокойстве (рис. А.30, А.31). В обоих случаях было обнаружено, что детёныши преимущественно располагались таким образом, чтобы мать находилась от них слева. Различий в проявлении латерализации между детёнышами разного пола выявлено не было. У матерей групповое предпочтение располагаться так, чтобы их детёныш находился от них слева, было обнаружено при беспокойстве. В то же время при спокойном перемещении групповой латерализации у матерей выявлено не было. Пол детёныша не влиял на выраженность предпочтения в выборе положения относительно детёныша у матерей. У кенгуру детёныш преимущественно отвечает за поддержание пространственной близости с матерью, однако предполагается, что в случае опасности мать берет на себя ведущую роль в контроле пространственного взаиморасположения членов пары [Kaufmann, 1975; Dawson, 2012]. По всей видимости, у матерей серого кенгуру латерализация проявляется именно в тех ситуациях, в которых для матери критически важно держать детёныша в поле зрения.

4.4. Заключение

В работе были исследованы три вида наземных млекопитающих, принадлежащих к разным отрядам по традиционной классификации (Artiodactyla, Perissodactyla, Diprotodontia) [Павлинов, 2006]. Несмотря на филогенетическую удалённость исследованных видов, очевидно существование общих тенденций в проявлении латерализации про-

странственных взаимоотношений матери и детёныша. Вне зависимости от типа поведения детёныши предпочитают занимать такое положение в пространстве, чтобы мать оказывалась от них с левой стороны. В то же время латерализация у матерей, а именно предпочтение располагаться так, чтобы детёныш находился от них слева, проявляется только при беспокойстве. Эти тенденции согласуются с выявленными нами у исследованных видов морских млекопитающих. Детёнышей исследованных в работе видов наземных млекопитающих можно отнести к «следующему» типу (*англ.* follower), так как с раннего возраста они постоянно следуют за своими матерями. У таких видов поддержание пространственной близости в паре — преимущественно задача детёныша [Mann, Smuts, 1998]. Для детёныша критически важно оставаться рядом с матерью, так как она является его основным источником социальной информации и обеспечивает безопасность. Зависимость детёныша от матери в разнообразных аспектах жизнедеятельности (питании, избегании хищников, социализации и т. п.) может объяснять проявление латерализации в поведении детёнышей во всех исследованных типах поведения. В то же время можно предположить, что мать в первую очередь направляет своё внимание на окружающую обстановку, так как преимущественно именно она определяет направление при перемещении пары в пространстве, занимается поиском пищи и обеспечивает своевременное обнаружение и избегание хищников. Направленность основного внимания матери преимущественно *не* на детёныша (по крайней мере периодически) в обыденных, не связанных с опасностью ситуациях, может объяснять отсутствие латерализации. То есть латерализованное восприятие социального стимула (детёныша) не проявляется, так как такой стимул не является доминирующим объектом, на который направлено внимание матери. С другой стороны, при возникновении потенциально опасной ситуации, в быстро меняющейся обстановке, для матери критически важно следить за расположением и состоянием детёныша, который обычно ещё не способен полностью адекватно реагировать на опасность. Под проявлением беспокойства в настоящей работе понимали быстрое перемещение матери с детёнышем в направлении от источника потенциальной опасности, вкупе с другими типичными для вида признаками реакции избегания и испуга. В таких ситуациях матери исследованных видов проявляли выраженную латерализацию в выборе пространственного положения относительно детёныша. Очевидно, что в парах именно мать в большинстве случаев первой распознаёт опасность и инициирует её избегание, а также берет на себя ведущую роль в контроле пространственной близости членов пары — именно этим можно объяснить появление лате-

рализации, отсутствующей в спокойном состоянии. Важно отметить, что у исследованных видов источником беспокойства служили разные факторы: у косаток — это близкое приближение потенциально опасного объекта антропогенной природы (лодки), у лошадей — активные агрессивные взаимодействия между другими особями, а у серых кенгуру — «тревожные» крики птиц, массовое перемещение других кенгуру, быстрое приближение животных иных видов. Однако вне зависимости от природы источника беспокойства у всех видов наблюдали сходный паттерн пространственной латерализации в парах: мать располагалась таким образом, чтобы детёныш находился слева от неё.

Глава 5

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МАТЕРИ И ДЕТЁНЫША: СИНТЕЗ ДАННЫХ ПО ПРИМАТАМ И ДРУГИМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ

5.1. Сопоставление латерализации материнско-детских взаимоотношений в разных группах млекопитающих

Пространственная латерализация в материнско-детских взаимоотношениях впервые была описана у человека [Salk, 1960]. В различных культурах и странах большинство матерей предпочитают держать своего ребёнка на руках с левой стороны от себя [Saling, Cooke, 1984; Harris, 2007a]. Сходная латерализация обнаружена в поведении самок горилл и шимпанзе [Manning, Chamberlain, 1990; Manning et al., 1994; Hopkins, 2004]. У некоторых видов приматов также обнаружено предпочтение детёнышей сосать молоко из левого соска матери [Nishida, 1993; Tomaszycski et al., 1998; Hopkins, De Lathouwers, 2006]. У видов, у которых ранее была исследована латерализация расположения матери и потомства, передние конечности в значительной степени участвуют в поддержании пространственной близости между членами пары (мать держит детёныша и (или) детёныш держится за мать). В связи с этим оставалось не ясным, с чем связана пространственная латерализация между матерью детёнышем — с асимметрией использования передних конечностей или с асимметричным сенсорным восприятием [Harris et al., 2000]. Результаты настоящей работы демонстрируют, что латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша не уникальна для приматов и характерна также для млекопитающих, у которых конечности напрямую не участвуют в поддержании пространственной близости между особями. У исследованных нами млекопитающих пространственная близость между членами пары поддерживается благодаря сенсорному восприятию особями друг друга, поэтому полученные результаты подтверждают гипотезу, связывающую возникновение асимметрии в расположении матери и потомства с сенсорной латерализацией [Manning, Chamberlain, 1991; Sieratzki, Woll, 1996]. Предполагается, что, когда мать держит ребёнка с левой стороны от себя, он располагается преимущественно в её левом поле зрения, и поэтому в обработке зри-

тельной информации, исходящей от ребёнка, преимущественно участвует правое полушарие матери [Sieratzki, Woll, 2002]. У исследованных в работе видов латерализованное взаиморасположение матери и детёныша, по всей видимости, также обусловлено зрительной латерализацией. С наибольшей уверенностью это можно предполагать для наземных видов млекопитающих, у которых мы могли наблюдать, как именно происходит выбор латерального положения в паре. Мы исследовали ситуации, когда один из членов пары подходил к другому сзади, а затем располагался рядом с одной или другой стороны от него. При этом в подавляющем большинстве случаев животные не использовали акустические сигналы (по крайней мере слышимые для человека), не соприкасались вплотную и не обнюхивали друг друга (обнюхивание, если и происходило, то уже после выбора латерального положения). Логично предположить, что, находясь на близком расстоянии друг от друга, но в то же время не соприкасаясь тактильно, члены пары преимущественно использовали именно зрение для поддержания пространственной близости. Для всех исследованных видов характерна высокая монокулярность зрения, поэтому выбор латерального положения определяет, в поле зрения какого глаза будет находиться другой член пары. Неоднократно показано, что у животных с латеральным расположением глаз предпочтение держать определённый стимул в поле зрения одного из глаз является проявлением функциональной межполушарной асимметрии, а именно отражает преимущественную роль полушария, противоположного предпочитаемому глазу, в восприятии и обработке информации о зрительном стимуле [Deng, Rogers, 2002; Austin, Rogers, 2014; Blois-Heulin et al., 2012; Siniscalchi et al., 2012; Bisazza, Brown, 2011]. Это позволяет интерпретировать выявленные левосторонние предпочтения в поведении детёныша и матери у исследованных видов как проявление ведущей роли правого полушария в восприятии информации о другом члене пары.

Таким образом, результаты настоящей работы в совокупности с данными литературы [Manning, Chamberlain, 1990; Sieratzki, Woll, 1996; Bourne, Todd, 2004] указывают на то, что латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша в различных группах млекопитающих связана с доминированием правого полушария мозга. Расположение в пространстве одного из членов пары «мать — детёныш» таким образом, что информация о другом члене пары поступает преимущественно в правое полушарие, может быть связано с определёнными выгодами. У человека правое полушарие отвечает за восприятие лиц конспецификов [Brancucci et al., 2009], в

том числе распознавание эмоций, отражаемых в выражении лица [Bogod et al., 1997]. Была выдвинута гипотеза, что предпочтение держать ребёнка с левой стороны позволяет матери быстрее и точнее распознавать эмоциональное состояние ребёнка и, следовательно, своевременно реагировать на него [Manning, Chamberlain, 1990; 1991]. Действительно, впоследствии была доказана доминирующая роль правого полушария (получающего информацию из левого зрительного поля) в распознавании лица плачущего ребёнка [Best et al., 1994] и в целом в восприятии эмоций на детском лице [Huggenberger et al., 2009]. Основываясь на перечисленных данных, можно предположить, что и у исследованных в работе видов млекопитающих предпочтение держать детёныша в поле зрения левого глаза, проявляющееся при беспокойстве, обеспечивает матери наиболее быстрое и точное восприятие информации о состоянии детёныша. Правополушарное доминирование при восприятии лиц других особей не уникально для человека. Более точное узнавание знакомых «лиц» конспецификов и распознавание эмоций при поступлении зрительной информации в правое полушарие описано для нескольких видов приматов [Hamilton, Vermeine, 1988; Morris, Hopkins, 1993; Quaresmini et al., 2014], а также для овец [Peirce et al., 2000; Kendrick, 2006]. К примеру, овцы более точно различали фотографии «лица» одной и той же особи в спокойном состоянии и в стрессовой ситуации, если информация воспринималась системой «левый глаз — правое полушарие» [Kendrick, 2006]. Возможно, что у матерей исследованных видов расположение таким образом, чтобы детёныш находился в поле зрения левого глаза в потенциально опасных ситуациях, обусловлено доминирующей ролью правого полушария в восприятии совокупности визуально распознаваемых признаков во внешнем виде и поведении детёныша, отражающих его состояние.

У людей расположение ребёнка с левой стороны тела матери может быть выгодным не только для матери, но для самого ребёнка [Sieratzki, Woll, 1996; 2002]. Находясь на руках у матери на левой стороне её груди, ребёнок видит материнское лицо преимущественно в левом поле зрения и, следовательно, воспринимает его преимущественно правым полушарием мозга, отвечающим за социальное поведение [Vauclair, Donnot, 2005]. Кроме того, с левой стороны тела матери ребёнок большую часть времени видит левую, наиболее интенсивно отражающую эмоции половину материнского лица; поэтому такое расположение может способствовать формированию социальных навыков ребёнка, таких как распознавание эмоциональных выражений лица [Manning, Chamberlain, 1991; Zaidel, 1996]. Выяв-

ленное в настоящей работе предпочтение детёнышей млекопитающих держать мать в поле зрения левого глаза, скорее всего, также связано с определёнными преимуществами для детёныша. Эти преимущества обусловлены поступлением зрительной информации о первом и наиболее важном социальном объекте — матери — в правое полушарие, которое на основании многочисленных исследований зачастую называют «социальным», ведь именно оно преимущественно контролирует разнообразные аспекты социального поведения [Brancucci et al., 2009; MacNeilage et al., 2009]. Неоднократно было показано, что у позвоночных с латерально расположенными глазами при восприятии информации о социальном стимуле системой «левый глаз — правое полушарие» скорость и адекватность различных социальных реакций выше, чем при восприятии информации «правым глазом — левым полушарием» [Rosa-Salva et al., 2012]. Например, голуби во время полёта предпочитают держать ведущего члена своей стаи (особь, летящую первой) в поле зрения левого глаза. При этом, когда ведущий член стаи находится в поле зрения левого глаза ведомой птицы, она быстрее и точнее изменяет свою траекторию движения в соответствии с изменениями траектории движения ведущей особи, что способствует координации особей и, очевидно, даёт ведомой особи преимущества [Nagy et al., 2010]. У исследованных в настоящей работе видов млекопитающих следование за матерью и своевременное реагирование на изменения в её поведении — ключевая задача для детёныша, обеспечивающая его выживание. Расположение в пространстве таким образом, чтобы мать находилась в поле зрения левого глаза, может способствовать успешному осуществлению детёнышем этой задачи. Это подтверждают результаты, полученные на одичавших лошадях. Пространственные разъединения пары, при которых мать уходила далеко вперёд от жеребёнка, регистрировали во время спокойного перемещения пары, когда животные паслись, медленно перемещаясь. Занятый пастьбой, жеребёнок зачастую не сразу замечал, что мать удалилась от него на значительное расстояние. Когда мать находилась слева от жеребёнка, частота ненамеренных с его стороны пространственных разъединений пары была ниже, чем когда мать была от жеребёнка справа. Можно заключить, что детёныш реже терял мать из виду, если та находилась слева, то есть преимущественно в поле зрения его левого глаза. Таким образом, левосторонние предпочтения в выборе положения рядом с матерью обеспечивают детёнышам более эффективное поддержание пространственной близости с матерью. Мы также обнаружили, что жеребята чаще инициировали дружественные со-

циальные взаимодействия с матерью (рис. А.26Б), когда она находилась слева, чем когда она была справа. Это, вероятно, тоже связано с выгодами для жеребёнка, так как у млекопитающих дружественные взаимодействия способствуют приобретению детёнышем социальных навыков и укреплению связи между матерью и детёнышем [Крученкова, 2009]. В целом результаты исследования и данные литературы указывают на то, что расположение детёныша таким образом, чтобы мать была от него с левой стороны, обеспечивает оптимальное для детёныша взаимодействие с матерью.

В большинстве исследований пространственной латерализации между матерью и детёнышем у приматов наблюдали уже конечный результат латерализованного поведения, а именно то, с какой стороны детёныш расположен от матери [Harris, 2010]. Принято считать, что за возникновение латерализации отвечает мать, так как она держит детёныша на руках и, следовательно, определяет его расположение. Лишь некоторые авторы предполагают, что различия в поведении детёныша с разных сторон от матери могут влиять на её выбор и, таким образом, вносить вклад в результирующую латерализацию [Scola et al., 2013]. В настоящей работе были исследованы млекопитающие, детёныши которых в значительной степени пространственно независимы от матери, то есть могут активно выбирать расположение относительно неё. Такой выбор объектов позволил отдельно оценить латерализацию в поведении матери и в поведении детёныша. Впервые была прослежена активная роль детёныша в возникновении пространственной латерализации в парах «мать — детёныш» в разнообразных типах поведения. Помимо латерализации, мы также обнаружили преимущественную роль детёныша в определении латерального взаиморасположения в принципе. Сравнение частоты, с которой детёныш и мать занимают латеральное положение относительно друг друга у одичавших лошадей и серых кенгуру, показало, что латеральное взаиморасположение в парах преимущественно определяли детёныши. Такое заключение основано на данных только по исследованным типам поведения и включает лишь исследованный вариант образования латерального взаиморасположения (один из членов пары приближается к другому сзади и располагается сбоку). Несмотря на упомянутые ограничения, можно полагать, что доминирующая роль детёныша в определении латерального положения распространяется на всё поведение в целом, так как были исследованы основные типы поведения и наиболее распространённый вариант образования латерального взаиморасположения членов пары.

Обобщая результаты работы и данные литературы, можно предположить, что пространственная латерализация между матерью и детёнышем распространена среди млекопитающих. Односторонние предпочтения во взаиморасположении членов пары «мать — детёныш» были выявлены у представителей шести отрядов (Artiodactyla, Carnivora, Cetacea, Diprotodontia, Perissodactyla, Primates). Кроме распространённости латерализации материнско-детских взаимоотношений, можно отметить и единообразие направленности односторонних предпочтений между разными таксономическими группами млекопитающих. У всех исследованных в работе видов, принадлежащих к пяти разным отрядам, детёныши предпочитают располагаться в пространстве таким образом, чтобы мать находилась с их левой стороны (в исследованных типах поведения). Латерализованное поведение матерей согласуется не только между исследованными в работе видами, но и между исследованными нами видами и изученными ранее приматами. Матери предпочитают, чтобы их детёныш находился слева от них, как у приматов [Manning, Chamberlain, 1990], так и у исследованных представителей трёх других отрядов млекопитающих (Cetacea, Diprotodontia, Perissodactyla). Результаты работы демонстрируют, что латерализация материнско-детских взаимоотношений не является побочным продуктом руконости (асимметрии в использовании рук) и не уникальна для приматов, как предполагалось ранее [Harris et al., 2000; Hopkins, 2004].

5.2. Согласованность латерализации материнско-детских взаимоотношений и других латерализаций социального поведения

Помимо латерализации во взаимоотношениях между матерью и детёнышем, в работе были также исследованы латерализованные взаимодействия между детёнышами. Детёныши белух и косаток предпочитали располагаться так, что детёныши старшего возраста находились от них с левой стороны. У сайгаков было исследовано взаимное расположение двух детёнышей из двойни. Детёныш, приближаясь к другому детёнышу, преимущественно располагался так, чтобы партнёр оказывался слева. У жеребят одичавших лошадей было обнаружено предпочтение располагаться так, чтобы другой жеребёнок был слева при аллогруминге. Результаты по четырём исследованным видам демонстрируют, что направленность латерализованного поведения детёныша при взаимодействиях с матерью согласуется с направленностью латерализации при контактах детёныша с другими

социальными партнёрами — детёнышами того же или более старшего возраста. Таким образом, латерализация, проявляемая детёнышем при взаимодействиях с матерью, не является специфической реакцией на образ матери, а отражает латерализованное восприятие социальных объектов вообще. В случае рождения одного детёныша взаимодействия с матерью детёныш начинает в более раннем возрасте, чем контакты с другими детёнышами, поэтому латерализованная реакция на мать является первым проявлением социальной латерализации в жизни особи.

Основываясь на результатах по одичавшим лошадям, мы можем оценить согласованность первых проявлений латерализации на ранних этапах онтогенеза и латерализации у взрослых особей. Было обнаружено, что, иницируя аллогрумминг с другими взрослыми членами группы, кобылы чаще располагались так, чтобы другая особь находилась с левой стороны, то есть в поле зрения левого глаза. Такая социальная латерализация проявлялась как при контактах между двумя кобылами, так и во время взаимодействий кобылы с жеребцом. Такой результат демонстрирует, что у лошадей направленность латерализации социального поведения у жеребят и взрослых животных одинакова. Это подтверждают и данные литературы. Исследования на одичавших лошадях в Австралии показали, что при агонистических взаимодействиях особи разного пола и возраста предпочитают держать социального партнёра в поле зрения левого глаза [Austin, Rogers, 2012]. Такая латерализация обнаружена в двух популяциях одичавших лошадей и согласуется с латерализацией агонистического поведения у лошадей Пржевальского [Austin, Rogers, 2014]. Сходные результаты по латерализации у домашних лошадей из трёх разных изолированных популяций (включая исследованную в настоящей работе), а также согласованность результатов между двумя подвидами лошади подтверждают, что обнаруженные левосторонние предпочтения в социальном поведении отражают «естественную» поведенческую латерализацию и не связаны с domestikацией.

У других использованных в работе видов млекопитающих латерализация в социальном поведении взрослых особей не исследована, однако существуют данные по социальной латерализации у близких к ним видов. Так, для домашней овцы, представителя того же семейства (Bovidae), что и европейский сайгак, известно доминирование системы «левый глаз — правое полушарие» в узнавании «лиц» знакомых особей [Peirce et al., 2000] и распознавании эмоционального состояния конспецификов [Kendrick, 2006]. Такая латерализация в поведении взрослых особей согласуется

нии взрослых особей согласуется с выявленной у детёнышей сайгаков при взаимодействиях с матерями и другими детёнышами. Сходное заключение можно сделать и по косаткам. У представителя того же семейства (Delphinidae), индийской афалины, обнаружено предпочтение держать конспецифика в поле зрения левого глаза во время дружественных контактов между взрослыми животными [Sakai et al., 2006]. Основываясь на данных по филогенетически близким видам, можно предположить, что у европейского сайгака и косатки направленность латерализованного поведения детёныша при взаимодействиях с матерью согласуется с направленностью латерализации социального поведения взрослых особей. Для представителей семейств, к которым принадлежат три оставшихся вида — белуха (Monodontidae), тихоокеанский морж (Odobenidae) и серый кенгуру (Macropodidae), социальная латерализация во взрослом состоянии не описана.

Латерализация в различных аспектах социального поведения взрослых особей описана для многих видов млекопитающих и других позвоночных [Rosa-Salva et al., 2012]. В большинстве исследований была обнаружена преимущественная роль системы «левый глаз — правое полушарие» в контроле различных поведенческих реакций, связанных с внутривидовыми взаимодействиями особей [Brancucci et al., 2009], то есть обнаруженный в работе паттерн латерализации в контактах детёныша с матерью аналогичен типичному паттерну социальной латерализации взрослых животных. Так как у млекопитающих связь между матерью и детёнышем может служить основным социообразующим фактором [Крученкова, 2002], логично предположить, что латерализация во взаимоотношениях с матерью оказывает влияние на латерализацию социального поведения детёныша в будущем, во взрослом состоянии. Результаты исследования на взрослых людях, которых в детстве мать носила преимущественно с левой или с правой стороны от себя, подтверждают это предположение. Люди, которых мать носила в основном справа, во взрослом состоянии не проявляют нормальной межполушарной асимметрии в восприятии лиц других людей [Vervloed et al., 2011]. Таким образом, латерализация во взаимоотношениях с матерью не только является первым проявлением латерализованного социального поведения особи в онтогенезе, но и может влиять на последующую взрослую жизнь особи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе была исследована латерализация в пространственном взаиморасположении членов пары «мать — детёныш» у шести видов млекопитающих. В отличие от предыдущих работ, посвящённых латерализации материнско-детских взаимоотношений, в настоящем исследовании были использованы виды, у которых взаимное расположение членов пары «мать — детёныш» напрямую не связано с использованием передних конечностей. Результаты работы подтверждают гипотезу о том, что пространственная латерализация между матерью и детёнышем у млекопитающих может возникнуть вследствие асимметричного сенсорного восприятия особями друг друга. Выявленная у исследованных видов латерализация материнско-детских взаимоотношений демонстрирует, что латерализация между матерью и детёнышем не уникальна для приматов и, по всей видимости, не является следствием рукоusti (асимметрии в использовании передних конечностей), как предполагалось ранее [Harris et al., 2000; Hopkins, 2004]. Результаты работы расширяют представление о распространённости латерализации материнско-детских взаимоотношений: односторонние предпочтения во взаиморасположении членов пары «мать — детёныш» выявлены у представителей ещё пяти отрядов, помимо приматов (Artiodactyla, Carnivora, Cetacea, Diprotodontia, Perissodactyla).

Анализ результатов исследования и литературных данных [Manning, Chamberlain, 1990; Sieratzki, Woll, 1996; Bourne, Todd, 2004] даёт основания полагать, что выявленное у детёнышей и матерей предпочтение располагаться таким образом, чтобы другой член пары находился слева, связано с доминированием правого полушария мозга. Направленность латерализации во взаимоотношениях матери и детёныша согласуется с направленностью латерализации других аспектов социального поведения млекопитающих и других позвоночных, что подтверждает теорию о ведущей роли правого полушария в контроле различных поведенческих реакций, связанных с внутривидовыми взаимодействиями особей [Brancucci et al., 2009]. Полученные в работе результаты демонстрируют, что латерализация, проявляемая детёнышем при взаимодействиях с матерью, не является специфической реакцией на образ матери, а отражает латерализованное восприятие социальных стимулов вообще. Результаты, полученные на одичавших лошадях, показали, что детёныш реже теряет мать из виду, если она находится преимущественно в поле зрения его левого глаза. Это является первым свидетельством потенциального адаптив-

ного значения латерализации в пространственном взаиморасположении членов пары «мать — детёныш».

В качестве рекомендаций для последующих исследований в данной области может быть предложено дальнейшее изучение адаптивного значения материнско-детской латерализации. Сравнение выживаемости детёнышей у матерей, проявляющих и не проявляющих латерализованное поведение по отношению к своему детёнышу, может пролить свет на значение социальной латерализации для репродуктивного успеха особи. Кроме того, перспективным направлением исследований может стать сравнение различных поведенческих параметров, таких как уровень социальной активности и латерализация в социальном поведении, у детёнышей, различающихся по выраженности латерализации в контактах с матерью — левшей, правшей и нелатерализованных особей. В рамках многолетних исследований возможно сравнение таких поведенческих параметров у детёнышей уже впоследствии, во взрослом состоянии. Такого рода исследования позволят понять, какое влияние латерализация при взаимодействиях с первым социальным партнёром — матерью — оказывает на последующую взрослую жизнь особи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы работы выражают свою искреннюю благодарность коллегам, оказавшим помощь в проведении исследования: Г. О. Черепанову, А. В. Сморгачёвой, Ю. Г. Бояриновой (СПбГУ), Л. В. Клец (заповедник «Ростовский»), В. С. Бадмаеву (заповедник «Чёрные земли»), Н. Н. Спасской (МГУ), В. М. Бельковичу (Институт океанологии РАН), А. М. Бурдину (Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН), М. А. Антипину (Национальный парк «Берингия»), С. Николь и Дж. Инграм (Университет Тасмании). Выполнение исследования было бы невозможным без неоценимой помощи в полевой работе: В. В. Красновой, А. Д. Чернецкого, В. С. Баранова, А. А. Братанова, А. И. Желудковой, Л. А. Осиповой, М. М. Нагайлика, М. А. Гузеева, Е. А. Борисовой, А. А. Вашуркиной, Х. Б. Манджиева, А. А. Кочнева. Особую благодарность хочется выразить Д. М. Глазову за предоставление материалов авиаучётов белух и Т. В. Ивкович за предоставление результатов индивидуальной идентификации косаток, консультации и методическую помощь в анализе материала по косаткам. Полевые работы, описанные в монографии, проведены при финансовой поддержке: СПбГУ (НИР 1.42.508.2013), ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России», гос. контракта № П2379, гранта РФФИ (14-04-31390 мол_a), гранта Фонда кругосветных экспедиций (Transglobe Expedition Trust) и Комитета по научным исследованиям Национального географического общества (CRE, National Geographic Society). Работа по анализу материалов экспедиций, обобщению полученных данных и подготовке монографии осуществлялась при финансовой поддержке гранта РНФ №14-14-00284 по теме «Моторные и зрительные асимметрии у позвоночных животных: эволюция и роль в жизни вида».

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

В монографии использованы следующие термины с соответствующими определениями.

Аллогруминг — взаимная чистка — действия, направленные на чистку тела другой особи своего вида.

Гетероспецифик — особь другого вида.

Групповая латерализация — однонаправленный тренд в направленности латерализованного поведения в исследуемой выборке (группе) [Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2002].

Однократные наблюдения — однократные наблюдения за особью. В настоящей работе под однократными наблюдениями понимается включение в анализ только одного (первого) зарегистрированного случая выбора латерального положения одним из членов пары «мать — детёныш» от каждой исследованной пары.

Зрительная латерализация — асимметрия в восприятии зрительной информации [Брагина, Доброхотова, 1981; Rogers et al., 2013]. Может проявляться в виде предпочтений осматривать определённые объекты одним из глаз или в виде более быстрой (и (или) выраженной) реакции на стимул, появляющийся в поле зрения левого или правого глаза.

Индекс латерализации (англ. lateralization index) — широко применяемый метод оценки латерализации поведения, отражающий направленность односторонних предпочтений особей [Добрынина, 2011; Белопасова, 2013; Tomkins et al., 2010; Domenici et al., 2012; Jennings, 2012; García-Muñoz et al., 2013]. Формула приведена в разделе 2.3.2.

Индивидуальная латерализация — индивидуальные односторонние предпочтения в поведении конкретной особи [Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005].

Конспецифик — особь своего вида.

Латерализация социального поведения — то же, что и социальная латерализация.

Латеральное положение — положение сбоку относительно чего-либо. В настоящей работе используется для описания пространственного положения членов пары «мать — детёныш» друг относительно друга. Например, регистрировали выбор латерального положения у детёныша, то есть с какой стороны от матери (слева/справа) детёныш расположился после того, как приблизился к матери сзади.

Монокулярность зрения — характеристика, описывающая, насколько у животного обособлены поля зрения каждого из глаз. Чем

меньше перекрываются поля зрения левого и правого глаз, тем выше монокулярность зрения. Высокая монокулярность зрения характерна для животных, у которых глаза расположены по бокам головы (латерально), например для большинства рыб и птиц, некоторых млекопитающих [Marlow, 1938; Bisazza, Brown, 2011].

Пространственная латерализация — односторонние предпочтения в пространственном расположении особей друг относительно друга. Примером может служить предпочтение дельфинов располагаться справа от другой особи во время дружественных контактов [Sakai et al., 2006].

Противонаправленное положение — положение, в котором особи находятся боком друг другу, а их головы направлены в противоположные стороны.

Сенсорная латерализация — под этим термином понимают функциональное неравенство парных органов чувств [Брагина, Доброхотова, 1981] и неодинаковую восприимчивость органов чувств на левой и правой сторонах тела к определённым стимулам [Ананьев, 1955; Rogers, 2002]. Сенсорная латерализация обусловлена специализацией левого и правого полушарий на обработке информации разного типа [Бианки, 1989; Vermeire et al., 1998; Honk et al., 2002; Deng, Rogers, 2002].

Система «левый/правый глаз — правое/левое полушарие» — у многих животных, в особенности с латерально расположенными на голове глазами, информация из левого глаза поступает в первую очередь в правое полушарие и наоборот [Bisazza, Brown, 2011]. Результаты многочисленных исследований зрительной латерализации у различных видов позвоночных указывают на то, что животные с латеральным расположением глаз по-разному воспринимают части окружающего пространства, находящиеся в полях зрения левого и правого глаз [Vallortigara, Rogers, 2005; Bisazza, Brown, 2011]. В связи с принципиальными различиями в способе обработки зрительной информации, поступающей в левое и правое полушария [Rogers, 2002; Rogers et al., 2013], широко применяются термины «система „левый глаз — правое полушарие“» и «система „правый глаз — левое полушарие“» [Nagy et al., 2010; Jennings, 2012; Templeton et al., 2014].

Сонаправленное положение — положение, в котором особи находятся боком друг другу, а их головы направлены в одну и ту же сторону.

Социальная латерализация (или латерализация социального поведения) — односторонние (асимметричные) предпочтения, проявляющиеся в различных взаимодействиях между особями одного

вида и обычно связанные функциональной межполушарной асимметрией в контроле социального поведения [Rosa-Salva et al., 2012]. Латерализация может проявляться в различных аспектах внутривидовых взаимодействий, например в половом, агонистическом, стайном, игровом и родительском поведении.

Функциональная (межполушарная) асимметрия мозга — неравнозначное участие левой и правой половин мозга в осуществлении различных функций [Rogers, 2002; MacNeilage et al., 2009; Ocklenburg, Güntürkün, 2012]. В настоящее время описана асимметричная реализация мозгом широкого спектра процессов — от пространственной ориентации и памяти [Hamilton, 1983; von Fersen, Güntürkün, 1990; Prior, 2006] до восприятия опасности [Lippolis et al., 2005] и социальных стимулов [Rosa-Salva et al., 2012].

Приложение А МЕТОДЫ СБОРА ДАННЫХ



Рис. А.1

География исследования — места сбора материала по поведению:
1 — белухи; 2 — косатки; 3 — тихоокеанского моржа; 4 — европейского сайгака; 5 — одичавшей домашней лошади; 6 — серого кенгуру.



Рис. А.2

Летнее репродуктивное скопление белух у мыса Белужий, о. Соловецкий, Белое море

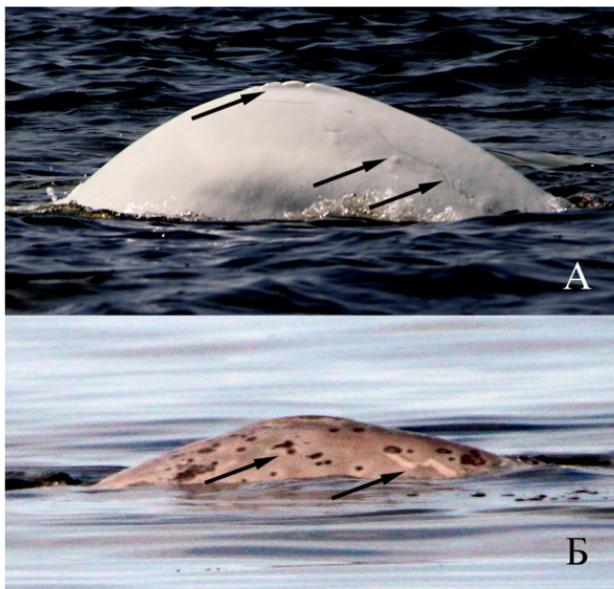


Рис. А.3

Примеры естественных маркёров на теле взрослой особи (А) и детёныша (Б), используемых для индивидуальной фотоподентификации белух



Рис. А.4

Латеральное взаиморасположение членов пары «мать — детёныш» у белухи (мать находится слева от детёныша)



Рис. А.5

Пары «мать — детёныш» у белух с детёнышами разных возрастных категорий:

А — младшей возрастной категории (0–1 месяц); В — средней возрастной категории (1–6 месяцев); В — старшей возрастной категории (6–18 месяцев).



Рис. А.6

Латеральное положение детёныша белухи под водой (стоп-кадр подводной видеозаписи)

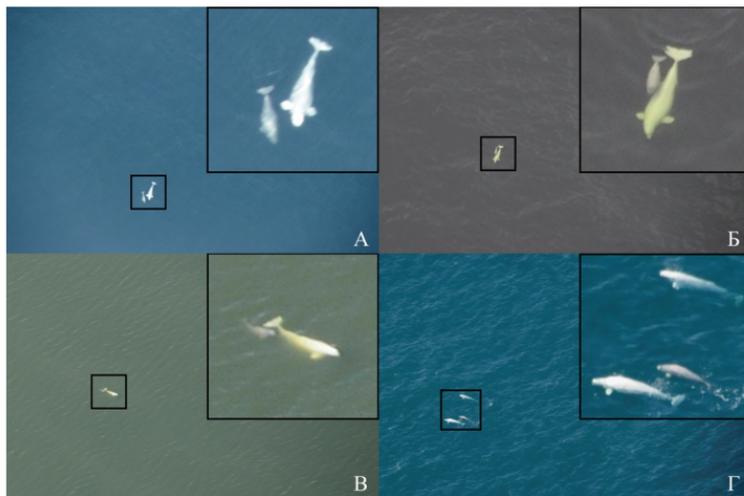


Рис. А.7

Латеральное расположение детёныша белухи относительно взрослой особи на аэрофотографиях:

- А — детёныш находится «перед взрослой особью»; Б — детёныш находится «сбоку от взрослой особи»; В — детёныш находится в «эшелонной позиции»; Г — пара «взрослая особь — детёныш» в сопровождении другой особи.*



Рис. А.8

Наблюдение за поведением косаток с лодки



Рис. А.9

Примеры естественных маркёров на теле и различий в форме спинного плавника, используемых для индивидуальной фотоидентификации косаток



Рис. А.10

Латеральное взаиморасположение членов пары «мать — детёныш» у косаток: А, Б — при «перемещении» мать находится слева (А), справа (Б) от детёныша; В — при проявлении детёнышем «социально-игрового поведения» мать находится слева от детёныша, Г — пара «мать — детёныш», сопровождаемая другой особью с правой стороны.



Рис. А.11

*Наблюдения и видеосъёмка поведения моржей
в прилегающей к лежбищу акватории*



Рис. А.12

*Латеральное положение детёныша моржа
при «спокойном перемещении» — детёныш располагается так,
чтобы мать находилась слева от него*



Рис. А.13

Латеральное положение детёныша моржа на «отдыхе» в сонправленной позиции — детёныш располагается так, чтобы мать находилась слева от него. На фото мать отдыхает, не перемещаясь и опустив голову по воду



Рис. А.14

Смотровая вышка в заповеднике «Чёрные земли», с которой проводились наблюдения за самками сайгака с детёнышами во время кочёвки



Рис. А.15

Самки сайгака с одним и двумя детёнышами во время «перемещения при кочёвке» (вид со смотровой вышки)



Рис. А.16

Скрадок для проведения продолжительных наблюдений за поведением сайгаков у места водопоя

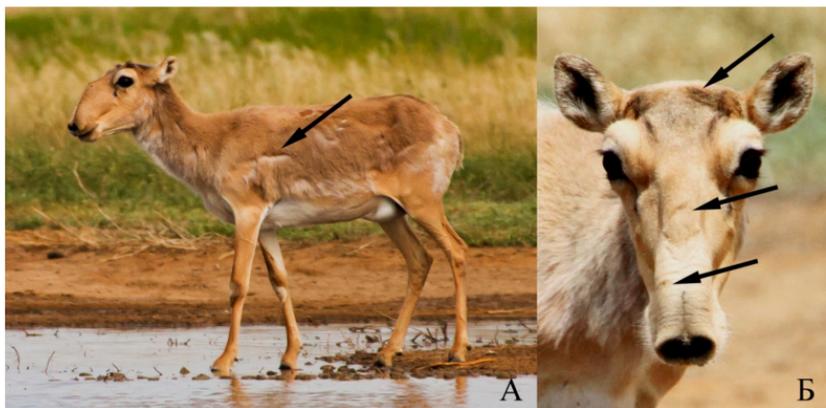


Рис. А.17

Примеры естественных маркёров на боку (А) и голове (Б) сайгаков, используемых для индивидуальной фотопознания



Рис. А.18

Латеральное положение детёныша сайгака при «спокойном перемещении» — детёныш располагается так, чтобы мать находилась слева от него



Рис. А.19

Латеральное положение двойни сайгачат при «спокойном перемещении» — оба детёныша располагаются с одной стороны от матери так, чтобы мать находилась слева от них



Рис. А.20

Детёныш сайгака во время питания молоком матери



Рис. А.21

Примеры индивидуальных особенностей окраса головы и масти у одичавших домашних лошадей, на основании которых проводили индивидуальную фотоидентификацию особей



Рис. А.22

Латеральное положение жеребёнка относительно матери при «спокойном перемещении» — детёныш располагается так, чтобы мать находилась слева от него



Рис. А.23

Латеральное положение жеребёнка относительно матери при «беспокойстве»



Рис. А.24

Пары «мать — детёныш» у одичавших домашних лошадей с детёнышами разных возрастных категорий:

А — младшей возрастной категории (0–1 месяц); Б — средней возрастной категории (1–6 месяцев); В — старшей возрастной категории (6–18 месяцев).



Рис. А.25

Жеребёнок обходит мать перед тем, как начать питание молоком



Рис. А.26

Дружественные социальные взаимодействия между матерью и жеребёнком у одичавших домашних лошадей:

А — мать вылизывает детёныша; Б — взаимные выкусывания, инициированные детёнышем (детёныш располагается так, чтобы мать находилась слева от него).



Рис. А.27

Взаимный аллогруминг между двумя жеребятами (жеребёнок-инициатор располагается так, чтобы другой детёныш находился слева)



Рис. А.28

Взаимный аллогруминг между двумя кобылами (кобыла-инициатор располагается так, чтобы другая кобыла находилась слева)



Рис. А.29

Примеры индивидуальных особенностей окраса и формы головы и ушей у серых кенгуру, на основании которых проводили индивидуальную фотоидентификацию особей



Рис. А.30

Латеральное положение детёныша серого кенгуру относительно матери при «спокойном перемещении» — детёныш располагается так, чтобы мать находилась слева от него



Рис. А.31

Латеральное положение детёныша серого кенгуру относительно матери во время перемещения, вызванного беспокойством

Приложение Б

Таблица Б.1

Индивидуальная латерализация во взаиморасположении матери и детёныша в исследованных парах белух при перемещении

| № пары | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 1 | 0–1 | 14 | 6 | 0,40 | 1,57 | 0,115 | N |
| 2 | 0–1 | 23 | 9 | 0,44 | 2,30 | 0,020 | L |
| 3 | 0–1 | 11 | 7 | 0,22 | 0,71 | 0,481 | N |
| 4 | 0–1 | 31 | 13 | 0,41 | 2,56 | 0,010 | L |
| 5 | 0–1 | 3 | 14 | -0,65 | -2,43 | 0,013 | R |
| 6 | 0–1 | 26 | 10 | 0,44 | 2,50 | 0,011 | L |
| 8 | 1–6 | 24 | 8 | 0,50 | 2,65 | 0,007 | L |
| 9 | 1–6 | 16 | 4 | 0,60 | 2,46 | 0,012 | L |
| 10 | 1–6 | 19 | 2 | 0,81 | 3,49 | <0,001 | L |
| 11 | 1–6 | 7 | 15 | -0,36 | 1,49 | 0,134 | N |
| 12 | 1–6 | 20 | 8 | 0,43 | 2,08 | 0,036 | L |
| 13 | 1–6 | 13 | 2 | 0,73 | 2,58 | 0,007 | L |
| 14 | 1–6 | 34 | 12 | 0,48 | 3,10 | 0,002 | L |
| 15 | 1–6 | 13 | 3 | 0,63 | 2,25 | 0,021 | L |
| 16 | 1–6 | 17 | 5 | 0,55 | 2,35 | 0,017 | L |
| 17 | 1–6 | 21 | 5 | 0,62 | 2,94 | 0,002 | L |
| 18 | 1–6 | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 19 | 1–6 | 10 | 13 | -0,13 | -0,42 | 0,678 | N |
| 20 | 1–6 | 19 | 4 | 0,65 | 2,92 | 0,003 | L |
| 21 | 1–6 | 16 | 0 | 1,00 | 3,75 | <0,001 | L |
| 22 | 6–18 | 21 | 9 | 0,40 | 2,01 | 0,043 | L |
| 23 | 6–18 | 8 | 13 | -0,24 | 0,87 | 0,383 | N |
| 24 | 6–18 | 26 | 10 | 0,44 | 2,50 | 0,011 | L |
| 25 | 6–18 | 12 | 6 | 0,33 | 1,18 | 0,238 | N |
| 26 | 6–18 | 22 | 9 | 0,42 | 2,16 | 0,029 | L |
| 27 | 6–18 | 18 | 7 | 0,44 | 2,00 | 0,043 | L |
| 29 | 6–18 | 21 | 8 | 0,45 | 2,23 | 0,024 | L |

| № пары | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|---------------------------|-------|--------|------|------|-------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 30 | 6–18 | 25 | 11 | 0,39 | 2,17 | 0,029 | R |
| 31 | 6–18 | 19 | 6 | 0,52 | 2,40 | 0,015 | L |
| 32 | 6–18 | 16 | 12 | 0,14 | 0,57 | 0,572 | N |

Примечание. Мать слева: число случаев, в которых мать находилась слева от детёныша; мать справа: число случаев, в которых мать находилась справа от детёныша; ИЛ: индекс латерализации, положительные значения — левосторонний уклон, отрицательные значения — правосторонний уклон; z — значения биномиального критерия; Предп. — значимое одностороннее предпочтение ($p < 0,05$): L — мать преимущественно находилась слева от детёныша, R — мать преимущественно находилась справа от детёныша; N — значимой латерализации не выявлено.

Таблица Б.2

Индивидуальная латерализация во взаиморасположении матери и детёныша в исследованных парах белух на отдыхе

| № пары | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|------------------------------|-------|--------|-------|------|--------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 7 | 1–6 | 18 | 4 | 0,64 | 2,77 | 0,004 | L |
| 9 | 1–6 | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 10 | 1–6 | 14 | 3 | 0,65 | 2,43 | 0,013 | L |
| 13 | 1–6 | 15 | 4 | 0,58 | 2,29 | 0,019 | L |
| 14 | 1–6 | 18 | 0 | 1,00 | 4,01 | <0,001 | L |
| 15 | 1–6 | 8 | 16 | -0,33 | 1,43 | 0,152 | N |
| 17 | 1–6 | 21 | 9 | 0,40 | 2,01 | 0,043 | L |
| 19 | 1–6 | 16 | 3 | 0,68 | 2,75 | 0,004 | L |
| 20 | 1–6 | 14 | 1 | 0,87 | 3,10 | 0,001 | L |
| 23 | 6–18 | 17 | 6 | 0,48 | 2,09 | 0,035 | L |
| 25 | 6–18 | 9 | 12 | -0,14 | 0,44 | 0,664 | N |
| 26 | 6–18 | 23 | 10 | 0,39 | 2,09 | 0,035 | L |
| 27 | 6–18 | 12 | 3 | 0,60 | 2,07 | 0,035 | L |
| 28 | 6–18 | 18 | 5 | 0,57 | 2,50 | 0,011 | L |
| 29 | 6–18 | 18 | 7 | 0,44 | 2,00 | 0,043 | L |
| 30 | 6–18 | 4 | 17 | -0,62 | 2,62 | 0,007 | R |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.1.

Таблица Б.3

**Индивидуальная латерализация во взаиморасположении матери и детёныша
в исследованных парах косаток при перемещении в трёх категориях расстояния
между исследовательской лодкой и парой «мать — детёныш»**

| № пары | Возраст детёныша, лет | Расстояние от лодки до пары «мать — детёныш» | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------|-----------------------|--|--------|------|-------|--------------------------|---|----|--------|----------------------|--------|--------|---|---|--------|-------|-------|--------|---|
| | | Далёкое (160–180 м) | | | | Промежуточное (10–160 м) | | | | Близкое (менее 10 м) | | | | | | | | | |
| | | Мать слева | справа | ИЛ | z | ИЛ | z | Р | Преци. | Мать слева | справа | ИЛ | z | Р | Преци. | | | | |
| 1 | 0 | 16 | 3 | 0,68 | -2,75 | 0,004 | L | 31 | 9 | 0,55 | -3,32 | <0,001 | L | 2 | 13 | -0,73 | -2,58 | 0,007 | R |
| 2 | 0 | 19 | 6 | 0,52 | -2,40 | 0,015 | L | 25 | 28 | -0,06 | -0,27 | 0,784 | N | — | — | — | — | — | — |
| 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | 35 | 22 | 0,23 | 1,59 | 0,111 | N | 1 | 9 | -0,80 | -2,21 | 0,021 | R |
| 4 | 1 | — | — | — | — | — | — | 11 | 15 | -0,15 | -0,59 | 0,557 | N | — | — | — | — | — | — |
| 5 | 1 | 12 | 2 | 0,71 | -2,41 | 0,013 | L | 12 | 6 | 0,33 | 1,18 | 0,238 | N | — | — | — | — | — | — |
| 6 | 1 | — | — | — | — | — | — | 14 | 24 | -0,26 | -1,46 | 0,143 | N | — | — | — | — | — | — |
| 7 | 3 | 10 | 1 | 0,82 | -2,41 | 0,012 | L | 19 | 23 | -0,10 | -0,46 | 0,644 | N | — | — | — | — | — | — |
| 8 | 4 | 7 | 3 | 0,40 | -0,95 | 0,344 | N | 11 | 14 | -0,12 | -0,40 | 0,690 | N | — | — | — | — | — | — |
| 9 | 4 | — | — | — | — | — | — | 19 | 19 | 0,00 | 0,00 | 1,000 | N | — | — | — | — | — | — |
| 10 | 4 | — | — | — | — | — | — | 10 | 12 | -0,09 | -0,21 | 0,832 | N | 0 | 11 | -1,00 | -3,02 | <0,001 | R |
| 11 | 5 | 11 | 2 | 0,69 | -2,22 | 0,022 | L | 24 | 18 | 0,14 | 0,77 | 0,441 | N | 2 | 16 | -0,78 | -3,06 | 0,001 | R |
| 12 | 6 | 11 | 1 | 0,83 | -2,60 | 0,006 | L | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.1.

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно матери у детёнышей моржа
при спокойном перемещении**

| № особи | Возраст детёныша, год. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|---------|------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 1 | 0 | 14 | 3 | 0,65 | 2,43 | 0,013 | L |
| 2 | 0 | 13 | 2 | 0,73 | 2,58 | 0,007 | L |
| 3 | 0 | 10 | 6 | 0,25 | 0,75 | 0,454 | N |
| 4 | 0 | 9 | 12 | -0,14 | -0,44 | 0,663 | N |
| 5 | 0 | 22 | 8 | 0,47 | 2,37 | 0,016 | L |
| 6 | 0 | 16 | 5 | 0,52 | 2,18 | 0,027 | L |
| 7 | 1 | 16 | 2 | 0,78 | 3,06 | 0,001 | L |
| 8 | 1 | 24 | 9 | 0,45 | 2,44 | 0,014 | L |
| 9 | 1 | 8 | 18 | -0,38 | -1,77 | 0,076 | N |
| 10 | 1 | 17 | 0 | 1,00 | 3,88 | <0,001 | L |
| 11 | 1 | 19 | 6 | 0,52 | 2,4 | 0,015 | L |
| 12 | 1 | 22 | 9 | 0,42 | 2,16 | 0,029 | L |
| 13 | 1 | 12 | 11 | 0,04 | 0,00 | 1,000 | N |
| 14 | 1 | 12 | 3 | 0,60 | 2,07 | 0,035 | L |
| 15 | 1 | 18 | 6 | 0,50 | 2,25 | 0,023 | L |
| 16 | 1 | 19 | 0 | 1,00 | 4,13 | <0,001 | L |
| 17 | 2-3 | 25 | 2 | 0,85 | 4,23 | <0,001 | L |
| 18 | 2-3 | 32 | 10 | 0,52 | 3,24 | 0,001 | L |

Примечание. Мать слева: число случаев, в которых детёныш располагался так, чтобы мать находилась слева от него; мать справа: число случаев, в которых детёныш располагался так, чтобы мать находилась справа от него; ИЛ: индекс латерализации, положительные значения — левосторонний уклон, отрицательные значения — правосторонний уклон; z — значения биномиального критерия; Предп. — значимое одностороннее предпочтение ($p < 0,05$): L — детёныш предпочитал располагаться так, чтобы мать находилась слева от него, R — детёныш предпочитал располагаться так, чтобы мать находилась справа от него; N — значимой латерализации не выявлено.

Таблица Б.5

**Индивидуальная латерализация во взаиморасположении
матери и одного детёныша у сайгака
при спокойном перемещении**

| № особи | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|---------|-------|--------|-------|------|--------|--------|
| | слева | справа | | | | |
| 1 | 21 | 7 | 0,50 | 2,46 | 0,013 | L |
| 2 | 14 | 8 | 0,27 | 1,07 | 0,286 | N |
| 3 | 17 | 0 | 1,00 | 3,88 | <0,001 | L |
| 4 | 22 | 8 | 0,47 | 2,37 | 0,016 | L |
| 5 | 19 | 6 | 0,52 | 2,40 | 0,015 | L |
| 6 | 24 | 10 | 0,41 | 2,23 | 0,024 | L |
| 7 | 16 | 1 | 0,88 | 3,40 | <0,001 | L |
| 8 | 16 | 3 | 0,68 | 2,75 | 0,004 | L |
| 9 | 25 | 11 | 0,39 | 2,17 | 0,029 | L |
| 10 | 6 | 13 | -0,37 | 0,00 | 0,167 | N |
| 11 | 21 | 0 | 1,00 | 4,36 | <0,001 | L |
| 12 | 13 | 2 | 0,73 | 2,58 | 0,007 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.4.

Таблица Б.6

**Индивидуальная латерализация во взаиморасположении
матери и одного детёныша у сайгака перед питанием молоком
без обхода матери**

| № особи | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|---------|-------|--------|------|------|--------|--------|
| | слева | справа | | | | |
| 1 | 17 | 5 | 0,55 | 2,35 | 0,017 | L |
| 2 | 13 | 3 | 0,63 | 2,25 | 0,021 | L |
| 3 | 18 | 3 | 0,71 | 3,06 | 0,001 | L |
| 4 | 15 | 0 | 1,00 | 3,61 | <0,001 | L |
| 5 | 17 | 5 | 0,55 | 2,35 | 0,017 | L |
| 7 | 14 | 4 | 0,56 | 2,12 | 0,031 | L |
| 9 | 22 | 7 | 0,52 | 2,6 | 0,008 | L |
| 10 | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 11 | 18 | 6 | 0,50 | 2,25 | 0,023 | L |
| 12 | 16 | 2 | 0,78 | 3,06 | 0,001 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.4.

Индивидуальная латерализация во взаиморасположении матери и двух детёнышей у сайгака при спокойном перемещении

| № двойни | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|----------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | слева | справа | | | | |
| 1 | 19 | 6 | 0,52 | 2,40 | 0,015 | L |
| 2 | 15 | 4 | 0,58 | 2,29 | 0,019 | L |
| 3 | 16 | 1 | 0,88 | 3,40 | <0,001 | L |
| 4 | 20 | 8 | 0,43 | 2,08 | 0,036 | L |
| 5 | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 6 | 9 | 15 | -0,25 | -1,02 | 0,307 | N |
| 7 | 11 | 6 | 0,29 | 0,97 | 0,332 | N |
| 8 | 15 | 0 | 1,00 | 3,61 | <0,001 | L |
| 9 | 21 | 6 | 0,56 | 2,69 | 0,006 | L |
| 10 | 16 | 8 | 0,33 | 1,92 | 0,052 | N |
| 11 | 21 | 9 | 0,40 | 2,01 | 0,043 | L |
| 12 | 18 | 6 | 0,50 | 2,25 | 0,023 | L |
| 13 | 17 | 2 | 0,79 | 3,21 | 0,001 | L |
| 14 | 17 | 5 | 0,55 | 2,35 | 0,017 | L |
| 15 | 18 | 0 | 1,00 | 4,01 | <0,001 | L |
| 16 | 13 | 2 | 0,73 | 2,58 | 0,007 | L |
| 17 | 32 | 14 | 0,39 | 2,51 | 0,011 | L |
| 18 | 4 | 19 | -0,65 | -2,92 | 0,003 | R |
| 19 | 22 | 9 | 0,42 | 2,16 | 0,029 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.4.

Индивидуальная латерализация во взаиморасположении матери и двух детёнышей у сайгака перед питанием молоком без обхода матери

| № двойни | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|----------|-------|--------|------|------|--------|--------|
| | слева | справа | | | | |
| 1 | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 3 | 16 | 5 | 0,52 | 2,18 | 0,027 | L |
| 4 | 18 | 2 | 0,80 | 3,35 | <0,001 | L |
| 5 | 16 | 0 | 1,00 | 3,75 | <0,002 | L |
| 6 | 13 | 11 | 0,08 | 0,20 | 0,839 | N |
| 8 | 12 | 3 | 0,60 | 2,07 | 0,035 | L |
| 9 | 21 | 7 | 0,50 | 2,46 | 0,013 | L |
| 10 | 14 | 4 | 0,56 | 2,12 | 0,031 | L |

| № двойни | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|-------------|-------|--------|-------|------|-------|--------|
| | слева | справа | | | | |
| 11 | 19 | 6 | 0,52 | 2,40 | 0,015 | L |
| 12 | 15 | 5 | 0,50 | 2,01 | 0,041 | L |
| 13 | 13 | 3 | 0,63 | 2,25 | 0,021 | L |
| 14 | 16 | 5 | 0,52 | 2,18 | 0,027 | L |
| 17 | 22 | 6 | 0,57 | 2,83 | 0,004 | L |
| 18 | 7 | 10 | -0,18 | 0,00 | 0,629 | N |
| 19 | 16 | 5 | 0,52 | 2,18 | 0,027 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.4.

Таблица Б.9

Индивидуальные предпочтения в выборе положения относительно матери у жеребят одичавшей домашней лошади на отдыхе

| № пары | Пол детё- ныша | Возраст детёны- ша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|----------------------|--------------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 63 | 11 | 0,70 | 5,93 | <0,001 | L |
| 2 | ♂ | 0–1 | 41 | 7 | 0,71 | 4,76 | <0,001 | L |
| 3 | ♂ | 0–1 | 21 | 44 | -0,35 | -2,73 | 0,006 | R |
| 4 | ♂ | 0–1 | 66 | 15 | 0,63 | 5,56 | <0,001 | L |
| 5 | ♂ | 1–6 | 14 | 4 | 0,56 | 2,12 | 0,031 | L |
| 6 | ♂ | 1–6 | 23 | 9 | 0,44 | 2,30 | 0,020 | L |
| 7 | ♂ | 1–6 | 22 | 28 | -0,12 | -0,71 | 0,480 | N |
| 8 | ♂ | 1–6 | 31 | 13 | 0,41 | 2,56 | 0,010 | L |
| 9 | ♂ | 1–6 | 24 | 3 | 0,78 | 3,85 | <0,001 | L |
| 10 | ♂ | 1–6 | 39 | 20 | 0,32 | 2,34 | 0,018 | L |
| 11 | ♂ | 6–18 | 8 | 11 | -0,16 | -0,46 | 0,648 | N |
| 13 | ♂ | 6–18 | 22 | 6 | 0,57 | 2,83 | 0,004 | L |
| 14 | ♂ | 6–18 | 19 | 16 | 0,09 | 0,34 | 0,736 | N |
| 15 | ♀ | 0–1 | 43 | 13 | 0,54 | 3,88 | <0,001 | L |
| 16 | ♀ | 0–1 | 55 | 8 | 0,75 | 5,80 | <0,001 | L |
| 17 | ♀ | 0–1 | 58 | 13 | 0,63 | 5,22 | <0,001 | L |
| 18 | ♀ | 0–1 | 49 | 14 | 0,56 | 4,28 | <0,001 | L |
| 19 | ♀ | 1–6 | 30 | 12 | 0,43 | 2,62 | 0,008 | L |
| 21 | ♀ | 1–6 | 37 | 2 | 0,90 | 5,44 | <0,001 | L |
| 22 | ♀ | 1–6 | 3 | 21 | -0,75 | -3,47 | <0,001 | R |
| 23 | ♀ | 6–18 | 36 | 11 | 0,53 | 3,50 | <0,001 | L |
| 24 | ♀ | 6–18 | 23 | 5 | 0,64 | 3,21 | 0,001 | L |

Примечание. ♂ — самец, ♀ — самка; прочие обозначения см. в таблице Б.4.

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно матери у жеребят одичавшей домашней лошади
при спокойном перемещении**

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 132 | 54 | 0,42 | 5,65 | <0,001 | L |
| 2 | ♂ | 0–1 | 104 | 16 | 0,73 | 7,94 | <0,001 | L |
| 3 | ♂ | 0–1 | 27 | 76 | -0,48 | -4,73 | <0,001 | R |
| 4 | ♂ | 0–1 | 179 | 58 | 0,51 | 7,79 | <0,001 | L |
| 5 | ♂ | 1–6 | 69 | 32 | 0,37 | 3,58 | <0,001 | L |
| 6 | ♂ | 1–6 | 73 | 54 | 0,15 | 1,60 | 0,110 | N |
| 7 | ♂ | 1–6 | 48 | 41 | 0,08 | 0,64 | 0,525 | N |
| 8 | ♂ | 1–6 | 72 | 42 | 0,26 | 2,72 | 0,006 | L |
| 9 | ♂ | 1–6 | 50 | 17 | 0,49 | 3,91 | <0,001 | L |
| 10 | ♂ | 1–6 | 107 | 49 | 0,37 | 4,56 | <0,001 | L |
| 11 | ♂ | 6–18 | 42 | 52 | -0,11 | -0,93 | 0,353 | N |
| 12 | ♂ | 6–18 | 55 | 23 | 0,41 | 3,51 | <0,001 | L |
| 13 | ♂ | 6–18 | 44 | 9 | 0,66 | 4,67 | <0,001 | L |
| 14 | ♂ | 6–18 | 69 | 36 | 0,31 | 3,12 | 0,002 | L |
| 15 | ♀ | 0–1 | 95 | 39 | 0,42 | 4,75 | <0,001 | L |
| 16 | ♀ | 0–1 | 83 | 24 | 0,55 | 5,61 | <0,001 | L |
| 17 | ♀ | 0–1 | 143 | 42 | 0,55 | 7,35 | <0,001 | L |
| 18 | ♀ | 0–1 | 91 | 33 | 0,47 | 5,12 | <0,001 | L |
| 19 | ♀ | 1–6 | 64 | 40 | 0,23 | 2,26 | 0,024 | L |
| 20 | ♀ | 1–6 | 11 | 18 | -0,24 | -1,11 | 0,265 | N |
| 21 | ♀ | 1–6 | 113 | 39 | 0,49 | 5,92 | <0,001 | L |
| 22 | ♀ | 1–6 | 72 | 84 | -0,08 | -0,88 | 0,379 | N |
| 23 | ♀ | 6–18 | 60 | 28 | 0,36 | 3,30 | 0,001 | L |
| 24 | ♀ | 6–18 | 37 | 17 | 0,37 | 2,59 | 0,010 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.9.

Таблица Б.11

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно матери у жеребят одичавшей домашней лошади
при беспокойстве**

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|-------|--------|------|------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 3 | ♂ | 0–1 | 13 | 7 | 0,30 | 1,12 | 0,263 | N |
| 5 | ♂ | 1–6 | 15 | 1 | 0,88 | 3,10 | <0,001 | L |
| 6 | ♂ | 1–6 | 12 | 3 | 0,60 | 2,07 | 0,035 | L |
| 9 | ♂ | 1–6 | 15 | 0 | 1,00 | 3,61 | <0,001 | L |
| 10 | ♂ | 1–6 | 23 | 6 | 0,59 | 2,97 | 0,002 | L |
| 15 | ♀ | 0–1 | 19 | 5 | 0,58 | 2,65 | 0,007 | L |
| 16 | ♀ | 0–1 | 17 | 0 | 1,00 | 3,88 | <0,001 | L |
| 21 | ♀ | 1–6 | 16 | 2 | 0,78 | 3,06 | 0,001 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.9.

Таблица Б.12

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно матери у жеребят одичавшей домашней лошади
перед питанием молоком без обхода матери**

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 30 | 9 | 0,54 | 3,20 | 0,001 | L |
| 2 | ♂ | 0–1 | 17 | 2 | 0,79 | 3,21 | <0,001 | L |
| 3 | ♂ | 0–1 | 6 | 21 | -0,56 | -2,69 | 0,006 | R |
| 4 | ♂ | 0–1 | 24 | 4 | 0,71 | 3,59 | <0,001 | L |
| 5 | ♂ | 1–6 | 16 | 5 | 0,52 | 2,18 | 0,027 | L |
| 6 | ♂ | 1–6 | 27 | 10 | 0,46 | 2,63 | 0,008 | L |
| 7 | ♂ | 1–6 | 22 | 5 | 0,63 | 3,08 | 0,002 | L |
| 8 | ♂ | 1–6 | 13 | 3 | 0,63 | 2,25 | 0,021 | L |
| 9 | ♂ | 1–6 | 24 | 9 | 0,45 | 2,44 | 0,014 | L |
| 10 | ♂ | 1–6 | 19 | 5 | 0,58 | 2,65 | 0,007 | L |
| 11 | ♂ | 6–18 | 13 | 7 | 0,30 | 1,12 | 0,263 | N |
| 12 | ♂ | 6–18 | 21 | 8 | 0,45 | 2,23 | 0,024 | L |
| 13 | ♂ | 6–18 | 15 | 3 | 0,67 | 2,59 | 0,008 | L |
| 14 | ♂ | 6–14 | 22 | 34 | -0,21 | -1,54 | 0,121 | N |
| 15 | ♀ | 0–1 | 37 | 4 | 0,80 | 5,00 | <0,001 | L |
| 17 | ♀ | 0–1 | 35 | 10 | 0,56 | 3,58 | <0,001 | L |
| 18 | ♀ | 0–1 | 26 | 6 | 0,63 | 3,36 | <0,001 | L |
| 19 | ♀ | 1–6 | 15 | 4 | 0,58 | 2,29 | 0,019 | L |

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 20 | ♀ | 1–6 | 11 | 11 | 0,00 | 0,00 | 1,000 | N |
| 21 | ♀ | 1–6 | 29 | 7 | 0,61 | 3,50 | <0,001 | L |
| 22 | ♀ | 1–6 | 8 | 20 | -0,43 | -2,08 | 0,036 | R |
| 23 | ♀ | 6–18 | 13 | 3 | 0,63 | 2,25 | 0,021 | L |
| 24 | ♀ | 6–18 | 16 | 13 | 0,10 | 0,37 | 0,711 | N |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.9.

Таблица Б.13

Индивидуальные предпочтения в выборе положения относительно матери у жеребят одичавшей домашней лошади перед питанием молоком с обходом матери

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 15 | 1 | 0,88 | 3,25 | <0,001 | L |
| 4 | ♂ | 0–1 | 16 | 3 | 0,68 | 2,75 | 0,004 | L |
| 5 | ♂ | 1–6 | 17 | 5 | 0,55 | 2,35 | 0,017 | L |
| 6 | ♂ | 1–6 | 14 | 3 | 0,65 | 2,43 | 0,013 | L |
| 7 | ♂ | 1–6 | 16 | 3 | 0,68 | 2,75 | 0,004 | L |
| 8 | ♂ | 1–6 | 15 | 0 | 1,00 | 3,61 | <0,001 | L |
| 9 | ♂ | 1–6 | 19 | 5 | 0,58 | 2,16 | 0,029 | L |
| 10 | ♂ | 1–6 | 26 | 8 | 0,53 | 2,92 | 0,003 | L |
| 11 | ♂ | 6–18 | 8 | 12 | -0,20 | -0,67 | 0,503 | N |
| 12 | ♂ | 6–18 | 20 | 4 | 0,67 | 3,06 | 0,002 | L |
| 13 | ♂ | 6–18 | 14 | 3 | 0,65 | 2,43 | 0,013 | L |
| 14 | ♂ | 6–18 | 17 | 12 | 0,17 | 0,74 | 0,458 | N |
| 16 | ♀ | 0–1 | 16 | 2 | 0,78 | 3,06 | 0,001 | L |
| 17 | ♀ | 0–1 | 25 | 6 | 0,61 | 3,23 | <0,001 | L |
| 19 | ♀ | 1–6 | 19 | 4 | 0,65 | 2,92 | 0,003 | L |
| 20 | ♀ | 1–6 | 3 | 16 | -0,68 | -2,75 | 0,004 | R |
| 21 | ♀ | 1–6 | 12 | 3 | 0,60 | 2,07 | 0,035 | L |
| 22 | ♀ | 1–6 | 18 | 10 | 0,29 | 1,32 | 0,185 | N |
| 24 | ♀ | 6–18 | 17 | 5 | 0,55 | 2,35 | 0,017 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.9.

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно детёныша у матерей одичавшей домашней лошади
на отдыхе**

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Детёныш | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|---------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 11 | 15 | -0,15 | -0,59 | 0,557 | N |
| 2 | ♂ | 0–1 | 26 | 4 | 0,73 | 3,83 | <0,001 | L |
| 3 | ♂ | 0–1 | 7 | 9 | -0,13 | -0,25 | 0,804 | N |
| 4 | ♂ | 0–1 | 14 | 13 | 0,04 | 0,00 | 1,000 | N |
| 5 | ♂ | 1–6 | 19 | 22 | -0,07 | -0,31 | 0,755 | N |
| 6 | ♂ | 1–6 | 11 | 18 | -0,24 | -1,11 | 0,265 | N |
| 9 | ♂ | 1–6 | 10 | 13 | -0,13 | -0,42 | 0,678 | N |
| 11 | ♂ | 6–18 | 21 | 7 | 0,50 | 2,46 | 0,013 | L |
| 12 | ♂ | 6–18 | 6 | 12 | -0,33 | -1,18 | 0,238 | N |
| 15 | ♀ | 0–1 | 14 | 18 | -0,13 | -0,53 | 0,597 | N |
| 16 | ♀ | 0–1 | 8 | 15 | -0,30 | -1,25 | 0,210 | N |
| 18 | ♀ | 0–1 | 12 | 13 | -0,04 | 0,00 | 1,000 | N |
| 20 | ♀ | 1–6 | 11 | 19 | -0,27 | -1,28 | 0,200 | N |
| 21 | ♀ | 1–6 | 6 | 16 | -0,45 | -1,92 | 0,052 | N |
| 22 | ♀ | 1–6 | 9 | 10 | -0,05 | 0,00 | 1,000 | N |

Примечание. Детёныш слева: число случаев, в которых мать располагалась так, чтобы детёныш находился от неё слева; детёныш справа: число случаев, в которых мать располагалась так, чтобы детёныш находился от неё справа; ИЛ: индекс латерализации, положительные значения — левосторонний уклон, отрицательные значения — правосторонний уклон; z — биномиальный критерий, Предп. — значимое одностороннее предпочтение ($p < 0,05$): L — мать предпочитала располагаться так, чтобы детёныш находился слева, R — мать предпочитала располагаться так, чтобы детёныш находился справа; N — значимой латерализации не выявлено. ♂ — самец, ♀ — самка.

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно детёныша у матерей одичавшей домашней лошади
при спокойном перемещении**

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Детёныш | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|---------|--------|-------|-------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 8 | 10 | –0,11 | –0,24 | 0,815 | N |
| 2 | ♂ | 0–1 | 27 | 7 | 0,59 | 3,26 | <0,001 | L |
| 3 | ♂ | 0–1 | 22 | 26 | –0,08 | –0,43 | 0,665 | N |
| 5 | ♂ | 1–6 | 19 | 18 | 0,03 | 0,33 | 0,743 | N |
| 6 | ♂ | 1–6 | 6 | 15 | –0,43 | –1,75 | 0,078 | N |
| 7 | ♂ | 1–6 | 8 | 21 | –0,45 | –2,23 | 0,024 | R |
| 8 | ♂ | 1–6 | 2 | 14 | –0,75 | –2,75 | 0,004 | R |
| 9 | ♂ | 1–6 | 23 | 13 | 0,28 | 1,50 | 0,132 | N |
| 10 | ♂ | 1–6 | 13 | 5 | 0,44 | 1,65 | 0,096 | N |
| 11 | ♂ | 6–18 | 12 | 11 | 0,04 | 0,00 | 1,000 | N |
| 12 | ♂ | 6–18 | 18 | 10 | 0,29 | 1,32 | 0,185 | N |
| 13 | ♂ | 6–18 | 15 | 17 | –0,06 | –0,18 | 0,860 | N |
| 15 | ♀ | 0–1 | 16 | 21 | –0,14 | –0,66 | 0,511 | N |
| 16 | ♀ | 0–1 | 21 | 24 | –0,07 | –0,30 | 0,766 | N |
| 18 | ♀ | 0–1 | 7 | 10 | –0,18 | –0,49 | 0,629 | N |
| 19 | ♀ | 1–6 | 23 | 10 | 0,39 | 2,09 | 0,035 | L |
| 20 | ♀ | 1–6 | 19 | 32 | –0,25 | –1,68 | 0,092 | N |
| 21 | ♀ | 1–6 | 12 | 12 | 0,00 | 0,00 | 1,000 | N |
| 22 | ♀ | 1–6 | 12 | 15 | –0,11 | –0,38 | 0,701 | N |
| 23 | ♀ | 6–18 | 8 | 11 | –0,16 | –0,46 | 0,648 | N |
| 24 | ♀ | 6–18 | 15 | 17 | –0,06 | –0,18 | 0,860 | N |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.14.

Таблица Б.16

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно детёныша у матерей одичавшей домашней лошади
при беспокойстве**

| № пары | Пол детёныша | Возраст детёныша, мес. | Детёныш | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|------------------------|---------|--------|-------|------|--------|--------|
| | | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 0–1 | 15 | 2 | 0,76 | 2,91 | 0,002 | L |
| 2 | ♂ | 0–1 | 23 | 4 | 0,70 | 3,46 | <0,001 | L |
| 3 | ♂ | 0–1 | 16 | 0 | 1,00 | 3,75 | <0,001 | L |
| 4 | ♂ | 0–1 | 16 | 3 | 0,68 | 2,75 | 0,004 | L |
| 7 | ♂ | 1–6 | 6 | 19 | –0,52 | –2,4 | 0,015 | R |
| 15 | ♀ | 0–1 | 15 | 0 | 1,00 | 3,61 | <0,001 | L |
| 16 | ♀ | 0–1 | 18 | 3 | 0,71 | 3,06 | 0,001 | L |
| 17 | ♀ | 0–1 | 16 | 3 | 0,68 | 2,75 | 0,004 | L |
| 18 | ♀ | 0–1 | 23 | 1 | 0,92 | 4,29 | <0,001 | L |
| 19 | ♀ | 1–6 | 20 | 0 | 1,00 | 4,25 | <0,001 | L |
| 20 | ♀ | 1–6 | 14 | 4 | 0,56 | 2,12 | 0,031 | L |
| 21 | ♀ | 1–6 | 15 | 1 | 0,88 | 3,25 | <0,001 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.14.

Таблица Б.17

**Индивидуальные предпочтения в выборе положения
относительно матери у детёнышей серого кенгуру
при спокойном перемещении**

| № пары | Пол детёныша | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|-------|--------|-------|-------|-------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 1 | ♂ | 9 | 12 | –0,14 | –0,44 | 0,664 | N |
| 2 | ♂ | 13 | 3 | 0,63 | 2,25 | 0,021 | L |
| 3 | ♂ | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 4 | ♂ | 21 | 7 | 0,50 | 2,46 | 0,013 | L |
| 5 | ♂ | 16 | 6 | 0,45 | 2,77 | 0,004 | L |
| 6 | ♂ | 16 | 5 | 0,52 | 2,18 | 0,027 | L |
| 7 | ♂ | 14 | 2 | 0,75 | 2,75 | 0,004 | L |
| 8 | ♀ | 9 | 8 | 0,06 | 0,00 | 1,000 | N |
| 9 | ♀ | 10 | 13 | –0,13 | –0,42 | 0,678 | N |

| № пары | Пол детёныша | Мать | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|-------|--------|------|------|--------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 10 | ♀ | 17 | 4 | 0,62 | 2,62 | 0,007 | L |
| 11 | ♀ | 27 | 9 | 0,50 | 2,83 | 0,004 | L |
| 12 | ♀ | 12 | 8 | 0,20 | 0,67 | 0,503 | N |
| 13 | ♀ | 14 | 1 | 0,87 | 3,10 | 0,001 | L |
| 14 | ♀ | 21 | 8 | 0,45 | 2,23 | 0,024 | L |
| 15 | ♀ | 22 | 4 | 0,69 | 3,33 | <0,001 | L |
| 16 | ♀ | 15 | 3 | 0,67 | 2,59 | 0,008 | L |
| 17 | ♀ | 16 | 4 | 0,60 | 2,46 | 0,012 | L |
| 18 | ♀ | 23 | 9 | 0,44 | 2,30 | 0,020 | L |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.9.

Таблица Б.18

Индивидуальные предпочтения в выборе положения относительно детёныша у матерей серого кенгуру при спокойном перемещении

| № пары | Пол детёныша | Детёныш | | ИЛ | z | p | Предп. |
|--------|--------------|---------|--------|-------|-------|-------|--------|
| | | слева | справа | | | | |
| 2 | ♂ | 9 | 14 | -0,22 | -0,83 | 0,405 | N |
| 3 | ♂ | 7 | 8 | -0,07 | 0,00 | 1,000 | N |
| 4 | ♂ | 11 | 7 | 0,22 | 0,71 | 0,481 | N |
| 5 | ♂ | 12 | 8 | 0,20 | 0,67 | 0,503 | N |
| 6 | ♂ | 9 | 10 | -0,05 | 0,00 | 1,000 | N |
| 8 | ♀ | 15 | 4 | 0,58 | 2,29 | 0,019 | L |
| 11 | ♀ | 10 | 6 | 0,25 | 0,75 | 0,454 | N |
| 12 | ♀ | 6 | 9 | -0,20 | -0,52 | 0,607 | N |
| 14 | ♀ | 9 | 7 | 0,13 | 0,25 | 0,804 | N |
| 15 | ♀ | 14 | 3 | 0,65 | 2,43 | 0,013 | L |
| 16 | ♀ | 8 | 8 | 0,00 | 0,00 | 1,000 | N |
| 17 | ♀ | 12 | 10 | 0,09 | 0,21 | 0,832 | N |

Примечание. Обозначения см. в таблице Б.14.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеева, Я. И.* Сравнительная характеристика трех летних регулярных прибрежных скоплений белухи (*Delphinapterus leucas*) Белого моря / Я. И. Алексеева, В. В. Краснова, Р. А. Беликов, В. М. Белькович // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Суздаль, 13–16 сентября 2012 г. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 33–37.
2. *Ананьев, Б. Г.* Пространственное различие. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1955. — 188 с.
3. *Арылов, Ю. Н.* Международные проекты по изучению и сохранению сайгака в Калмыкии / Ю. Н. Арылов, В. В. Вознесенская, А. А. Лушекина [и др.] // Степной бюллетень. — 2007. — № 21–22. — С. 11–14.
4. *Бадмаев, В. С.* Мониторинг состояния популяции сайгака в Калмыкии, 2011–2012 гг. / В. С. Бадмаев, Э. Б. Габунщина // Степной бюллетень. — 2013. — № 37. — С. 41–44.
5. *Банников, А. Г.* Биология сайгака / А. Г. Банников, Л. В. Жирнов, Л. С. Лебедева, А. А. Фандеев. — М. : Сельхозиздат, 1961. — 336 с.
6. *Баранов, В. С.* Подводная видеосъемка как средство изучения поведения белух (*Delphinapterus leucas*) в репродуктивном скоплении / В. С. Баранов, В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий // Морские млекопитающие Голарктики : тез. докл. II Междунар. конф., Байкал, 10–15 сентября 2002 г. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2002. — С. 36–38.
7. *Бекенов, А. Б.* Пространственная структура. Казахстан / А. Б. Бекенов, Ю. А. Грачев // Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / под. ред. В. Е. Соколова, Л. В. Жирнова. — М. : Тип. Россельхозакадемии, 1998. — С. 105–115.
8. *Белопасова, А. В.* Функциональная реорганизация речевой системы у больных с постинсультной афазией : дис. ... канд. мед. наук. — М., 2013. — 89 с.
9. *Белькович, В. М.* Белуха Европейского Севера: новейшие исследования // Рыбное хозяйство. — 2004. — № 2. — С. 32–34.
10. *Белькович, В. М.* Белуха Европейского Севера: распределение и численность // Морские млекопитающие Голарктики : тез. докл. II Междунар. конф., Байкал, 10–15 сентября 2002 г. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2002. — С. 31–32.

11. Белькович, В. М. Биология белух (*Delphinapterus leucas*) южной части белого моря / В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий, О. И. Кириллова // Морские млекопитающие. Результаты исследований, проведенных в 1995–1998 гг. : сб. ст. / под ред. А. А. Аристова, В. М. Бельковича, В. А. Земского [и др.]. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2002. — С. 53–78.

12. Белькович, В. М. Результаты многолетнего мониторинга (1995–2009 гг.) численности белух Соловецкого репродуктивного скопления / В. М. Белькович, В. В. Краснова, Я. И. Алексеева [и др.] // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага : материалы IV Всерос. науч. конф., Архангельск, 8–11 декабря 2009 г. — Архангельск, 2009. — С. 9.

13. Белькович, В. М. Социальная структура и охрана белых китов Арктики — белух (*Delphinapterus leucas*) // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Калининград, 11–15 октября 2010 г. — Калининград : Капрос, 2010. — С. 66–70.

14. Белькович, В. М. Структура популяции белух (*Delphinapterus leucas*) Белого моря и факторы, определяющие ее численность // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам V Междунар. конф., Одесса, 14–18 октября 2008 г. — Одесса, 2008. — С. 74–77.

15. Бианки, В. Л. Асимметрия мозга животных. — Л. : Наука, 1985. — 295 с.

16. Бианки, В. Л. Механизмы парного мозга. — Л. : Наука, 1989. — 264 с.

17. Близнюк, А. И. Плодовитость и отел сайгака *Saiga tatarica* калмыцкой популяции на современном этапе / А. И. Близнюк, О. М. Букреева // Зоологический журнал. — 2000. — Т. 79, № 9. — С. 1124–1132.

18. Брагина, Н. Н. Функциональные асимметрии человека / Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова. — М. : Медицина, 1981. — 287 с.

19. Глазов, Д. М. Итоги авиаучетов белух (*Delphinapterus leucas*) в Охотском море в 2009 и 2010 гг. / Д. М. Глазов, В. И. Черноук, О. В. Шпак [и др.] // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Суздаль, 13–16 сентября 2012 г. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 167–172.

20. Глазов, Д. М. Предварительные итоги прослеживания перемещений белух (*Delphinapterus leucas*) в Белом море в 2010–2011 гг. / Д. М. Глазов, О. В. Шпак, Д. М. Кузнецова [и др.] // Морские млеко-

питающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Суздаль, 13–16 сентября 2012 г. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 172–177.

21. Давлетова, Л. В. Европейский сайгак: развитие, морфология, экология / Л. В. Давлетова, Б. И. Петрищев, Б. Д. Абатуров [и др.]. — М. : Наука, 1997. — 191 с.

22. Добрынина, Л. А. Возможности функциональной и структурной нейровизуализации в изучении восстановления двигательных функций после ишемического инсульта // Анналы клинической и экспериментальной неврологии. — 2011. — Т. 5, № 3. — С. 53–61.

23. Желудкова, А. И. Особенности поведения неполовозрелых особей белухи (*Delphinapterus leucas*) в Соловецком репродуктивном скоплении в Белом море // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Суздаль, 13–16 сентября 2012 г. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 245–248.

24. Жирнов, Л. В. Особенности размещения сайгаков по природным зонам и типы кочевков // Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / под. ред. В. Е. Соколова, Л. В. Жирнова. — М. : Тип. Россельхозакадемии, 1998а. — С. 115–121.

25. Жирнов, Л. В. Размножение / Л. В. Жирнов, А. Б. Бекенов, Ю. А. Грачев [и др.] // Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / под. ред. В. Е. Соколова, Л. В. Жирнова. — М. : Тип. Россельхозакадемии, 1998. — С. 156–171.

26. Жирнов, Л. В. Этологическая структура и социальная организация // Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / под. ред. В. Е. Соколова, Л. В. Жирнова. — М. : Тип. Россельхозакадемии, 1998б. — С. 144–155.

27. Ивкович, Т. В. Структура населения косаток (*Orcinus orca*) Авачинского залива : магистер. дис. — СПб., 2006. — 68 с.

28. Извеков, Е. И. Поведенческая асимметрия у представителей базальных таксонов лучеперых рыб (Actinopterygii) / Е. И. Извеков, В. А. Непомнящих, Е. А. Кутерницкая // Сб. тез. V Всерос. конф. по поведению животных, Москва, 20–23 ноября 2012 г. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2012. — С. 81.

29. Извеков, Е. И. Связь между асимметрией разных поведенческих реакций у плотвы / Е. И. Извеков, В. А. Непомнящих, Е. А. Кутерницкая // Поведение рыб : сб. тез. IV Всерос. конф. с междунар. участием, Борок, 19–21 октября 2010 г. — М. : Акварос, 2010. — С. 91–95.

30. Казьмин, В. Д. Кормовые ресурсы, их использование и реакция растительности острова Водный на трофическое воздействие лошадей / В. Д. Казьмин, О. Н. Дёмина // Мониторинг природных экосистем долины Маныча : тр. ФГУ «ГПБЗ „Ростовский“». Вып. 4 / редкол. Л. В. Клец, В. Д. Казьмин, А. Д. Липкович. — Ростов-н/Д : Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ, 2010. — С. 172–188.

31. Каренина, К. А. Асимметрия положения детёныша по отношению к матери у белухи (*Delphinapterus leucas*) / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв, Е. Б. Малашичев // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Калининград, 11–15 октября 2010 г. — Калининград : Капрос, 2010. — С. 346–348.

32. Каренина, К. А. Асимметрия пространственного взаиморасположения матери и детёныша у сайгака (*Saiga tatarica*) / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв, Е. Б. Малашичев // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы III науч. конф., Черноголовка, 14–18 апреля 2014 г. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2014. — С. 47.

33. Каренина, К. А. Асимметрия социального поведения: левый глаз — правое полушарие / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв // Природа. — 2015. — № 12. — С. 10–17.

34. Каренина, К. А. Зрительная латерализация в дикой природе: восприятие незнакомого объекта у белухи (*Delphinapterus leucas*) / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв, Е. Б. Малашичев [и др.] // Асимметрия. — 2010. — Т. 4, № 2. — С. 3–12.

35. Каренина, К. А. Зрительные латерализации у белухи, *Delphinapterus leucas* : магистер. дис. — СПб., 2010. — 70 с.

36. Каренина, К. А. Исследование латерализованного поведения у косаток, *Orcinus orca*, в дикой природе // Материалы XVI Санкт-Петербургской ассамблеи молодых учёных и специалистов, Санкт-Петербург, 15 декабря 2011 г. — СПб. : ЦОП РГМУ. — С.74.

37. Каренина, К. А. Латерализация расположения детёнышей относительно старших особей у белух (*Delphinapterus leucas*) по результатам анализа аэрофотографий акватории Белого моря / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв, Д. М. Глазов [и др.] // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Суздаль, 13–16 сентября 2012 г. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 281–284.

38. Каренина, К. А. Мать и дитя. Поведенческая асимметрия в природе / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв // Наука из первых рук. — 2013. — Т. 5/6, № 53/54. — С. 110–123.

39. Кириллова, О. И. Динамика численности и возрастно-половой структуры белух (*Delphinapterus leucas*) Белого моря в репродуктивном скоплении / О. И. Кириллова, В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам III Междунар. конф., Коктебель, 11–17 октября, 2004 г. — М. : КМК, 2004. — С. 254–257.

40. Клейненберг, С. Е. Белуха / С. Е. Клейненберг, А. В. Яблоков, В. М. Белькович [и др.]. — М. : Наука, 1964. — 455 с.

41. Клоков, К. Б. Географические взаимосвязи между типами оленеводства, породами домашнего и подвидами дикого северного оленя // Интеграция археологических и этнографических исследований : сб. науч. тр. / гл. ред. Н. А. Томилов ; отв. ред. Д. Дж. Андерсон, М. А. Корусенко, С. С. Тихонов [и др.]. — Иркутск : Изд-во ИрГТУ, 2013. — Т. 1. — С. 295–298.

42. Кокишунова, Л. Е. Дифференцированное использование территорий для отела европейским сайгаком // Сельскохозяйственная биология. Сер. «Биология животных». — 2011. — № 4. — С. 120–125.

43. Кокишунова, Л. Е. Об инстинктивных формах материнского поведения, обеспечивающих сохранение популяции сайгака // Сельскохозяйственная биология. — 2012. — № 4. — С. 120–124.

44. Кочнев, А. А. Лежбище моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на острове Колочин, Чукотское море // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам IV Междунар. конф., Санкт-Петербург, 10–14 сентября 2006 г. — СПб. : СММ, 2006. — С. 266–270.

45. Кочнев, А. А. Потепление восточной Арктики и современное состояние популяции тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам III Междунар. конф., Коктебель, 11–17 октября 2004 г. — М. : КМК, 2004. — С. 284–288.

46. Краснова, В. В. Использование метода фотоидентификации в изучении экологии белух (*Delphinapterus leucas*) / В. В. Краснова, А. Д. Чернецкий, О. В. Русскова [и др.] // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф., Москва, 28–29 ноября 2011 г. — М. : ИПЭЭ РАН, 2011. — С. 38.

47. Краснова, В. В. Пространственные взаимоотношения матери и детеныша белухи (*Delphinapterus leucas*) на ранних стадиях развития в естественных условиях обитания / В. В. Краснова, В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий // Изв. РАН. Сер. биологическая. — 2006. — № 1. — С. 63–69.

48. Краснова, В. В. Пространственные взаимоотношения матери и детёныша белухи (*Delphinapterus leucas*) на ранних стадиях развития в естественных условиях обитания / В. В. Краснова, В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий // Изв. РАН. Сер. биологическая. — 2006. — № 1. — С. 63–69.

49. Краснова, В. В. Роль репродуктивного скопления белух (*Delphinapterus leucas*) в онтогенезе поведения детенышей, Белое море, о. Соловецкий : дис. ... канд. биол. наук. — М., 2007. — 159 с.

50. Краснова, В. В. Формирование поведения детенышей беломорской белухи (*Delphinapterus leucas*) в ранние периоды постнатального онтогенеза / В. В. Краснова, В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий // Биология моря. — 2009. — Т. 35, № 1. — С. 41–47.

51. Краснова, В. В. Формирование поведения детенышей беломорской белухи (*Delphinapterus leucas*) в ранние периоды постнатального онтогенеза / В. В. Краснова, В. М. Белькович, А. Д. Чернецкий // Биология моря. — 2009. — Т. 35, № 1. — С. 41–47.

52. Краснова, В. В. Формирование социального поведения у детенышей беломорской белухи (*Delphinapterus leucas*) / В. В. Краснова, В. М. Белькович // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам III Междунар. конф., Коктебель, 11–17 октября 2004 г. — М. : КМК, 2004. — С. 288–291.

53. Крученкова, Е. П. Материнское поведение млекопитающих. — М. : Кранд, 2009. — 208 с.

54. Крученкова, Е. П. Принципы отношений «мать — детёныш» у млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2002. — 362 с.

55. Крученкова, Е. П. Пространственная близость как фактор сохранения связи детёныша с матерью у сивуча (*Eumetopias jubatus*) // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. трудов по материалам V Междунар. конф., Одесса, 14–18 октября 2008 г. — С. 303–304.

56. Кузнецов, В. Калмыцкий сайгак на грани катастрофы / В. Кузнецов, А. Луцкекина // Степной бюллетень. — 2002. — № 11. — С. 28–32.

57. Леутин, В. П. Функциональная асимметрия мозга: мифы и действительность / В. П. Леутин, Е. И. Николаева. — СПб. : Речь, 2005. — 368 с.

58. Лунева, Е. Н. Некоторые аспекты билатерального регулирования в онтогенезе // Проблемы общей и инженерной психологии. — Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1976. — Вып. 7 : Экспериментальная и прикладная психология. — С. 98–102.

59. Луцкекина, А. А. Организация территориальной охраны природы и перспективы сохранения сайгака на правобережье Волги /

А. А. Лушекина, В. М. Неронов, В. С. Бадмаев [и др.] // Поволжский экологический журнал. — 2005. — № 1. — С. 80–85.

60. Мельников, В. В. Белуха Охотского моря // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. : материалы к XVI совещанию раб. группы по проекту 02.05-61 «Морские млекопитающие» Российско-Американского соглашения о сотрудничестве в области охраны окружающей среды, Санта-Круз, США, 23–26 апреля 2001 г. — М. : Изд-во ВНИРО, 2001. — С. 51–58.

61. Миноранский, В. А. Государственный степной заповедник «Ростовский» / В. А. Миноранский, А. В. Чекин. — Ростов-н/Д : Изд-во ООО «ЦВВР», 2003. — 129 с.

62. Миноранский, В. А. Одичавшие лошади и их состояние в биосферном резервате «Ростовский» / В. А. Миноранский, А. М. Узденов, Л. В. Клец [и др.] // Мониторинг природных экосистем долины Маныча : тр. ФГУ «ГПБЗ „Ростовский“». — Вып. 4 / редкол. Л. В. Клец, В. Д. Казьмин, А. Д. Липкович. — Ростов-н/Д : Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ, 2010. — С. 189–197.

63. Миноранский, В. А. Одичавшие лошади острова Водный (озеро Маныч-Гудило, Ростовская область, Россия) / В. А. Миноранский, А. М. Узденов // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». — 2011. — Т. 13. — С. 135–145.

64. Моисейкина, Л. Г. Отёл сайгаков в северо-западном Прикаспии / Л. Г. Моисейкина, Х. Б. Манджиев, Б. С. Убушаев // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства : материалы XIII Междунар. науч.-практ. конф. — Горки : Белорусская гос. с.-х. академия, 2010. — С. 142–147.

65. Нагайлик, М. М. Использование пространства косатками (*Orcinus orca*) в акватории Авачинского залива полуострова Камчатки / М. М. Нагайлик, О. А. Филатова, Т. В. Ивкович [и др.] // Зоологический журнал. — 2010. — Т. 89, № 4. — С. 1–11.

66. Павлинов, И. Я. Систематика современных млекопитающих. — М. : Изд-во МГУ, 2006. — 297 с.

67. Паклина, Н. В. Социальная организация популяции одичавших лошадей (*Equus caballus*) острова Южный (озеро Маныч-Гудило) / Н. В. Паклина, В. В. Климов // Зоологический журнал. — 1990. — Т. 69, № 10. — С. 107–116.

68. Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / под ред. В. Е. Соколова, Л. В. Жирнова. — М. : Тип. Россельхозакадемии, 1998. — 356 с.

69. Светочева, О. Н. Особенности поведения серых и светлосерых особей белухи (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776) летом 2009 г.

в Белом море / О. Н. Светочева, А. И. Желудкова // Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала : тез. науч.-практ. конф., Сыктывкар, 8–12 ноября 2010 г. — Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. — С. 78–79.

70. Соловьёв, Б. А. Распределение и численность белухи (*Delphinapterus leucas*) в Белом море и южной части Баренцева моря по итогам авиаучёта в августе 2011 г. / Б. А. Соловьёв, Д. М. Глазов, В. И. Черноок [и др.] // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Суздаль, 13–16 сентября 2012 г. — М. : Совет по морским млекопитающим, 2012. — Т. 1. — С. 264–269.

71. Спасская, Н. Н. Сравнительная краниометрия «Шатиловского тарпана» (*Equus gmelini antonius*, 1912) : проблема видоспецифичности / Н. Н. Спасская, И. Я. Павлинов // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. — Т. 49 / под ред. О. Л. Россолимо. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 2008. — С. 428–448.

72. Спасская, Н. Н. Одицавшие лошади — не чужие в степи // Степной бюллетень. — 2008. — № 25. — С. 52–56.

73. Спасская, Н. Н. Результаты комплексного мониторинга популяции одицавших лошадей острова водный Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский» / Н. Н. Спасская, Н. В. Щербакова, Ю. А. Ермилина [и др.] // Мониторинг природных экосистем долины Маныча : тр. ФГУ «ГПБЗ „Ростовский“». — Вып. 4 / редкол. Л. В. Клец, В. Д. Казьмин, А. Д. Липкович. — Ростов-н/Д : Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ, 2010. — С. 197–211.

74. Федутин, И. Д. Опыт применения мобильной стереосистемы гидрофонов для акустической локализации косаток (*Orcinus orca*) в Авачинском заливе / И. Д. Федутин, О. А. Филатова, А. М. Бурдин [и др.] // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам III Междунар. конф., Коктебель, 11–17 октября 2004 г. — М. : КМК, 2004. — С. 558–561.

75. Филатова, О. А. Акустический репертуар и вокальные диалекты косаток акватории восточной Камчатки и сопредельных территорий : дис. ... канд. биол. наук. — М., 2005. — 115 с.

76. Чакилев, М. В. Численность и распределение тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) в районе мыса Сердце-Камень в 2009–2013 гг. / М. В. Чакилев, А. А. Кочнев // Изв. ТИНРО : сб. науч. тр. — Владивосток, 2014. — Т. 179. — С. 103–112.

77. Чернецкий, А. Д. Результаты фотоидентификации белух (*Delphinapterus leucas*) Соловецкого репродуктивного скопления в 2007–

2009 г. / А. Д. Чернецкий, В. В. Краснова, В. М. Белькович // Морские млекопитающие Голарктики: сб. науч. тр. по материалам VII Междунар. конф., Калининград, 11–15 октября 2010 г. — Калининград: Капрос, 2010. — С. 616–620.

78. Чуян, Е. Н. Поведенческие реакции животных с разным профилем моторной асимметрии в условиях хронического и острого стресса (часть I) / Е. Н. Чуян, О. И. Горная // Учен. зап. Таврического нац. ун-та им В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». — 2010. — Т. 23, № 62. — С. 194–204.

79. Шляхтин, Г. В. Формирование «материнско-детских» отношений у сайги антилопы / Г. В. Шляхтин, Л. Е. Кокшунова // Изв. Саратов. ун-та. Сер. «Химия. Биология. Экология». — 2011. — Вып. 1. — С. 66–69.

80. Abel, E. L. Human left-sided cradling preferences for dogs // Psychol. Rep. — 2010. — Vol. 107. — P. 336–338.

81. Andrew, R. J. Motor control by vision and the evolution of cerebral lateralization / R. J. Andrew, L. Tommasi, N. Ford // Brain Lang. — 2000. — Vol. 73, iss. 2. — P. 220–235.

82. Andrew, R. J. The nature of behavioural lateralization in the chick // Neural and behavioural plasticity: the use of the chick as a model / ed. by R. J. Andrew. — Oxford: Oxford University Press, 1991. — P. 536–554.

83. Anfora, G. Behavioural and electrophysiological lateralization in a social (*Apis mellifera*) but not in a non-social (*Osmia cornuta*) species of bee / G. Anfora, E. Frasnelli, B. Maccagnani [et al.] // Behav. Brain Res. — 2010. — Vol. 206. — P. 236–239.

84. Austin, N. P. Asymmetry of flight and escape turning responses in horses / N. P. Austin, L. J. Rogers // Laterality. — 2007. — Vol. 12, iss. 5. — P. 464–474.

85. Austin, N. P. Lateralization of agonistic and vigilance responses in Przewalski horses, *Equus caballus* / N. P. Austin, L. J. Rogers // Appl. Anim. Behav. Sci. — 2014. — Vol. 151. — P. 43–50.

86. Austin, N. P. Limb preferences and lateralization of aggression, reactivity and vigilance in feral horses, *Equus caballus* / N. P. Austin, L. G. Rogers // Anim. Behav. — 2012. — Vol. 83, № 1. — P. 239–247.

87. Baird, R. W. Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns / R. W. Baird, H. Whitehead // Can. J. Zool. — 2000. — Vol. 78. — P. 2096–2105.

88. Baird, R. W. The killer whale: foraging specializations and group hunting // Cetacean Societies / ed. by J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack [et al.]. — Chicago: University of Chicago Press, 2000. — P. 127–153.

89. Baraud, I. Social laterality and ‘transversality’ in two species of mangabeys: Influence of rank and implication for hemispheric specialization / I. Baraud, B. Buytet, P. Bec [et al.] // Behav. Brain Res. — 2009. — Vol. 198. — P. 449–458.

90. Barrett-Lennard, L. G. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis : PhD dissertation / Barrett-Lennard Lance Godfrey. — Vancouver, 2000. — 97 p.

91. Barrett-Lennard, L. G. The mixed blessing of echolocation: differences in sonar use by fish-eating and mammal-eating killer whales / L. G. Barrett-Lennard, J. K. Ford, K. A. Heise // Anim. Behav. — 1996. — Vol. 51. — P. 553–566.

92. Basile, M. Socially dependent auditory laterality in domestic horses (*Equus caballus*) / M. Basile, S. Boivin, A. Boutin [et al.] // Anim. Cogn. — 2009. — Vol. 12. — P. 611–619.

93. Bekenov, A. B. The ecology and management of the saiga antelope in Kazakhstan / A. B. Bekenov, I. A. Grachev, E. J. Milner-Gulland // Mamm. Rev. — 1998. — Vol. 28, № 1. — P. 1–52.

94. Bender, C. E. Evidence of teaching in Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) by mother dolphins foraging in the presence of their calves / C. E. Bender, D. L. Herzing, D. F. Bjorklund // Anim. Cogn. — 2009. — Vol. 12. — P. 43–53.

95. Berger, J. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1977. — Vol. 2. — P. 131–146.

96. Best, C. T. Hemispheric asymmetries in adults’ perception of infant emotional expressions / C. T. Best, J. S. Womer, H. F. Queen // J. Exp. Psychol. — Hum. Percept. Perform. — 1994. — Vol. 20. — P. 751–765.

97. Best, E. C. Associations are more strongly correlated with space use than kinship in female eastern grey kangaroos / E. C. Best, R. G. Dwyer, J. M. Seddon [et al.] // Anim. Behav. — 2014. — Vol. 89. — P. 1–10.

98. Best, E. C. Social preference influences female community structure in a population of wild eastern grey kangaroos / E. C. Best, J. M. Seddon, R. G. Dwyer [et al.] // Anim. Behav. — 2013. — Vol. 86, № 5. — P. 1031–1040.

99. Bibost, A. Laterality influences cognitive performance in rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi* / A. Bibost, C. Brown // Anim. Cogn. — 2014. — Vol. 17, № 5. — P. 1045–1051.

100. Bibost, A.-L. The effect of sex and early environment on the lateralization of the rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi* / A.-L. Bibost,

- E. Kydd, C. Brown // Behavioral Lateralization in Vertebrates / ed. by D. Csermely, L. Regolin. — Heidelberg : Springer, 2013. — P. 9–24.
101. *Bigg, M. A.* Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State / M. A. Bigg, P. F. Olesiuk, G. M. Ellis [et al.] // Report of the International Whaling Commission. — Spec. iss. 12 / ed. by P. S. Hammond, S. A. Mizroch, G. P. Donovan. — Cambridge, 1990. — P. 383–405.
102. *Bisazza, A.* Enhanced schooling performance in lateralized fishes / A. Bisazza, M. Dadda // Proc. R. Soc. B. — 2005. — Vol. 272. — P. 1677–1681.
103. *Bisazza, A.* Frogs and toads in front of a mirror: lateralisation of response to social stimuli in tadpoles of five anuran species / A. Bisazza, A. De Santi, S. Bonso [et al.] // Behav. Brain Res. — 2002. — Vol. 134. — P. 417–424.
104. *Bisazza, A.* Laterality and cooperation: mosquitofish move closer to a predator when the companion is on their left side / A. Bisazza, A. De Santi, G. Vallortigara // Anim. Behav. — 1999. — Vol. 57. — P. 1145–1149.
105. *Bisazza, A.* Lateralization of aggression in fish / A. Bisazza, A. De Santi // Behav. Brain Res. — 2003. — Vol. 141. — P. 131–136.
106. *Bisazza, A.* Lateralization of cognitive functions in fish / A. Bisazza, C. Brown // Fish cognition and behavior / ed. by C. Brown, K. Laland, J. Krause. — Oxford : Wiley, 2011. — P. 298–324.
107. *Bisazza, A.* Population lateralisation and social behaviour: a study with 16 species of fish / A. Bisazza, C. Cantalupo, M. Capocchiano [et al.] // Laterality. — 2000. — Vol. 5. — P. 269–284.
108. *Bisazza, A.* The origins of cerebral asymmetry: a review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians / A. Bisazza, L. J. Rogers, G. Vallortigara // Neurosci. Biobehav. Rev. — 1998. — Vol. 22, № 3. — P. 411–426.
109. *Blois-Heulin, C.* Visual laterality in dolphins: importance of the familiarity of stimuli / C. Blois-Heulin, M. Crevel, M. Boye [et al.] // BMC. — 2012. — Vol. 13. — P. 9.
110. *Blumstein, D. T.* Locomotor ability and wariness in Yellow-Bellied Marmots / D. T. Blumstein, A. Runyan, M. Seymour [et al.] // Ethology. — 2004. — Vol. 110, № 8. — P. 615–634.
111. *Bogren, L. Y.* Side preference in women and men when holding their newborn child: psychological background // Acta Psychol. Scand. — 1984. — Vol. 69. — P. 13–23.

112. *Borod, J. C.* Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: a review of the normal adult literature / J. C. Borod, C. S. Haywood, E. Koff // *Neuropsychol. Rev.* — 1997. — Vol. 7. — P. 41–60.

113. *Bourne, V. J.* When left means right: an explanation of the left cradling bias in terms of right hemisphere specializations / V. J. Bourne, B. K. Todd // *Dev. Sci.* — 2004. — Vol. 7. — P. 19–24.

114. *Box, G. E.* Statistics for Experimenters: Design, Innovation, and Discovery / G. E. Box, J. S. Hunter, W. G. Hunter. — 2nd ed. — N. Y. : Wiley, 2005. — 633 p.

115. *Boyd, L. E.* The natality, foal survivorship and mare-foal behavior of feral horses in Wyoming's Red Desert : MSc thesis. — Laramie, Wyoming, 1980. — 137 p.

116. *Böye, M.* Right ear advantage for conspecific calls in adults and subadults, but not infants, California sea lions (*Zalophus californianus*): Hemispheric specialisation for communication? / M. Böye, O. Güntürkün, J. Vauclair // *Eur. J. Neurosci.* — 2005. — Vol. 21. — P. 1727–1732.

117. *Brancucci, A.* Asymmetries of the human social brain in the visual, auditory and chemical modalities / A. Brancucci, G. Lucci, A. Mazzatenta [et al.] // *Phil. Trans. R. Soc. B.* — 2009. — Vol. 364. — P. 895–914.

118. *Broad, K. D.* Is right hemisphere specialization for face discrimination specific to humans? / K. D. Broad, M. L. Mimmack, K. M. Kendrick // *Eur. J. Neurosci.* — 2000. — Vol. 12. — P. 731–741.

119. *Brown, C.* Population variation in lateralised eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi* / C. Brown, C. Gardner, V. A. Braithwaite // *Proc. R. Soc. Lon. B.* — 2004. — Vol. 271. — P. S455–S457.

120. *Buuveibaatar, B.* Factors affecting survival and cause-specific mortality of saiga calves in Mongolia / B. Buuveibaatar, J. Young, J. Berger [et al.] // *J. Mamm.* — 2013. — Vol. 94, № 1. — P. 127–136.

121. *Cantalupo, C.* Lateralization of displays during aggressive and courtship behaviour in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*) / C. Cantalupo, A. Bisazza, G. Vallortigara // *Physiol. Behav.* — 1996. — Vol. 60. — P. 249–252.

122. *Carter, A. J.* Individual variation in the relationship between vigilance and group size in eastern grey kangaroos / A. J. Carter, O. Pays, A. W. Goldizen // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 2009a. — Vol. 64, № 2. — P. 237–245.

123. *Carter, A. J.* Structured association patterns and their energetic benefits in female eastern grey kangaroos, *Macropus giganteus* /

- A. J. Carter, S. L. Macdonald, V. A. Thomson [et al.] // Anim. Behav. — 2009b. — Vol. 77, № 4. — P. 839–846.
124. *Casagrande, T.* Lateralized behavior in Guiana dolphins, *Sotalia guianensis*, at Pipa Beach, RN, Brazil / T. Casagrande, V. O. Lunardi, D. G. Lunardi // Braz. J. Biol. — 2013. — Vol. 73, № 1. — P. 223–224.
125. *Casperd, J. M.* Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons / J. M. Casperd, R. J. M. Dunbar // Behav. Proc. — 1996. — Vol. 37. — P. 57–65.
126. *Charrier, I.* Mother–calf vocal communication in Atlantic walrus: a first field experimental study / I. Charrier, T. Aubin, N. Mathevon // Anim. Cogn. — 2010. — Vol. 13, № 3. — P. 471–482.
127. *Clapham, P. J.* Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? / P. J. Clapham, E. Leimkuhler, B. K. Gray // Anim. Behav. — 1995. — Vol. 50. — P. 73–82.
128. *Clark, S. T.* Nursing parameters in captive killer whales (*Orcinus orca*) / S. T. Clark, D. K. Odell // Zoo Biol. — 1999. — Vol. 18. — P. 373–384.
129. *Clotfelter, E. D.* Cerebral lateralization and its relationship to phylogeny and aggression in anabantoid fishes / E. D. Clotfelter, E. S. Kuperberg // Brain Behav. Evol. — 2007. — Vol. 69. — P. 169–175.
130. *Constantine, R.* Dolphin-watching tour boats change bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) behaviour / R. Constantine, D. H. Brunton, T. Dennis // Biol. Conserv. — 2004. — Vol. 117. — P. 299–307.
131. *Corkeron, P. J.* Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hervey Bay, Queensland: behaviour and responses to whale-watching vessels // Canad. J. Zool. — 1995. — Vol. 73. — P. 1290–1299.
132. *Crowell-Davis, S. L.* Mutual grooming and nearest-neighbor relationships among foals of *Equus caballus* / S. L. Crowell-Davis, K. A. Houpt, C. M. Carini // App. Anim. Behav. Sci. — 1986. — Vol. 15, № 2. — P. 113–123.
133. *Crowell-Davis, S. L.* Nursing behavior and maternal aggression among Welsh Ponies (*Equus caballus*) // Appl. Anim. Behav. Sci. — 1985. — Vol. 14. — P. 11–25.
134. *Da Costa, A. P.* Face pictures reduce behavioural, autonomic, endocrine and neural indices of stress and fear in sheep / A. P. Da Costa, A. E. Leigh, M. Man [et al.] // Proc. R. Soc. B. — 2004. — Vol. 271. — P. 2077–2084.
135. *Dadda, M.* Behavioural asymmetry affects escape performance in a teleost fish / M. Dadda, W. H. Koolhaas, P. Domenici // Biol. Lett. — 2010. — Vol. 6. — P. 414–417.

136. *Dadda, M.* Does brain asymmetry allow efficient performance of simultaneous tasks? / M. Dadda, A. Bisazza // *Anim. Behav.* — 2006a. — Vol. 72. — P. 523–529.

137. *Dadda, M.* Individual-level consistency of different laterality measures in the goldbelly topminnow / M. Dadda, V. A. Nepomnyashchikh, E. I. Izvekov [et al.] // *Behav. Neurosci.* — 2012. — Vol. 126, № 6. — P. 845–849.

138. *Dadda, M.* Lateralized female topminnows can forage and attend to a harassing male simultaneously / M. Dadda, A. Bisazza // *Behav. Ecol.* — 2006b. — Vol. 17. — P. 358–363.

139. *Dadda, M.* Temporal pattern of social aggregation in tadpoles and its influence on the measurement of lateralized response to social stimuli / M. Dadda, V. A. Sovrano, A. Bisazza // *Physiol. Behav.* — 2003. — Vol. 78. — P. 337–341.

140. *Dahlheim, M. E.* Eastern temperate North Pacific offshore killer whales (*Orcinus orca*): Occurrence, movements, and insights into feeding ecology / M. E. Dahlheim, A. Schulman-Janiger, N. Black [et al.] // *Mar. Mamm. Sci.* — 2008. — Vol. 24, № 3. — P. 719–729.

141. *Daisley, J. N.* Lateralization of social cognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*) / J. N. Daisley, E. Mascalzoni, O. Rosa-Salva [et al.] // *Phil. Trans. R. Soc. B.* — 2009. — Vol. 364. — P. 965–981.

142. *Dawson, T.* Kangaroos. — 2nd ed. — Collingwood : CSIRO Publishing, 2012. — 216 p.

143. *De Château, P.* Left-side preference for holding and carrying newborn infants. II: Doll-holding and carrying from 2 to 16 years / P. De Château, Y. Andersson // *Dev. Med. Child Neurol.* — 1976. — Vol. 18. — P. 738–744.

144. *De Château, P.* Left-side preference in holding and carrying newborn infants // *Acta Psychiatr. Scand.* — 1987. — Vol. 75. — P. 283–286.

145. *De Santi, A.* Complementary left and right eye use during predator inspection and shoal-mate scrutiny in minnows / A. De Santi, A. Bisazza, G. Vallortigara // *J. Fish Biol.* — 2002. — Vol. 60. — P. 1116–1125.

146. *Deckel, A. W.* Laterality of aggressive responses in *Anolis* // *J. Exper. Zool.* — 1995. — Vol. 272. — P. 194–200.

147. *Deets, A. C.* Nipple preferences in nursing singleton-and twin-reared rhesus monkey infants / A. C. Deets, H. F. Harlow // *Dev. Psychol.* — 1970. — Vol. 2. — P. 159–162.

148. *Delfour, F.* Lateralized visual behavior in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) performing audio-visual tasks: The right visual field

- advantage / F. Delfour, K. Marten // Behav. Proc. — 2006. — Vol. 71. — P. 41–50.
149. *Deng, C.* Prehatching visual experience and lateralisation in the visual Wulst of the chick / C. Deng, L. J. Rogers // Behav. Brain Res. — 2002. — Vol. 134. — P. 375–385.
150. *Deskur, S.* Twinning in Thoroughbred mares in Poland // Theriogenology. — 1985. — Vol. 23, № 5. — P. 711–718.
151. *Doidge, D. W.* Age-length and length-weight comparisons in the beluga, *Delphinapterus leucas* // Advances in Research on the Beluga Whale, *Delphinapterus leucas* / ed. by T. G. Smith, D. J. St. Aubin, J. R. Geraci. — Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 1990. — Vol. 224. — P. 59–68.
152. *Domenici, P.* Elevated carbon dioxide affects behavioural lateralization in a coral reef fish / P. Domenici, B. Allan, M. I. McCormick [et al.] // Biol. Lett. — 2012. — Vol. 8, № 1. — P. 78–81.
153. *Duffield, D. A.* Killer whale (*Orcinus orca*) reproduction at Sea World / D. A. Duffield, D. K. Odell, J. F. McBain [et al.] // Zoo Biol. — 1995. — Vol. 14, iss. 5. — P. 417–430.
154. *Dukas, R.* Causes and consequences of limited attention // Brain Behav. Evol. — 2004. — Vol. 63. — P. 197–210.
155. *Dunn, O. J.* Multiple comparisons among means // J. Am. Stat. Assoc. — 1961. — Vol. 56. — P. 52–64.
156. *Ehret, G.* Left hemisphere advantage in the mouse brain for recognizing ultrasonic communication calls // Nature. — 1987. — Vol. 325. — P. 249–251.
157. *Erbe, C.* Underwater noise of whale-watching boats and potential effects on killer whales (*Orcinus orca*), based on an acoustic impact model // Mar. Mamm. Sci. — 2002. — Vol. 18. — P. 394–418.
158. *Fagot, J.* Asymmetric grasping response in neonate chimpanzees (*Pan troglodytes*) / J. Fagot, K. A. Bard // Infant Behav. Dev. — 1995. — Vol. 18. — P. 253–255.
159. *Fagot, J.* Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between handedness and manual specialization / J. Fagot, J. Vauclair // Psychol. Bull. — 1991. — Vol. 109. — P. 76–89.
160. *Fang, G.* Right ear advantage for vocal communication in frogs results from both structural asymmetry and attention modulation / G. Fang, F. Xue, P. Yang [et al.] // Behav. Brain Res. — 2014. — Vol. 266, № 1. — P. 77–84.
161. *Favreau, F. R.* Interactions among social monitoring, anti-predator vigilance and group size in eastern grey kangaroos / F. R. Favreau, A. W. Goldizen, O. Pays // Proc. R. Soc. B. — 2010. — Vol. 277. — P. 2089–2095.

162. *Fay, F. H.* Development of a method for monitoring the productivity, survivorship, and recruitment of the Pacific walrus population; Final Report, OCSEAP Study MMS 89-0012 / F. H. Fay, B. P. Kelly. — Anchorage : Minerals Management Service, 1989. — 1–51 p.

163. *Fay, F. H.* Ecology and biology of the Pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger // North American Fauna. — 1982. — Vol. 74. — P. 1–279.

164. *Feh, C.* Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses / C. Feh, de J. Mazières // Anim. Behav. — 1993. — Vol. 46, № 6. — P. 1191–1194.

165. *Feh, C.* Relationships and communication in socially natural horse herds // The Domestic Horse: The Evolution, Development and Management of its Behaviour / ed. by D. Mills, S. McDonnell. — Cambridge : Cambridge University Press, 2005. — P. 83–93.

166. *Feist, J. D.* Behavior of feral horses in the Pryor Mountain Wild Horse Range: master thesis / Feist James Dean ; [University of Michigan]. — Ann Arbor, USA, 1971. — 130 p.

167. *Feist, J. D.* Behavior patterns and communication in feral horses / J. D. Feist, D. R. McCullough // Zeitschrift fur Tierpsychologie. — 1976. — Vol. 41. — P. 337–371.

168. *Fernandez-Carriba, S.* Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees / S. Fernandez-Carriba, A. Loeches, A. Morcillo [et al.] // Neuropsychologia. — 2002. — Vol. 40. — P. 1523–1533.

169. *Fernández-Carriba, S.* Functional asymmetry of emotions in primates: New findings in chimpanzees / S. Fernández-Carriba, A. Loeches, A. Morcillo [et al.] // Brain Res. Bull. — 2002. — Vol. 57. — P. 561–564.

170. *Ferreira, G.* Transfer between views of conspecific faces at different ages or in different orientations by sheep / G. Ferreira, M. Keller, H. Saint-Dizier [et al.] // Behav. Proc. — 2004. — Vol. 67. — P. 491–499.

171. *Filatova, O. A.* Killer whale status and live-captures in the waters of the Russian Far East / O. A. Filatova, O. V. Shpak, T. V. Ivkovich [et al.] // Proceeding of IWC Scientific Committee meeting, Bled, Slovenia, 12–24 May 2014. — Bled, 2014. — 5 p.

172. *Finger, S.* Child-holding patterns in western art // Child. Dev. — 1975. — Vol. 46. — P. 267–271.

173. *Fisher, D. O.* Convergent maternal care strategies in ungulates and macropods / D. O. Fisher, S. P. Blomberg, I. P. F. Owens // Evol. — 2002. — Vol. 56, № 1. — P. 167–176.

174. *Fleiss, J. L.* Statistical methods for rates and proportions. — N. Y. : Wiley, 1981. — 321 p.

175. Ford, J. K. Killer whales: the natural history and genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington / J. K. Ford, G. M. Ellis, K. C. Balcomb. — 2nd ed. — Vancouver : UBC Press, 2000. — P. 104.

176. Ford, M. J. Inferred paternity and male reproductive success in a killer whale (*Orcinus orca*) population / M. J. Ford, M. B. Hanson, J. A. Hempelmann [et al.] // J. Hered. — 2011. — Vol. 102, № 5. — P. 537–553.

177. Foster, E. A. Adaptive prolonged postreproductive life span in killer whales / E. A. Foster, D. W. Franks, S. Mazzi [et al.] // Science. — 2012. — Vol. 337. — P. 1313.

178. Frasnelli, E. Asymmetry in antennal contacts during trophallaxis in ants / E. Frasnelli, I. Iakovlev, Z. Reznikova // Behav. Brain Res. — 2012. — Vol. 232, № 1. — Vol. 15. — P. 7–12.

179. Frasnelli, E. The bee as a model to investigate brain and behavioural asymmetries / E. Frasnelli, A. Haase, E. Rigosi [et al.] // Insects. — 2014. — Vol. 5. — P. 120–138.

180. Frasnelli, E. The bee as a model to investigate brain and behavioural asymmetries / E. Frasnelli, A. Haase, E. Rigosi // Insects. — 2014. — Vol. 5. — P. 120–138.

181. Gaillard, J.-M. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better! / J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, D. Delorme [et al.] // Proc. R. Soc. B. — 2000. — Vol. 267. — P. 471–477.

182. García-Muñoz, E. Lateralization in escape behaviour at different hierarchical levels in a gecko: *Tarentola angustimentalis* from Eastern Canary Islands / E. García-Muñoz, C. Rato, F. Jorge [et al.] // PloS ONE. — 2013. — Vol. 8, № 11.

183. Garlich-Miller, J. Status review of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) / J. Garlich-Miller, J. MacCracken, J. Snyder [et al.]. — Anchorage : USFWS, 2011. — 155 p.

184. Gauthier, T. D. Detecting trends using spearman's rank correlation coefficient // Environ. Forensics. — 2001. — Vol. 2, № 4. — P. 359–362.

185. Gentry, A. The naming of wild animal species and their domestic derivatives / A. Gentry, J. Clutton-Brock, C. P. Groves // J. Archaeol. Sci. — 2004. — Vol. 31, № 5. — C. 645–651.

186. George, I. Behavioral and neural lateralization of vision in courtship singing of the zebra finch / I. George, E. Hara, N. A. Hessler // J. Neurobiol. — 2006. — Vol. 66, № 10. — P. 1164–1173.

187. *Ghazanfar, A. A.* The role of temporal cues in rhesus monkey vocal recognition: Orienting asymmetries to reversed calls / A. A. Ghazanfar, D. Smith-Rohrberg, M. D. Hauser // *Brain Behav. Evol.* — 2001. — Vol. 58. — P. 163–172.

188. *Ghirlanda, S.* Intraspecific competition and coordination in the evolution of lateralization / S. Ghirlanda, E. Frasnelli, G. Vallortigara // *Phil. Trans. R. Soc. B.* — 2009. — Vol. 364. — P. 861–866.

189. *Ghirlanda, S.* The evolution of brain lateralization: a game theoretical analysis of population structure / S. Ghirlanda, G. Vallortigara // *Proc. R. Soc. B.* — 2004. — Vol. 271. — P. 853–857.

190. *Gibson, Q. A.* Early social development in wild bottlenose dolphins: sex differences, individual variation and maternal influence / Q. A. Gibson, J. Mann // *Anim. Behav.* — 2008. — Vol. 76. — P. 375–387.

191. *Gilbert, J.* Aerial census of Pacific walrus, 1990. U.S. Fish and Wildlife Service Administrative Report R7/MMM 92-1 / J. Gilbert, G. Fedoseev, D. Seagers [et al.]. — Anchorage, 1992. — P. 1–33.

192. *Gil-da-Costa, R.* Vervet monkeys and humans show brain asymmetries for processing conspecific vocalisations, but with opposite patterns of laterality / R. Gil-da-Costa, M. D. Hauser // *Proc. R. Soc. B.* — 2006. — Vol. 273. — P. 2313–2318.

193. *Goodwin, D.* Horse behaviour: evolution, domestication and feralisation // *The welfare of horses* // ed. by N. Waran. — Dordrecht : Springer, 2007. — P. 1–18.

194. *Gorter, U.* Centerfold: ecotypes and forms drawn to scale // *Whalewatcher J. Am. Cetacean Soc.* — 2011. — Vol. 40, № 1. — P. 34–35.

195. *Grant, T. R.* Dominance and association among members of a captive and a free-ranging group of grey kangaroos (*Macropus giganteus*) // *Anim. Behav.* — 1973. — Vol. 21, № 3. — P. 449–456.

196. *Gray, M. E.* An infanticide attempt by a free-roaming feral stallion (*Equus caballus*) // *Biol. Lett.* — 2009. — Vol. 5, № 1. — P. 23–25.

197. *Gray, M. E.* Are low infidelity rates in feral horses due to infanticide? / M. E. Gray, E. Z. Cameron, M. M. Peacock [et al.] // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 2012. — Vol. 66, № 4. — P. 529–537.

198. *Grellier, K.* Use of photo-identification data to quantify mother calf association patterns in bottlenose dolphins / K. Grellier, P. S. Hammond, B. Wilson [et al.] // *Canad. J. Zool.* — 2003. — Vol. 81, № 8. — P. 1421–1427.

199. *Grogan, E. H., McDonnell, S. M.* Mare and foal bonding and problems / E. H. Grogan, S. M. McDonnell // *Clin. Tech. Equine Pract.* — 2005. — Vol. 4, № 3. — P. 228–237.

200. *Gubbins, C.* Mother–infant spatial relations in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* / C. Gubbins, B. McOwan, S. K. Lynn [et al.] // *Mar. Mamm. Sci.* — 1999. — Vol. 15. — P. 751–765.

201. *Guiard, Y.* Asymmetric division of labor in human skilled bimanual action: the kinematic chain as a model // *J. Mot. Behav.* — 1987. — Vol. 19. — P. 486–517.

202. *Guinet, C.* Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago / C. Guinet, J. Bouvier // *Can. J. Zool.* — 1995. — Vol. 73, № 1. — P. 27–33.

203. *Güntürkün, O.* Asymmetry pays: visual lateralization improves discrimination success in pigeons / O. Güntürkün, B. Diekamp, M. Manns [et al.] // *Curr. Biol.* — 2000. — Vol. 10. — P. 1079–1081.

204. *Guo, K.* Left gaze bias in humans, rhesus monkeys and domestic dogs / K. Guo, K. Meints, C. Hall [et al.] // *Anim. Cogn.* — 2009. — Vol. 12. — P. 409–418.

205. *Hamilton, C. R.* Complementary hemispheric specialization in monkeys / C. R. Hamilton, B. A. Vermeine // *Sci.* — 1988. — Vol. 242. — P. 1691–1694.

206. *Hamilton, C. R.* Lateralization for orientation in split-brain monkeys // *Behav. Brain Res.* — 1983. — Vol. 10, iss. 2–3. — P. 399–403.

207. *Harrington, C. R.* The evolution of arctic marine mammals // *Ecological Applications.* — 2008. — Vol. 18. — P. 23–40.

208. *Harris, L. J.* Babes in arms: studies in laterality // *Consciousness and cognition: fragments of mind and brain* // ed. by H. Cohen, B. Stemmer. — N. Y. : Elsevier, 2007a. — P. 83–114.

209. *Harris, L. J.* Side biases for holding and carrying infants: reports from the past and possible lessons for today // *Laterality.* — 2010. — Vol. 15. — P. 56–135.

210. *Harris, L. J.* Side preference in adults for holding infants: contributions of sex and handedness in a test of imagination / L. J. Harris, J. B. Almerigi, E. A. Kirsch // *Brain Cogn.* — 2000. — Vol. 43. — P. 246–252.

211. *Harris, L. J.* Mothers' and fathers' lateral biases for holding their newborn infants: a study of images from the World Wide Web / L. J. Harris, M. P. Spradlin, J. B. Almerigi // *Laterality.* — 2007b. — Vol. 12. — P. 64–86.

212. *Hauser, M. D.* Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant, rhesus monkeys: field experiments / M. D. Hauser, K. Andersson // *PNAS*. — 1994. — Vol. 91. — P. 3946–3948.

213. *Hauser, M. D.* Orienting asymmetries in rhesus monkeys: the effect of time-domain changes on acoustic perception / M. D. Hauser, B. Agnetta, C. Perez // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 56. — P. 41–47.

214. *Hauser, M. D.* Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys // *Science*. — 1993. — Vol. 261. — P. 475–477.

215. *Heller, W.* The puzzle of regional brain activity in depression and anxiety: The importance of subtypes and comorbidity / W. Heller, J. B. Nitschke // *Cogn. Emot.* — 1998. — Vol. 12. — P. 421–447.

216. *Hendriks, A. W.* Holding-side influences on infant's view of mother's face / A. W. Hendriks, M. van Rijswijk, D. Omtzigt // *Lateral-ity*. — 2011. — Vol. 16. — P. 641–655.

217. *Hews, D. K.* Aggression in females is also lateralized: left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards / D. K. Hews, M. Castellano, E. Hara // *Anim. Behav.* — 2004. — Vol. 68. — P. 1201–1207.

218. *Hews, D. K.* Fighting from the right side of the brain: left visual field preference during aggression in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*) / D. K. Hews, R. A. Worthington // *Brain Behav. Evol.* — 2001. — Vol. 58. — P. 356–361.

219. *Hill, H. M.* The behavioral development of two beluga calves during the first year of life // *Int. J. Comp. Psychol.* — 2009. — Vol. 22. — P. 234–253.

220. *Hill, H. M.* The first year of behavioral development and maternal care of beluga (*Delphinapterus leucas*) calves in human care / H. M. Hill, C. Campbell, L. Dalton [et al.] // *Zoo Biol.* — 2013. — Vol. 32, № 5. — P. 565–570.

221. *Hintz, R. L.* Growth rate of Thoroughbreds. Effect of age of dam, year and month of birth, and sex of foal / R. L. Hintz, H. F. Hintz, L. D. Van Vleck // *Faculty Papers and Publications in Animal Science*. — 1979. — P. 338.

222. *Honk, J.* A left-prefrontal lateralized, sympathetic mechanism directs attention towards social threat in humans: evidence from repetitive transcranial magnetic stimulation / J. Honk, E. J. Hermans, A. L. d'Alfonso [et al.] // *Neurosci. Lett.* — 2002. — Vol. 319. — P. 99–102.

223. *Hook-Costigan, M. A.* Eye preferences in common marmosets (*Callithrix jacchus*): influence of age, stimulus, and hand preference /

M. A. Hook-Costigan, L. J. Rogers // *Laterality*. — 1998. — Vol. 3, iss. 2. — P. 109–130.

224. Hopkins, W. D. Comparative and familial analysis of handedness in great apes // *Psychol. Bull.* — 2006. — Vol. 132. — P. 538–559.

225. Hopkins, W. D. Laterality in maternal cradling and infant positional biases: Implications for the development and evolution of hand preferences in non-human primates // *Int. J. Primatol.* — 2004. — Vol. 25. — P. 1243–1264.

226. Hopkins, W. D. Left nipple preferences in infant *Pan paniscus* and *P. troglodytes* / W. D. Hopkins, M. De Lathouwers // *Int. J. Primatol.* — 2006. — Vol. 27. — P. 1653–1662.

227. Howard, K. J. Functional lateralization of the chicken forebrain revealed by use of intracranial glutamate / K. J. Howard, L. J. Rogers, A. L. A. Boura // *Brain Research*. — 1980. — Vol. 188, № 2. — P. 369–382.

228. Hugdahl, K. Lateralization of cognitive processes in the brain // *Acta Psychologica*. — 2000. — Vol. 105, № 2. — P. 211–235.

229. Huggenberger, H. J. Cradling side preference is associated with lateralized processing of baby facial expressions in females / H. J. Huggenberger, S. E. Suter, E. Reijnen [et al.] // *Brain Cogn.* — 2009. — Vol. 70. — P. 67–72.

230. Huheey, J. E. Concerning the origin of handedness in humans // *Behav. Gen.* — 1977. — Vol. 7. — P. 29–32.

231. Hume, I. D. Macropodidae / I. D. Hume, P. J. Jarman, M. B. Renfree [et al.] // *Fauna of Australia: Mammalia* / ed. by D. W. Walton, B. J. Richardson. — Canberra : Australian Government Publishing Service, 1989. — P. 679–715.

232. Ingram, J. S. Macropod management on Maria Island National Park: report and recommendations // *Annual report for Department of Primary Industries, Parks, Water and Environment*. — Hobart : Tasmanian Parks and Wildlife Service, 2013. — 43 p.

233. Ingram, J. S. Native vertebrate herbivores facilitate native plant dominance in old fields while preventing native tree invasion – implications for threatened species / J. S. Ingram, J. B. Kirkpatrick // *Pacific Conserv. Biol.* — 2013. — Vol. 19, № 3–4. — P. 331–342.

234. Insley, S. A review of social recognition in pinnipeds / S. Insley, A. Phillips, I. Charrier // *Aquat. Mamm.* — 2003. — Vol. 29, № 2. — P. 181–201.

235. Ivkovich, T. The social organization of resident-type killer whales (*Orcinus orca*) in Avacha Gulf, Northwest Pacific, as revealed through association patterns and acoustic similarity / T. Ivkovich,

- O. A. Filatova, A. M. Burdin [et al.] // Mamm. Biol. — 2010. — Vol. 75. — P. 198–210.
236. Jarman, P. J. Individual behaviour and social organisation of kangaroos // Physiol. Ecol. — 1993. — Vol. 29. — P. 70–85.
237. Jarman, P. J. Phylogeny and spatial organisation in mammals / P. J. Jarman, H. Kruuk // Comparison of marsupial and placental behaviour // ed. by D. B. Croft, U. Gansloßer. — Fürth : Filander Verlag, 1996. — P. 80–101.
238. Jennings, D. J. Right-sided bias in fallow deer terminating parallel walks: evidence for lateralization during a lateral display // Anim. Behav. — 2012. — Vol. 83, № 6. — P. 1427–1432.
239. Jennings, D. J. Right-sided bias in fallow deer terminating parallel walks: evidence for lateralization during a lateral display // Anim. Behav. — 2012. — Vol. 83. — P. 1427–1432.
240. Karenina, K. A. Eye as a key element of conspecific image eliciting lateralized response in fish / K. A. Karenina, A. N. Giljov, Y. B. Malashichev // Anim. Cogn. — 2013. — Vol. 16. — P. 287–300.
241. Karenina, K. Lateralization of spatial relationships between wild mother and infant orcas, *Orcinus orca* / K. Karenina, A. Giljov, T. Ivkovich [et al.] // Animal Behaviour. — 2013. — Vol. 86, № 6. — P. 1225–1231.
242. Karenina, K. Social laterality in wild beluga whale infants: comparisons between locations, escort conditions, and ages / K. Karenina, A. Giljov, D. Glazov [et al.] // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2013. — Vol. 67, № 7. — P. 1195–1204.
243. Karenina, K. Visual laterality of calf-mother interactions in wild whales / K. Karenina, A. Giljov, V. Baranov [et al.] // PLoS ONE. — 2010. — Vol. 5, № 11.
244. Kastelein, R. A. Behavior and body mass changes of a mother and calf Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) during the suckling period / R. A. Kastelein, I. van den Belt, N. Jennings [et al.] // Zoo Biol. — 2015. — Vol. 34, № 1. — P. 9–19.
245. Kastelein, R. A. The anatomy of the Walrus head (*Odobenus rosmarus*). P. 3: The eyes and their function in Walrus ecology / R. A. Kastelein, R. C. V. J. Zweypfenning, H. Spekreijse [et al.] // Aquat. Mamm. — 1993. — Vol. 19. — P. 61–92.
246. Kastelein, R. Walrus // Encyclopedia of Marine Mammals / ed. by W. Perrin, B. Würsig, J. Thewissen. — 2nd ed. — N. Y. : Academic Press, 2008. — P. 1212–1216.

247. Kaufmann, J. H. Field observations of the social behaviour of the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus* // Anim. Behav. — 1975. — Vol. 23. — P. 214–221.

248. Kendrick, K. M. Facial and vocal discrimination in sheep / K. M. Kendrick, K. Atkins, M. R. Hinton [et al.] // Anim. Behav. — 1995. — Vol. 49. — P. 1665–1676.

249. Kendrick, K. M. Sheep don't forget a face / K. M. Kendrick, A. P. Da Costa, A. E. Leigh [et al.] // Nature. — 2001. — Vol. 414. — P. 165–166.

250. Kendrick, K. M. Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity / K. M. Kendrick, K. Atkins, M. R. Hinton [et al.] // Behav. Proc. — 1996. — Vol. 38. — P. 19–35.

251. Kendrick, K. M. Brain asymmetries for face recognition and emotion control in sheep // Cortex. — 2006. — Vol. 42. — P. 96–98.

252. Kendrick, K. M. Facial and vocal discrimination in sheep / K. M. Kendrick, K. Atkins, M. R. Hinton [et al.] // Anim. Behav. — 1995. — Vol. 49, iss. 6. — P. 1665–1676.

253. Kilian, A. Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / A. Kilian, L. von Fersen, O. Güntürkün // Behav. Brain Res. — 2000. — Vol. 116. — P. 211–215.

254. Kilian, A. Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin / A. Kilian, L. von Fersen, O. Güntürkün // Behav. Proc. — 2005. — Vol. 68. — P. 179–184.

255. Kleiman, D. G. The evolution of male parental investment in mammals / D. G. Kleiman, J. R. Malcolm // Parental care in mammals // ed. by D. J. Gubernick, P. H. Klopfer. — N. Y. : Plenum Press. — 1981. — P. 347–387.

256. Komárková, M. Lateralized suckling in domestic horses (*Equus caballus*) / M. Komárková, J. Bartosová // Anim. Cogn. — 2013. — Vol. 16. — P. 343–349.

257. Kruskal, W. H. Use of ranks in one-criterion variance analysis / W. H. Kruskal, W. A. Wallis // J. Am. Stat. Assoc. — 1952. — Vol. 47. — P. 583–621.

258. Levy, J. The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry // Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1977. — Vol. 299. — P. 264–272.

259. Lindqvist, C. The Laptev Sea walrus *Odobenus rosmarus laptevi*: an enigma revisited / C. Lindqvist, L. Bachmann, L. W. Andersen [et al.] // Zoologica Scripta. — 2009. — Vol. 38, № 2. — P. 113–127.

260. Linklater, W. L. Social and spatial structure and range use by Kaimanawa wild horses (*Equus caballus*: Equidae) / W. L. Linklater, E. Z. Cameron, K. J. Stafford [et al.] // New Zeal. J. Ecol. — 2000. — Vol. 24, № 2. — P. 139–152.

261. Lippolis, G. Lateralisation of escape responses in the stripe-faced dunnart *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae: Marsupialia) / G. Lippolis, W. Westman, B. M. McAllan [et al.] // Laterality. — 2005. — Vol. 10. — P. 457–470.

262. Lopez de Casenave, J. Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert / J. Lopez de Casenave, V. R. Cueto, L. Marone // Basic Appl. Ecol. — 2008. — Vol. 9, № 1. — P. 78–90.

263. Lusseau, D. Vessel traffic disrupts the foraging behavior of southern resident killer whales *Orcinus orca* / D. Lusseau, D. E. Bain, R. Williams [et al.] // Endang. Spec. Res. — 2009. — Vol. 6. — P. 211–221.

264. Lust, J. M. Functional cerebral lateralization and dual-task efficiency — Testing the function of human brain lateralization using fTCD / J. M. Lust, R. H. Geuze, A. G. G. Groothuis [et al.] // Behav. Brain Res. — 2011. — Vol. 217, iss. 2. — P. 293–301.

265. Lyamin, O. Continuous activity in cetaceans after birth / O. Lyamin, J. Pryaslova, V. Lance [et al.] // Nature. — 2005. — Vol. 435, № 7046. — P. 1177–1177.

266. MacNeilage, P. F. Origins of the left and right brain / P. F. MacNeilage, L. J. Rogers, G. Vallortigara // Sci. Am. — 2009. — Vol. 301. — P. 60–67.

267. Magat, D. Laterality enhances cognition in Australian parrots / D. Magat, C. Brown // Proc. R. Soc. B. — 2009. — Vol. 276. — P. 4155–4162.

268. Malashichev, Y. B. Is there a link between visceral and neurobehavioural asymmetries in development and evolution? // Behavioural and morphological asymmetries in vertebrates // ed. by Y. B. Malashichev, W. Deckel. — Georgetown, TX : Landes Bioscience, 2006. — P. 33–44.

269. Mann, H. B. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other / H. B. Mann, D. R. Whitney // Ann. Math. Stat. — 1947. — Vol. 18, № 1. — P. 50–60.

270. Mann, J. Behavioral development of wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops* sp.) / J. Mann, B. Smuts // Behaviour. — 1999. — Vol. 136. — P. 529–566.

271. Mann, J. Calf inspections of fish catches in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): Opportunities for oblique social learning? / J. Mann,

- B. L. Sargeant, M. Minor // *Mar. Mamm. Sci.* — 2007. — Vol. 23. — P. 197–202.
272. *Mann, J.* Natal attraction: allomaternal care and mother-infant separations in wild bottlenose dolphins / J. Mann, B. Smuts // *Anim. Behav.* — 1998. — Vol. 55. — P. 1097–1113.
273. *Manning, J. T.* Ear asymmetry and left-side cradling / J. T. Manning, R. L. Trivers, R. Thorhill [et al.] // *Evol. Human Behav.* — 1997. — Vol. 18. — P. 327–340.
274. *Manning, J. T.* Lateral cradling preferences in humans (*Homo sapiens*): similarities within families / J. T. Manning, J. Denman // *J. Com. Psychol.* — 1994. — Vol. 108. — P. 262–265.
275. *Manning, J. T.* Left-side cradling and brain lateralization / J. T. Manning, A. T. Chamberlain // *Ethol. Sociobiol.* — 1991. — Vol. 12. — P. 237–244.
276. *Manning, J. T.* Left-side cradling: similarities and differences between apes and humans / J. T. Manning, R. Heaton, A. T. Chamberlain // *J. Hum. Evol.* — 1994. — Vol. 26. — P. 77–83.
277. *Manning, J. T.* The left-side cradling preference in great apes / J. T. Manning, A. T. Chamberlain // *Anim. Behav.* — 1990. — Vol. 39. — P. 1224–1227.
278. *Marchant, L. F.* Is human handedness universal? Ethological analysis from three traditional cultures / L. F. Marchant, W. C. McGrew, I. Eibel-Eibesfeldt // *Ethology.* — 1995. — Vol. 101. — P. 239–258.
279. *Marlow, F. W.* A tentative interpretation of the findings of the prolonged occlusion test on an evolutionary basis // *Arch. Ophthalmol.* — 1938. — Vol. 19, № 2. — P. 194–204.
280. *McGreevy, P. D.* Motor and sensory laterality in thoroughbred horses / P. D. McGreevy, L. J. Rogers // *Appl. Anim. Behav. Sci.* — 2005. — Vol. 92, iss. 4. — P. 337–352.
281. *McGuire, T.* Photo-identification of Cook Inlet beluga whales in the waters of the Kenai Peninsula Borough, Alaska. Final report of field activities and belugas identified 2011–2013 / T. McGuire, A. Stephens, L. Bisson // Report by LGL Alaska Research Associates, Inc., for the Kenai Peninsula Borough. — Anchorage, 2014. — 92 p.
282. *Mench, J. A.* Lateralization of a food search task in the domestic chick / J. A. Mench, R. J. Andrew // *Behav. Neural Biol.* — 1986. — Vol. 46, iss. 2. — P. 107–114.
283. *Miletto-Petrazzini, M. E.* Development and application of a new method to investigate cognition in newborn guppies / M. E. Miletto-Petrazzini, C. Agrillo, L. Piffer [et al.] // *Behav. Brain Res.* — 2012. — Vol. 233, № 2. — P. 443–449.

284. *Morin, P. A.* Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species / P. A. Morin, F. I. Archer, A. D. Foote [et al.] // *Genome Res.* — 2010. — Vol. 20. — P. 908–916.

285. *Morris, R. D.* Perception of human chimeric faces by chimpanzees: Evidence for a right hemisphere advantage / R. D. Morris, W. D. Hopkins // *Brain Cogn.* — 1993. — Vol. 21. — P. 111–122.

286. *Nagy, M.* Hierarchical group dynamics in pigeon flocks / M. Nagy, Z. Akos, D. Biro [et al.] // *Nature.* — 2010. — Vol. 464. — P. 890–893.

287. *Nakamichi, M.* A child-holding thought experiment: students prefer to imagine holding an infant on the left side of the body / M. Nakamichi, S. Takeda // *Percept. Mot. Skills.* — 1995. — Vol. 80. — P. 687–690.

288. *Negayama, K.* Behavioral development of infant holding and its laterality in relation to mothers' handedness and child-care attitude / K. Negayama, M. Kawai, H. Yamamoto [et al.] // *Infant Behav. Dev.* — 2010. — Vol. 33. — P. 68–78.

289. *Nepomnyashchikh, V. A.* Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) / V. A. Nepomnyashchikh, E. I. Izvekov // *J. Ichthyol.* — 2006. — Vol. 46, Suppl. 2. — P. 235–242.

290. *Neter, J.* Applied Linear Statistical Models / J. Neter, W. Wasserman, M. H. Kutner. — 2nd ed. — Chicago : Irwin, 1990. — 1181 p.

291. *Nielsen, A.* The potential impact of Tasmanian devil (*Sarcophilus harrisii*) decline on prey behaviour : honours thesis. — Hobart, 2009. — 54 p.

292. *Nishida, T.* Left nipple suckling preference in wild chimpanzees // *Ethol. Sociobiol.* — 1993. — Vol. 14. — P. 45–51.

293. *Noren, S. R.* Infant position in mother-calf dolphin pairs: formation locomotion with hydrodynamic benefits / S. R. Noren, E. F. Edwards // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 2011. — Vol. 424. — P. 229–236.

294. *Noren, S. R.* Physiological and behavioral development in delphinid calves: Implications for calf separation and mortality due to tuna purse-seine sets / S. R. Noren, E. F. Edwards // *Mar. Mamm. Sci.* — 2007. — Vol. 23. — P. 15–29.

295. *Nottebohm, F.* Central control of song in the canary, *Serinus canarius* / F. Nottebohm, T. F. Stokes, C. M. Leonard // *J. Comp. Neurol.* — 1976. — Vol. 165. — P. 457–486.

296. *Nowacek, S. M.* Short-term effects of boat traffic on bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota Bay, Florida / S. M. Nowacek,

- R. S. Wells, A. R. Solow // Mar. Mamm. Sci. — 2001. — Vol. 17. — P. 673–688.
297. *Ocklenburg, S.* Hemispheric asymmetries: the comparative view / S. Ocklenburg, O. Güntürkün // Front. Psychol. — 2012. — Vol. 3. — P. 5.
298. *Ocklenburg, S.* Lateralisation of conspecific vocalisation in non-human vertebrates / S. Ocklenburg, F. Ströckens, O. Güntürkün // Laterality. — 2013. — Vol. 18. — P. 1–31.
299. *Okanoya, K.* Asymmetric effects of left- and right-HVC lesion on song perception and production in Bengalese finches / K. Okanoya, S. Watanabe // Nervous systems and behaviour, Proc 4th Intl. Cong. Neuroethol. / ed. by M. Burrows, T. Matheson, P. L. Newland [et al.]. — Stuttgart: Thieme, 1994. — 323 p.
300. *Okanoya, K.* Left-side dominance for song discrimination in Bengalese finches (*Lonchura striata* var. *domestica*) / K. Okanoya, M. Ikebuchi, H. Uno [et al.] // Anim. Cogn. — 2001. — Vol. 4. — P. 241–245.
301. *Olesiuk, P. F.* Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia and Washington State / P. F. Olesiuk, M. A. Bigg, G. M. Ellis // Report of the International Whaling Commission, Spec. iss. 12 / ed by P. S. Hammond, S. A. Mizroch, G. P. Donovan. — Cambridge, 1990. — P. 383–405.
302. *Orlando, L.* Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse / L. Orlando, A. Ginolhac, G. Zhang [et al.] // Nature. — 2013. — Vol. 499. — P. 74–78.
303. *Outram, A. K.* The earliest horse harnessing and milking / A. K. Outram, N. A. Stear, R. Bendrey [et al.] // Science. — 2009. — Vol. 323. — P. 1332–1335.
304. *Parente, R. A.* bias for the female face in the right hemisphere / R. Parente, L. Tomassi // Laterality. — 2008. — Vol. 13, № 4. — P. 374–386.
305. *Parsons, K. M.* The social dynamics of southern resident killer whales and conservation implications for this endangered population / K. M. Parsons, K. C. Balcomb, J. K. B. Ford [et al.] // Anim. Behav. — 2009. — Vol. 77, № 4. — P. 963–971.
306. *Pearse, R. J.* Notes on breeding, growth and longevity of the Forester or Eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus* Shaw, in Tasmania // Wildlife Res. — 1981. — Vol. 8, № 2. — P. 229–235.
307. *Peirce, J. W.* Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep / J. W. Peirce,

- A. E. Leigh, K. M. Kendrick // *Neuropsychologia*. — 2000. — Vol. 38. — P. 475–483.
308. *Petersen, M. R.* Neural lateralization of species-specific vocalizations by Japanese macaques (*Macaca fuscata*) / M. R. Petersen, M. D. Beecher, S. R. Zoloth [et al.] // *Science*. — 1978. — Vol. 202. — P. 324–327.
309. *Petersen, M. R.* Neural lateralization of vocalizations by Japanese macaques: communicative significance is more important than acoustic structure / M. R. Petersen, M. D. Beecher, S. R. Zoloth [et al.] // *Behav. Neurosci.* — 1984. — Vol. 98. — P. 779–790.
310. *Phan, M. L.* Hemispheric differences in processing of vocalisations depend on early experience / M. L. Phan, D. S. Vicario // *PNAS*. — 2010. — Vol. 107. — P. 2301–2306.
311. *Pileggi, L.* Cradling bias is absent in children with autism spectrum disorders / L. Pileggi, S. Malcolm-Smith, M. Hoogenhout [et al.] // *Child. Adolesc. Ment. Health*. — 2013. — Vol. 25, iss. 1. — P. 55–60.
312. *Pilot, M.* Social cohesion among kin, gene flow without dispersal and the evolution of population genetic structure in the killer whale (*Orcinus orca*) / M. Pilot, M. E. Dahlheim, A. R. Hoelzel // *J. Evol. Biol.* — 2010. — Vol. 23, № 1. — P. 20–31.
313. *Pitman, R. L.* Observations of a distinctive morphotype of killer whale (*Orcinus orca*), type D, from subantarctic waters / R. L. Pitman, J. W. Durban, M. Greenfelder [et al.] // *Polar Biology*. — 2011. — Vol. 34, № 2. — P. 303–306.
314. *Pitman, R. L.* Three different forms of killer whales in Antarctic waters / R. L. Pitman, P. Ensor // *J. Cetacean Res. Manag.* — 2003. — Vol. 5. — P. 131–139.
315. *Pluháček, J.* Further evidence for male infanticide and feticide in captive plains zebra, *Equus burchelli* / J. Pluháček, L. Bartoš // *Folia Zool.* — 2005. — Vol. 54, № 3. — P. 258–262.
316. *Pluháček, J.* Laterality of suckling behaviour in three zebra species / J. Pluháček, M. Olléová, J. Bartosová [et al.] // *Laterality*. — 2013. — Vol. 18. — P. 349–364.
317. *Poirier, C.* Own-song recognition in the songbird auditory pathway: Selectivity and lateralisation / C. Poirier, T. Boumans, M. Verhoye [et al.] // *J. Neurosci.* — 2009. — Vol. 29. — P. 2252–2258.
318. *Poole, W. E.* Reproduction in the two species of grey kangaroos, *Macropus giganteus* Shaw and *M. fuliginosus* (Desmarest). II. Gestation, Parturition and Pouch Life // *Aust J. Zool.* — 1975. — Vol. 23, № 3. — P. 333–353.

319. *Poremba, A.* Species-specific calls evoke asymmetric activity in the monkey's temporal poles / A. Poremba, M. Malloy, R. C. Saunders [et al.] // *Nature*. — 2004. — Vol. 427. — P. 448–451.

320. *Prior, H.* Lateralization of spatial orientation in birds // *Behavioural and morphological asymmetries in vertebrates* / ed. by Y. B. Malashichev, W. Deckel. — Georgetown, TX : Landes Bioscience, 2006. — P. 33–44.

321. *Proudfoot, R. E.* Hemiretinal differences in face recognition: accuracy versus reaction time // *Brain Cognit.* — 1983. — Vol. 2. — P. 25–31.

322. *Quaranta, A.* Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli / A. Quaranta, M. Siniscalchi, G. Vallortigara // *Curr. Biol.* — 2007. — Vol. 17. — P. 199–201.

323. *Quaresmini, C.* Social environment elicits lateralized behaviors in gorillas and chimpanzees / C. Quaresmini, G. S. Forrester, C. Spiezio [et al.] // *J. Comp. Psych.* — 2014. — Vol. 128, № 3. — P. 276–284.

324. *Racca, A.* Reading faces: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children / A. Racca, K. Guo, K. Meints [et al.] // *PLoS ONE*. — 2012. — Vol. 7, № 4.

325. *Ramp, D.* Density dependence in foraging habitat preference of eastern grey kangaroos / D. Ramp, G. Coulson // *Oikos*. — 2002. — Vol. 98, № 3. — P. 393–402.

326. *Raymond, M.* Is there geographical variation in human handedness? / M. Raymond, D. Pontier // *Laterality*. — 2004. — Vol. 9. — P. 35–52.

327. *Regolin, L.* Advantages of a lateralised brain for reasoning about the social world in chicks / L. Regolin, J. N. Daisley, O. Rosa-Salva [et al.] // *Behavioral lateralization in vertebrates* / ed. by D. Csermely, L. Regolin. — Berlin ; Heidelberg : Springer, 2013. — P. 39–54.

328. *Reissland, N.* Maternal stress and depression and the lateralisation of infant cradling / N. Reissland, B. Hopkins, P. Helms [et al.] // *J. Child Psychol. Psychiatry*. — 2009. — Vol. 50. — P. 263–269.

329. *Reissland, N.* The cradling bias in relation to pitch of maternal child-directed language // *Brit. J. Dev. Psychol.* — 2000. — Vol. 18. — P. 179–186.

330. *Rendell, L.* Culture in whales and dolphins / L. Rendell, H. Whitehead // *Behav. Brain Sci.* — 2001. — Vol. 24. — P. 309–324.

331. *Richard, P. R.* Summer and autumn movements and habitat use by belugas in the Canadian high arctic and adjacent areas / P. R. Richard,

- M. P. Heide-Jorgensen, J. R. Orr [et al.] // *Arctic*. — 2001. — Vol. 54. — P. 207–222.
332. *Robins, A.* Lateralized visual and motor responses in the green tree frog, *Litoria caerulea* / A. Robins, L. J. Rogers // *Anim. Behav.* — 2006. — Vol. 72, iss. 4. — P. 843–852.
333. *Rogers, L. J.* Advantages of having a lateralized brain / L. J. Rogers, P. Zucca, G. Vallortigara // *Proc. R. Soc. B.* — 2004. — Vol. 271. — P. 420–422.
334. *Rogers, L. J.* Divided brains: the biology and behaviour of brain asymmetries / L. J. Rogers, G. Vallortigara, R. J. Andrew. — N. Y. : Cambridge University Press, 2013. — 229 p.
335. *Rogers, L. J.* Early experiential effects on laterality: research on chicks has relevance to other species // *Laterality*. — 1997. — Vol. 2, № 3/4. — P. 199–219.
336. *Rogers, L. J.* Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages // *Brain Lang.* — 2000. — Vol. 73. — P. 236–253.
337. *Rogers, L. J.* Eye dominance in the small-eared bushbaby, *Otolemur garnettii* / L. J. Rogers, J. P. Ward, D. Stafford // *Neuropsychologia*. — 1994. — Vol. 32. — P. 257–264.
338. *Rogers, L. J.* Laterality in animals // *Int. J. Comp. Psychol.* — 1989. — Vol. 3. — P. 5–25.
339. *Rogers, L. J.* Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern and development // *Advances in the study of behavior*. — San Diego : Academic Press, 2002. — Vol. 31. — P. 107–162.
340. *Rogers, L. J.* Lateralization of function in the chicken forebrain / L. J. Rogers, J. M. Anson // *Pharmacol. Biochem. Behav.* — 1979. — Vol. 10. — P. 679–686.
341. *Rogers, L. J.* Light exposure during incubation affects competitive behaviour in domestic chicks / L. J. Rogers, L. Workman // *Appl. Anim. Behav. Sci.* — 1989. — Vol. 23. — P. 187–198.
342. *Rogers, L. J.* Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare // *App. Anim. Behav. Sci.* — 2010. — Vol. 127. — P. 1–11.
343. *Rogers, L. J.* Teat preference for suckling in common marmosets: Relationship to side of being carried and hand preference / L. J. Rogers, G. Kaplan // *Laterality*. — 1998. — Vol. 3. — P. 269–281.
344. *Rosa Salva, O.* Cerebral and behavioural asymmetries in animal social recognition / O. Rosa Salva, L. Regolin, E. Mascalcioni [et al.] // *Comp. Cogn. Behav. Rev.* — 2012. — Vol. 7. — P. 110–138.

345. *Rossdale, P. D.* Clinical studies on the newborn Thoroughbred foal. I. Perinatal behaviour // *Brit. Vet. J.* — 1967. — Vol. 123. — P. 470–481.

346. *Rubenstein, D. I.* Behavioural ecology of island feral horses // *Equine Vet. J.* — 1981. — Vol. 13, № 1. — P. 27–34.

347. *Rubin, E. S.* Nursing behavior in dam-reared Russian saiga (*Saiga tatarica tatarica*) at the San Diego wild animal park / E. S. Rubin, K. J. Michelson // *Zoo Biol.* — 1994. — Vol. 13, № 4. — P. 309–314.

348. *Runyan, A. M.* Do individual differences influence flight initiation distance? / A. M. Runyan, D. T. Blumstein // *J. Wildlife Manag.* — 2004. — Vol. 68, № 4. — P. 1124–1129.

349. *Ryder, O. A.* A case of male infanticide in *Equus przewalskii* / O. A. Ryder, R. Massena // *App. Anim. Behav. Sci.* — 1988. — Vol. 21, № 1. — P. 187–190.

350. *Sakai, M.* Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): Caused by asymmetry of eye use? / M. Sakai, T. Hishii, S. Takeda [et al.] // *Behav. Brain Res.* — 2006. — Vol. 170. — P. 204–210.

351. *Saling, M.* Lateral cradling preferences in female preschoolers / M. Saling, R. Bonert // *J. Genet. Psychol.* — 1983. — Vol. 142, iss. 1. — P. 149–150.

352. *Saling, M.* Lateral cradling preferences in nulliparous females / M. Saling, G. Tyson // *J. Genet. Psychol.* — 1981. — Vol. 139. — P. 309–310.

353. *Saling, M. M.* Cradling and transport of infants by South African mothers: a cross-cultural study / M. M. Saling, W. Cooke // *Curr. Anthropol.* — 1984. — Vol. 25. — P. 333–335.

354. *Salk, L.* The effects of the normal heartbeat sound on the behaviour of the new-born infant: implications for mental health // *World Mental Health.* — 1960. — Vol. 12. — P. 168–175.

355. *Salk, L.* The role of the heartbeat in the relations between mother and infant // *Sci. Am.* — 1973. — Vol. 228. — P. 24–29.

356. *Salter, R. E.* Social organization of feral horses in western Canada / R. E. Salter, R. J. Hudson // *Appl. Anim. Ethol.* — 1982. — Vol. 8, № 3. — P. 207–223.

357. *Scola, C.* Infant holding side biases displayed by fathers in maternity hospitals / C. Scola, J. Vauclair // *J. Reprod. Infant Psychol.* — 2009. — Vol. 28. — P. 3–10.

358. *Scola, C.* Infant-holding bias variations in mother-child relationships: a longitudinal study / C. Scola, T. Arciszewski, J. Measelle [et al.] // *Eur. J. Dev. Psychol.* — 2013. — Vol. 10, iss. 6. — P. 707–722.

359. *Scola, C.* Is infant holding-side bias related to motor asymmetries in mother and child? / C. Scola, J. Vauclair // *Dev. Psychobiol.* — 2010. — Vol. 52. — P. 475–486.

360. *Seaman, G. A.* Foods of belukha whales (*Delphinapterus leucas*) in western Alaska / G. A. Seaman, L. F. Lowry, K. J. Frost // *Cetology.* — 1982. — Vol. 44. — P. 1–19.

361. *Shapiro, S. S.* An analysis of variance test for normality (complete samples) / S. S. Shapiro, M. B. Wilk // *Biometrika.* — 1965. — Vol. 52, № 3–4. — P. 591–611.

362. *Siegel, S.* Nonparametric statistics for the behavioral sciences. — N. Y. : McGraw-Hill, 1956. — 312 p.

363. *Sieratzki, J. S.* Neuropsychological and neuropsychiatric perspectives on maternal cradling preferences / J. S. Sieratzki, B. Woll // *Epidemiol. Psychiatr. Soc.* — 2002. — Vol. 11, № 3. — P. 170–176.

364. *Sieratzki, J. S.* Why do mothers cradle babies on their left? / J. S. Sieratzki, B. Woll // *Lancet.* — 1996. — Vol. 347. — P. 1746–1748.

365. *Siniscalchi, M.* Dogs turn left to emotional stimuli / M. Siniscalchi, R. Sasso, A. M. Pepe [et al.] // *Behav. Brain Res.* — 2010. — Vol. 208. — P. 516–521.

366. *Siniscalchi, M.* Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli / M. Siniscalchi, A. Quaranta, L. J. Rogers // *PLoS ONE.* — 2008. — Vol. 3, № 10.

367. *Siniscalchi, M.* Seeing left- or right-asymmetric tail wagging produces different emotional responses in dogs / M. Siniscalchi, R. Lusito, G. Vallortigara [et al.] // *Curr. Biol.* — 2013. — Vol. 23, iss. 22. — P. 2279–2282.

368. *Siniscalchi, M.* Visual lateralization in wild striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) in response to stimuli with different degrees of familiarity / M. Siniscalchi, S. Dimatteo, A. M. Pepe [et al.] // *PLoS ONE.* — 2012. — Vol. 7, № 1.

369. *Southwell, C. J.* Variability in grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. I. Group density and group size // *Wildlife Res.* — 1984. — Vol. 11, № 3. — P. 423–435.

370. *Sovrano, V. A.* Lateralized fish perform better than nonlateralized fish in spatial reorientation tasks / V. A. Sovrano, M. Dadda, A. Bisazza // *Behav. Brain Res.* — 2005. — Vol. 163. — P. 122–127.

371. *Sovrano, V.* Eye use during viewing a reflection: behavioral lateralization in zebrafish larvae / V. Sovrano, R. Andrew // *Behav. Brain Res.* — 2006. — Vol. 167. — P. 226–231.

372. *Sovrano, V.* Lateralization of response to social stimuli in fishes: a comparison between different methods and species / V. Sovrano,

- A. Bisazza, G. Vallortigara // *Physiol. Brain.* — 2001. — Vol. 74. — P. 237–244.
373. *Sovrano, V.* Roots of brain specializations: preferential left-eye use during mirror-image inspection in six species of teleost fish / V. Sovrano, C. Rainoldi, A. Bisazza [et al.] // *Behav. Brain Res.* — 1999. — Vol. 106. — P. 175–180.
374. *St. Aubin, D. J.* Seasonal epidermal molt in beluga whales, *Delphinapterus leucas* / D. J. St. Aubin, T. G. Smith, J. R. Geraci // *Canad. J. Zool.* — 1990. — Vol. 69. — P. 359–367.
375. *Stacey, P. J.* Birth of a “resident” killer whale off Victoria, British Columbia, Canada / P. J. Stacey, R. W. Baird // *Mar. Mamm. Sci.* — 1998. — Vol. 13. — P. 504–508.
376. *Stanton, M. A.* When mum’s away: a study of mother and calf ego networks during separations in wild bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) / M. A. Stanton, Q. A. Gibson, J. Mann // *Anim. Behav.* — 2011. — Vol. 82. — P. 405–412.
377. *Steckenreuter, A.* Distance does matter: close approaches by boats impede feeding and resting behaviour of Indo-Pacific bottlenose dolphins / A. Steckenreuter, R. Harcourt, L. Möller // *Wildlife Res.* — 2011. — Vol. 38, № 6. — C. 455–463.
378. *Stensland, E.* Behavioural changes in female Indo-Pacific bottlenose dolphins in response to boat-based tourism / E. Stensland, P. Berggren // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 2007. — Vol. 332. — P. 225–234.
379. *Stephan, K. E.* Lateralized cognitive processes and lateralized task control in the human brain / K. E. Stephan, J. C. Marshall, K. J. Friston [et al.] // *Science.* — 2003. — Vol. 301. — P. 384–386.
380. *Szabo, A.* Mother–offspring association in the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*: following behaviour in an aquatic mammal / A. Szabo, D. Duffus // *Anim. Behav.* — 2008. — Vol. 75, № 3. — P. 1085–1092.
381. *Taber, S.* Calf development and mother-calf spatial relationships in southern right whales / S. Taber, P. Thomas // *Anim. Behav.* — 1982. — Vol. 30, № 4. — P. 1072–1083.
382. *Tagliatalata, J. P.* Communicative signaling activates ‘Broca’s’ homolog in chimpanzees / J. P. Tagliatalata, J. L. Russell, J. A. Schaeffer [et al.] // *Curr. Biol.* — 2008. — Vol. 18. — P. 343–348.
383. *Takeuchi, Y.* Lateral bias of agonistic responses to mirror images and morphological asymmetry in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*) / Y. Takeuchi, M. Hori, O. Myint [et al.] // *Behav. Brain Res.* — 2010. — Vol. 208, № 1. — P. 106–111.

384. *Tanaka, I.* Change of nipple preference between successive offspring in Japanese macaques // *Am. J. Primatol.* — 1989. — Vol. 18. — P. 321–325.

385. *Templeton, J. J.* An eye for beauty: lateralized visual stimulation of courtship behavior and mate preferences in male zebra finches, *Taeniopygia guttata* / J. J. Templeton, B. G. McCracken, M. Sher [et al.] // *Behav. Proc.* — 2014. — Vol. 102. — P. 33–39.

386. *Tervaniemi, M.* Lateralisation of auditory-cortex functions / M. Tervaniemi, K. Hugdahl // *Brain Res. Rev.* — 2003. — Vol. 43. — P. 231–246.

387. *Teufel, C.* Lack of orienting asymmetries in Barbary macaques: Implications for studies of lateralised auditory processing / C. Teufel, K. Hammerschmidt, J. Fischer // *Anim. Behav.* — 2007. — Vol. 73. — P. 249–255.

388. *Thieltges, H.* Visual laterality in dolphins when looking at (un)familiar humans / H. Thieltges, A. Lemasson, S. Kuczaj [et al.] // *Anim. Cogn.* — 2011. — Vol. 14. — P. 303–308.

389. *Tomaszycki, M.* Maternal cradling and infant nipple preferences in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) / M. Tomaszycycki, C. Cline, B. Griffin [et al.] // *Dev. Psychobiol.* — 1998. — Vol. 32. — P. 305–312.

390. *Tomkins, L. M.* Sensory Jump Test as a measure of sensory (visual) lateralization in dogs (*Canis familiaris*) / L. M. Tomkins, K. A. Williams, P. C. Thomson [et al.] // *J. Vet. Behav. Clin. Appl. Res.* — 2010. — Vol. 5, № 5. — P. 256–267.

391. *Tyler, S. J.* The behaviour and social organization of the New Forest ponies // *Anim. Behav. Monogr.* — 1972. — Vol. 5. — P. 87–196.

392. *Uomini, N. T.* The prehistory of handedness: archaeological data and comparative ethology // *J. Hum. Evol.* — 2009. — Vol. 57, № 4. — P. 411–419.

393. *Valencia-Alfonso, C.-E.* Ascending and descending mechanisms of visual lateralization in pigeons / C.-E. Valencia-Alfonso, J. Verhaal, O. Güntürkün // *Phil. Trans. R. Soc. B.* — 2009. — Vol. 364. — P. 955–963.

394. *Vallortigara, G.* Brain asymmetry (animal) / G. Vallortigara, C. Chiandetti, V. A. Sovrano // *WIREs Cogn. Sci.* — 2011. — Vol. 2. — P. 146–157.

395. *Vallortigara, G.* Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals' left and right perceptual worlds // *Brain Lang.* — 2000. — Vol. 73. — P. 189–219.

396. *Vallortigara, G.* Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behavior in toads / G. Vallortigara, L. J. Rogers, A. Bisazza [et al.] // *Neuroreport*. — 1998. — Vol. 9. — P. 3341–3344.

397. *Vallortigara, G.* How birds use their eyes: opposite left — right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick / G. Vallortigara, C. Cozzuti, L. Tommasi [et al.] // *Curr. Biol.* — 2001. — Vol. 11, № 1. — P. 29–33.

398. *Vallortigara, G.* Right hemisphere advantage for social recognition in the chick // *Neuropsychy.* — 1992. — Vol. 9. — P. 761–768.

399. *Vallortigara, G.* Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization / G. Vallortigara, L. J. Rogers // *Behav. Brain Sci.* — 2005. — Vol. 28. — P. 575–589.

400. *Vauclair, J.* Infant holding biases and their relations to hemispheric specializations for perceiving facial emotions / J. Vauclair, J. Donnot // *Neuropsychologia*. — 2005. — Vol. 43. — P. 564–571.

401. *Vauclair, J.* Infant-holding biases in mothers and emotional monitoring before and after pregnancy / J. Vauclair, C. Scola // *Infant Child Dev.* — 2009. — Vol. 18. — P. 106–121.

402. *Ventolini, N.* Laterality in the wild: preferential hemifield use during predatory and sexual behaviour in the black winged stilt (*Himantopus himantopus*) / N. Ventolini, E. Ferrero, S. Sponza [et al.] // *Anim. Behav.* — 2005. — Vol. 69. — P. 1077–1084.

403. *Vermeire, B. A.* Right-hemispheric superiority in split-brain monkeys for learning and remembering facial discriminations / B. A. Vermeire, C. R. Hamilton, A. L. Erdmann // *Behav. Neurosci.* — 1998. — Vol. 112, № 5. — P. 1048–1061.

404. *Versace, E.* Behavioural lateralization in sheep (*Ovis aries*) / E. Versace, M. Morgante, G. Pulina [et al.] // *Behav. Brain Res.* — 2007. — Vol. 184. — P. 72–80.

405. *Vervloed, M. P. J.* The effects of mothers' past infant-holding preferences on their adult children's face processing lateralisation / M. P. J. Vervloed, A. W. Hendriks, E. van den Eijnde // *Brain Cogn.* — 2011. — Vol. 75. — P. 248–254.

406. *Von Fersen, L.* Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / L. Von Fersen, U. Schall, O. Güntürkün // *Behav. Brain Res.* — 2000. — Vol. 107. — P. 177–181.

407. *Von Fersen, L.* Visual memory lateralization in pigeons / L. Von Fersen, O. Güntürkün // *Neuropsychologia*. — 1990. — Vol. 28, iss. 1. — P. 1–7.

408. *Wallez, C.* Right hemisphere dominance for emotion processing in baboons / C. Wallez, J. Vauclair // *Brain Cogn.* — 2011. — Vol. 75. — P. 164–169.

409. *Walls, G. L.* The lateral *geniculae nucleus* and visual hysto-physiology // *Univ. Calif. Publ. Physiol.* — 1953. — Vol. 9. — P. 1–100.

410. *Waring, G. H.* *Horse Behavior.* — 2nd ed. — Norwich : Noyes Publications-William Andrew Pub., 2003. — 442 p.

411. *Weatherill, R. P.* Is maternal depression related to side of infant holding? / R. P. Weatherill, J. B. Almerigi, A. A. Levendosky [et al.] // *Int. J. Behav. Dev.* — 2004. — Vol. 28. — P. 421–427.

412. *Weiland, J. H.* Patterns of mother-infant contact: the significance of lateral preference / J. H. Weiland, Z. Sperber // *J. Gen. Psychol.* — 1970. — Vol. 117. — P. 157–165.

413. *Weinstock, J.* Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective / J. Weinstock, E. Willerslev, A. Sher [et al.] // *PLoS Biology.* — 2005. — Vol. 3, № 8. — P. 241.

414. *Weir, A. A.* Lateralization of tool use in New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*) / A. A. Weir, B. Kenward, J. Chappell [et al.] // *Proc R. Soc. B, Supplement.* — 2004. — Vol. 271. — P. 344–346.

415. *Welsh, D. A.*, Population, behavioural and grazing ecology of the horses of Sable Island, Nova Scotia : Ph. D. thesis. — Halifax, 1975. — 403 p.

416. *Wilcoxon, F.* Individual comparisons by ranking methods// *Biometrics.* — 1945. — Vol. 1. — P. 80–83.

417. *Wiles, G. J.* Draft Washington state status report for the killer whale. — Olympia : Washington Department Fish and Wildlife, 2003. — 117 p.

418. *Williams, R.* Behavioral responses of killer whales to whale-watching traffic: opportunistic observations and experimental approaches / R. Williams, A. W. Trites, D. E. Bain // *J. Zool.* — 2002. — Vol. 256. — P. 255–270.

419. *Williams, R. D.* Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (*Orcinus orca*) / R. Williams, D. Lusseau, P. S. Hammond // *Biol. Cons.* — 2006. — Vol. 133. — C. 301–311.

420. *Williams, T. M.* Travel at low energetic cost by swimming and wave-riding bottlenose dolphins / T. M. Williams, W. A. Friedl, M. L. Fong [et al.] // *Nature.* — 1992. — Vol. 355. — P. 821–823.

421. *Wolf, I. D.* Minimizing disturbance to wildlife by tourists approaching on foot or in a car: a study of kangaroos in the Australian range-

lands / I. D. Wolf, D. B. Croft // App. Anim. Behav. Sci. — 2010. — Vol. 126. — P. 75–84.

422. Woodward, B. L. Apparent lateralized behavior in gray whales feeding off the central British Columbia coast / B. L. Woodward, J. P. Winn // Mar. Mamm. Sci. — 2006. — Vol. 22, № 1. — P. 64–73.

423. Würsig, B. Methods of photo-identification for small cetaceans / B. Würsig, T. A. Jefferson // Reports of the International Whaling Commission. — 1990. — № 12. — P. 43–52.

424. Yaman, S. Visual lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence for a population asymmetry? / S. Yaman, L. von Fersen, G. Dehnhardt [et al.] // Behav. Brain Res. — 2003. — Vol. 142. — P. 109–114.

425. Yeater, D. B. Visual laterality in belugas (*Delphinapterus leucas*) and Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*) when viewing familiar and unfamiliar humans / D. B. Yeater, H. M. Hill, N. Baus [et al.] // Anim. Cogn. — 2014. — Vol. 17, iss. 6. — P. 1245–1259.

426. Zaidel, D. W. Left-sided cradling // Lancet. — 1996. — Vol. 348. — P. 691.

427. Zhao, D. First wild evidence of neonate nipple preference and maternal cradling laterality in Old World monkeys: a preliminary study from *Rhinopithecus roxellana* / D. Zhao, X. Gao, B. Li, K. Watanabe // Behav. Process. — 2008. — Vol. 77. — P. 364–368.

428. Żurek, U. Maternal behaviour of mares and the condition of foals after parturition / U. Żurek, J. Danek // Bull. Vet. Inst. Pulawy. — 2011. — Vol. 55. — P. 451–456.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|-----------|
| Список сокращений и условных обозначений | 3 |
| Введение | 4 |
| Глава 1. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И СЕНСОРНЫЕ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ | 8 |
| 1.1. ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ ЗРИТЕЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ | 9 |
| 1.1.1. Механизмы, обуславливающие проявление зрительных латерализаций | 9 |
| 1.1.2. Адаптивное значение и возможные причины возникновения зрительных латерализаций | 12 |
| 1.1.3. Методы исследования зрительных латерализаций | 17 |
| 1.2. ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ | 19 |
| 1.2.1. Социальные латерализации у костных рыб | 20 |
| 1.2.2. Социальные латерализации у амфибий | 22 |
| 1.2.3. Социальные латерализации у рептилий | 23 |
| 1.2.4. Социальные латерализации у птиц | 24 |
| 1.2.5. Социальные латерализации у млекопитающих | 26 |
| 1.3. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ | 33 |
| 1.3.1. Латерализация пространственных взаимоотношений между матерью и ребёнком у человека | 34 |
| 1.3.2. Латерализация взаимоотношений «мать — детёныш» у других млекопитающих | 37 |
| 1.3.3. Гипотезы о причинах возникновения латерализации в материнско-детских взаимоотношениях | 38 |
| 1.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 42 |
| Глава 2. ИССЛЕДОВАНИЕ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА | 44 |
| 2.1. ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ СБОРА МАТЕРИАЛА | 44 |
| 2.1.1. Белуха, <i>Delphinapterus leucas (Pallas, 1776)</i> | 44 |
| 2.1.2. Косатка, <i>Orcinus orca (Linneus, 1758)</i> | 48 |
| 2.1.3. Тихоокеанский морж, <i>Odobenus rosmarus divergens (Illiger, 1815)</i> | 51 |
| 2.1.4. Европейский сайгак, <i>Saiga tatarica (Linnaeus, 1766)</i> | 53 |
| 2.1.5. Домашняя лошадь, <i>Equus ferus caballus (Linnaeus, 1758)</i> | 56 |

| | |
|--|------------|
| 2.1.6. <i>Серый кенгуру, Macropus giganteus (Gray, 1821)</i> | 61 |
| 2.2. СБОР МАТЕРИАЛА ПО ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ | |
| В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ..... | 64 |
| 2.2.1. <i>Сбор материала по морским млекопитающим</i> | 64 |
| 2.2.2. <i>Сбор материала по наземным млекопитающим</i> | 72 |
| 2.3. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ..... | 79 |
| 2.3.1. <i>Оценка латерализации по однократным наблюдениям</i> | 80 |
| 2.3.2. <i>Оценка индивидуальной латерализации</i> <i>и групповых трендов</i> | 81 |
| Глава 3. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ | |
| В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ | |
| У МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ..... | 84 |
| 3.1. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ МАТЕРИ | |
| И ДЕТЁНЫША У БЕЛУХИ, <i>DELPHINAPTERUS LEUCAS</i> | 84 |
| 3.1.1. <i>Анализ групповой и индивидуальной латерализации</i> <i>в парах «мать — детёныш»</i> | 84 |
| 3.1.2. <i>Обсуждение обнаруженных</i> <i>односторонних предпочтений</i> | 88 |
| 3.2. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ МАТЕРИ | |
| И ДЕТЁНЫША У КОСАТКИ, <i>ORCINUS ORCA</i> | 93 |
| 3.2.1. <i>Анализ групповой и индивидуальной латерализации</i> <i>в парах «мать — детёныш»</i> | 93 |
| 3.2.2. <i>Обсуждение обнаруженных</i> <i>односторонних предпочтений</i> | 97 |
| 3.3. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ | |
| МАТЕРИ И ДЕТЁНЫША У ТИХООКЕАНСКОГО МОРЖА, | |
| <i>ODOBENUS ROSMARENSIS DIVERGENS</i> | 101 |
| 3.3.1. <i>Анализ групповой и индивидуальной латерализации</i> <i>в парах «мать — детёныш»</i> | 101 |
| 3.3.2. <i>Обсуждение обнаруженных</i> <i>односторонних предпочтений</i> | 103 |
| 3.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ..... | 105 |
| Глава 4. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ | |
| В МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ | |
| У НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ..... | 107 |
| 4.1. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ МАТЕРИ | |
| И ДЕТЁНЫША У ЕВРОПЕЙСКОГО САЙГАКА, <i>SAIGA TATARICA</i> | 107 |
| 4.1.1. <i>Анализ групповой и индивидуальной латерализации</i> <i>в парах «мать — детёныш»</i> | 107 |
| 4.1.2. <i>Обсуждение обнаруженных</i> <i>односторонних предпочтений</i> | 114 |

| | |
|--|------------|
| 4.2. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ МАТЕРИ И ДЕТЁНЫША У ОДИЧАВШЕЙ ДОМАШНЕЙ ЛОШАДИ, <i>EQUUS FERUS CABALLUS</i> | 117 |
| 4.2.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш» | 117 |
| 4.2.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений..... | 126 |
| 4.3. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ МАТЕРИ И ДЕТЁНЫША У СЕРОГО КЕНГУРУ, <i>MACROPUS GIGANTEUS</i> | 128 |
| 4.3.1. Анализ групповой и индивидуальной латерализации в парах «мать — детёныш» | 128 |
| 4.3.2. Обсуждение обнаруженных односторонних предпочтений..... | 132 |
| 4.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ..... | 132 |
| Глава 5. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МАТЕРИ И ДЕТЁНЫША: СИНТЕЗ ДАННЫХ ПО ПРИМАТАМ И ДРУГИМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ | 135 |
| 5.1. СОПОСТАВЛЕНИЕ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В РАЗНЫХ ГРУППАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ..... | 135 |
| 5.2. СОГЛАСОВАННОСТЬ ЛАТЕРАЛИЗАЦИИ МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ И ДРУГИХ ЛАТЕРАЛИЗАЦИЙ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ | 140 |
| Заключение | 143 |
| Благодарности | 145 |
| Словарь терминов | 146 |
| Приложение А. Методы сбора данных | 149 |
| Приложение Б..... | 165 |
| Список использованной литературы..... | 179 |

*Карина Андреевна КАРЕНИНА,
Андрей Николаевич ГИЛЕВ,
Егор Борисович МАЛАШИЧЕВ*

АСИММЕТРИЯ МОЗГА И МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Монография

Издание второе, стереотипное

Зав. редакцией ветеринарной
и сельскохозяйственной литературы *Т. В. Карпенко*

ЛР № 065466 от 21.10.97

Гигиенический сертификат 78.01.10.953.П.1028
от 14.04.2016 г., выдан ЦГСЭН в СПб

Издательство «ЛАНЬ»

lan@lanbook.ru; www.lanbook.com

196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, д. 1, лит. А.

Тел./факс: (812) 336-25-09, 412-92-72.

Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

Подписано в печать 04.02.22.

Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108^{1/32}.
Печать офсетная/цифровая. Усл. п. л. 12,60. Тираж 30 экз.

Заказ № 215-22.

Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленного оригинал-макета
в АО «Т8 Издательские Технологии».
109316, г. Москва, Волгоградский пр., д. 42, к. 5.