

*На правах рукописи*

КАРЕНИНА

Карина Андреевна

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ  
МАТЕРИ И ДЕТЁНЫША У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2016

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет».

**Научный руководитель:** Малашичев Егор Борисович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии позвоночных ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», г. Санкт-Петербург.

**Официальные оппоненты:**

- Николаева Елена Ивановна, доктор биологических наук, профессор кафедры «Прикладная психология» ФГБОУ ВПО «Петербургский государственный университет путей сообщения императора Александра I», г. Санкт-Петербург
- Непомнящих Валентин Анатольевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экспериментальной экологии ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина» РАН, п. Борок, Ярославская обл.

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Зоологический институт» РАН, г. Санкт-Петербург

Защита состоится \_\_.\_\_.2016 г. в \_\_:\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук, на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33 и на сайте ФГБУН ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН по адресу [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru).

Автореферат разослан «   » \_\_\_\_\_ 2016 года

Учёный секретарь Диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Кацман Елена Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность и степень разработанности темы.** Функциональная асимметрия нервной системы может проявляться в виде латерализованного поведения, такого как односторонние предпочтения в использовании конечностей и органов чувств (Rogers et al., 2013). Внутривидовые взаимодействия особей являются одним из аспектов поведения, наиболее детально исследованных с точки зрения латерализации. Латерализация социальных взаимоотношений, обусловленная асимметричным сенсорным восприятием особями друг друга, обнаружена, к примеру, в половом, агонистическом и стайном поведении животных (Rosa-Salva et al., 2012). В поведении человека ярким проявлением латерализации является существующее в различных культурах предпочтение матерей держать своего ребёнка на руках с левой стороны от себя (Saling, Cooke, 1984; Harris, 2007a). Латерализация в пространственном размещении 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 et al., 1994). В понимании механизмов возникновения данного феномена ключевым является вопрос: обусловлена ли латерализация между матерью и ребёнком (детёнышем) предпочтением использовать одну из рук, то есть моторной асимметрией, или же латерализованным восприятием сенсорной информации (Sieratzki, Woll, 1996; Harris, 2010). У приматов активное использование передних конечностей является неотъемлемым компонентом родительско-детских взаимоотношений, что делает трудным разделение роли моторных и сенсорных асимметрий в возникновении пространственной латерализации между особями (Hopkins, 2004). Изучение видов, у которых конечности напрямую не задействованы в поддержании пространственной близости между матерью и детёнышем (мать не удерживает детёныша, а детёныш не держится за мать), позволит определить, может ли возникнуть латерализация только в результате асимметричного сенсорного восприятия особями друг друга.

**Цель и задачи.** В рамках цели работы – изучения латерализации пространственных взаимоотношений матери и детёныша у млекопитающих, у которых конечности напрямую не участвуют в поддержании пространственной близости между особями, были поставлены следующие задачи:

1. Оценить предпочтения членов пары мать-детёныш в расположении друг относительно друга в пространстве в различных типах поведения;
2. Выяснить, кто из членов пары мать-детёныш преимущественно определяет латеральное размещением (слева/справа);
3. Оценить влияние присутствия и расположения других особей рядом с парой мать-детёныш на латерализацию;

4. Сравнить направленность латерализованного поведения детёныша при взаимодействиях с матерью с направленностью других социальных латерализаций;

5. Проверить, существуют ли различия в поведении детёныша в ситуациях, когда мать находится с левой и с правой стороны от него.

**Научная новизна работы.** В работе впервые исследована латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша у млекопитающих не из отряда Приматы. У пяти из шести исследованных видов латерализованное социальное поведение ранее не изучалось. В отличие от предыдущих работ по данной теме (Scola et al., 2013), в настоящем исследовании отдельно проведена оценка роли матери и роли детёныша в возникновении результирующей пространственной латерализации. В работе впервые сопоставлено латерализованное поведение детёныша по отношению к матери с другими социальными латерализациями как у детёнышей, так и у взрослых особей. Результаты работы основаны на данных по поведению млекопитающих в природе, тогда как объектами большинства предыдущих исследований по данной теме являлись животные в неволе. Данных о латерализации социального поведения и латерализации в целом у диких млекопитающих крайне мало.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы расширяют представление о распространённости латерализации материнско–детских взаимоотношений: односторонние предпочтения во взаиморасположении членов пары мать–детёныш выявлены у представителей пяти отрядов млекопитающих. Полученные данные демонстрируют, что латерализация между матерью и детёнышем не уникальна для приматов и не является простым следствием асимметрии в использовании передних конечностей, как предполагалось ранее (Harris et al., 2000; Hopkins, 2004). Результаты, полученные в диссертационном исследовании, могут быть использованы в лекционных курсах по териологии, поведению животных и психологии.

**Методы исследования.** Проводилась оценка латерализации на индивидуальном и групповом уровнях с использованием широко принятых методов анализа латерализованного поведения позвоночных (Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005).

**Положения, выносимые на защиту:**

1. У исследованных видов млекопитающих существует латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша: детёныши преимущественно занимают такое положение в пространстве, при котором мать находится от них с левой стороны.

2. У лошади и серого кенгуру матери при проявлении беспокойства предпочитают располагаться так, чтобы детёныш был от них слева. В исследованных типах поведения, не связанных с беспокойством, матери не проявляют латерализации в выборе положения относительно детёныша.

3. Направленность латерализованного поведения детёныша при взаимодействиях с матерью согласуется с направленностью латерализации при контактах детёныша с другими социальными партнёрами.

4. У лошади детёныш чаще инициирует социальные взаимодействия с матерью, а пространственные разъединения пары происходят реже, когда мать находится слева от детёныша, чем когда она находится справа от него.

**Апробация результатов.** Результаты работы были представлены на международных научных конференциях «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014), «Морские млекопитающие Голарктики» (Калининград, 2010; Суздаль, 2012), на Санкт-Петербургской ассамблее молодых учёных и специалистов (Санкт-Петербург, 2011), а также на семинарах по теме исследования в университете Тасмании (Австралия, 2012), университете Квинсленда (Австралия, 2012) и университете Нового Южного Уэльса (Австралия, 2013).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ, из них 5 статей в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК.

**Структура и объём работы.** Диссертация общим объёмом 245 страниц печатного текста, состоит из Введения, четырёх глав, Выводов, Заключения, Списка сокращений и условных обозначений, Словаря терминов, Списка использованной литературы, Списка иллюстративного материала и двух Приложений и включает 18 таблиц и 58 рисунков. Список литературы содержит 431 источника, из них 352 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю к.б.н., доценту Егору Борисовичу Малашичеву (СПбГУ) за поддержку словом и делом на всех этапах работы, а также коллегам, оказавшим помощь в организации 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: А. Н. Гилёва, 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 и А. А. Кочнева. Особая благодарность выражается 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. Исследование проведено при финансовой поддержке: СПбГУ (НИР 1.42.508.2013), ФЦП «Научные и научно-педагогические инновационной России», гос. контракта № П2379, гранта РФФИ (14-04-31390 мол\_а) и Комитета по научным исследованиям Национального географического общества (CRE, National Geographic Society). Работа по обработке и анализу материалов экспедиций осуществлялась при финансовой поддержке гранта РФФИ №14-14-00284 по теме «Моторные и зрительные асимметрии у позвоночных животных: эволюция и роль в жизни вида» (руководитель – Е. Б. Малашичев).

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** приведена общая характеристика работы, обоснованы и сформулированы цель и задачи.

**Глава 1. Обзор литературы.** В данной главе приведён обзор исследований в области сенсорной латерализации и латерализованного социального поведения в различных группах позвоночных; проанализированы существующие данные по латерализации материнско-детских взаимоотношений у млекопитающих и рассмотрены основные гипотезы о причинах её возникновения; дана краткая характеристика особенностей образа жизни объектов исследования.

**Глава 2. Материал и методика.** В качестве объектов работы были выбраны шесть видов млекопитающих: белуха, *Delphinapterus leucas* (Cetacea, Monodontidae), косатка, *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). Наблюдения за поведением животных в природе были проведены в 2009–2015 гг. Сбор материала проводили: по белухе – у мыса Белужий (65°43' с. ш. 35°31' в. д.) о. Б. Соловецкий (Белое море), по косатке – в районе бухты Вилючинская (52°34' с. ш. 158°36' в. д.) Авачинского залива п-ова Камчатка, по тихоокеанскому моржу – на о. Колючин (67°27' с. ш. 174°46' в. д.) в Чукотском море, по европейскому сайгаку – на «Степном» участке заповедника «Чёрные земли» (45°40' – 46°09' с. ш.; 45°05' – 46°00' в. д.) (респ. Калмыкия), по одичавшей домашней лошади – на о. Водный оз. Маныч-Гудило (46°27' – 46°29' с. ш. 42°25' – 42°33' в. д.) в заповеднике «Ростовский» (Ростовская обл.), по серому кенгуру – в

национальном парке «Остров Мария» ( $42^{\circ}34' - 42^{\circ}44'$  ю. ш.  $148^{\circ}00' - 46^{\circ}10'$  в. д.), Тасмания, Австралия. За животными каждого из исследованных видов было проведено в среднем по  $252 \pm 24$  ( $\pm$  стандартная ошибка средней) часов наблюдений, сопровождавшихся периодической видеосъёмкой. У всех исследованных видов регистрировали пространственное взаиморасположение членов пары мать – детёныш в различных типах поведения. В случае китообразных использовали категории «мать находится слева/справа от детёныша». Таким образом, мы регистрировали только конечный результат взаиморасположения особей, так как у нас не было возможности точно определить инициатора выбора определённого латерального положения. 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». Выбор латерального положения регистрировали, когда один из членов пары подходил к другому сзади и располагался сбоку от него на расстоянии не более одной длины тела взрослой особи. После того, как один случай выбора латерального положения был зарегистрирован, следующий регистрировали только при следующем пространственном объединении пары после разъединения. У белух, косаток, сайгаков и лошадей также регистрировали взаиморасположение особей при пространственном объединении двух детёнышей вдали от матерей. У лошадей были исследованы парные взаимодействия взрослых особей. Параллельно с наблюдениями проводилась фотосъёмка исследуемых особей для последующей индивидуальной идентификации по совокупности особенностей внешнего вида.

Проявление латерализации оценивали на двух уровнях: индивидуальном (односторонние предпочтения конкретных особей) и групповом (односторонний тренд в исследуемой выборке), с использованием широко принятых методов анализа латерализованного поведения позвоночных (Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005). Оценку индивидуальной латерализации проводили по данным, полученным в ходе продолжительных наблюдений за индивидуально-идентифицированными парами мать – детёныш. Частоту выбора детёнышем одного и другого варианта латерального положения сравнивали 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 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 особей, у которых была выявлена индивидуальная латерализация, сравнивали с числом особей, не проявлявших латерализации, с помощью биномиального критерия.

Данные по особям, для которых была определена индивидуальная латерализация, были также использованы для оценки латерализации на групповом уровне на основе индекса латерализации (англ.: «lateralization index»), широко используемого в исследованиях латерализации мозга и поведения (Белопасова, 2013; Tomkins et al., 2010; Jennings, 2012). Индекс латерализации (ИЛ) вычисляли по формуле:

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

где Л/П – число случаев расположения относительно другого члена пары так, что тот был слева/справа.

Нормальность распределения индекса латерализации в каждом типе поведения оценивали с помощью критерия Шапиро-Уилка (Shapiro, Wilk, 1965). В зависимости от результатов оценки использовали параметрические или непараметрические критерии для определения групповой латерализации.

Помимо оценки латерализации по данным, полученным в ходе продолжительных многократных наблюдений за одними и теми же парами, у четырёх видов была проведена оценка латерализации по однократным наблюдениям. Анализ, основанный на однократных наблюдениях, оценивает только групповые тенденции, однако такой метод предоставляет возможность охватить большее число особей в исследуемой популяции (Clapham et al., 1995; Woodward, Winn, 2006; Casagrande et al., 2013). Во всех случаях результаты, полученные разными методами, не противоречили друг другу и отражали сходные тенденции в проявлении латерализованного поведения. Для оценки латерализации по однократным наблюдениям использовали первый зарегистрированный случай латерального взаиморасположения особей в каждой паре. Статистический анализ полученных данных выполняли с использованием статистического пакета GraphPad Prism ver. 6.03, 2013 (GraphPad Software, Inc.). Различия считали значимыми при  $p < 0,05$ .

В случае белух, помимо собственных наблюдений на Белом море, для анализа были использованы аэрофотографии, полученные в ходе авиаучётов белух Белого (и прилежащих районов Баренцева) и Охотского морей 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.

### Глава 3. Результаты

**Белуха.** Результаты анализа надводной видеосъёмки поведения белух на репродуктивном скоплении в Белом море показали, что в большинстве исследованных пар мать чаще находилась с определённой (левой или правой) стороны от детёныша, как при «перемещении» пары (23 из 30 пар, 77%; биномиальный критерий,  $z = 2,74$ ,  $p = 0,005$ ), так и во время «отдыха» (14 из 16 пар, 88%;  $z = 2,75$ ,  $p = 0,004$ ). Оценка групповой латерализации показала, что матери преимущественно находились слева от детёнышей в обоих типах поведения («перемещение»: одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона,  $W = 393$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 30$ , «отдых»:  $W = 110$ ,  $p = 0,003$ ,  $n = 16$ ). Сопровождая группу старших особей во время пространственного разъединения с матерью, детёныш в большинстве случаев (24 из 29 случаев, 83%; один случай от одной особи) располагался так, что другие особи находились слева от него (биномиальный критерий,  $z = 3,34$ ,  $p < 0,001$ ). Анализ подводной видеосъёмки на репродуктивном скоплении выявил сходную тенденцию: в большинстве пар взрослая особь находилась слева от детёныша (49 из 63 случаев, 78%; биномиальный критерий,  $z = 4,28$ ,  $p < 0,001$ ). При анализе аэрофотографий белух латеральное взаиморасположение было зарегистрировано в 279 парах взрослая особь – детёныш. Было обнаружено преобладание пар, в которых взрослая особь находилась слева от детёныша, 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%;  $z = 4,17$ ,  $p < 0,001$ ). 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) относительно пары ( $Z = 0,09$ ,  $p = 0,927$ ).

**Косатка.** Данные по поведению пар мать – детёныш у косаток были получены в ходе наблюдений с исследовательской лодки. Латерализацию оценивали отдельно в каждой из трёх категорий расстояния между лодкой и парой. Анализ однократных наблюдений показал, что при расположении лодки на «далёком» расстоянии от пары (160–180 м), в большинстве перемещающихся пар мать находилась с левой стороны от детёныша (в 19 из 23 пар, 83%;  $z = 2,92$ ,  $p = 0,003$ ). На «промежуточном» расстоянии (10–160 м) пространственной латерализации в парах во время перемещения обнаружено не

было ( $z = 0,55$ ,  $p = 0,585$ ). В то же время, когда на «промежуточном» расстоянии от лодки детёныши проявляли социально-игровое поведение, в большинстве случаев мать находилась от них слева (в 11 из 13 пар, 85%;  $z = 2,22$ ,  $p = 0,022$ ). Если же пара проявляла выраженное избегание лодки, то в большинстве случаев мать находилась справа от детёныша (10 из 11 пар, 91%;  $z = 2,41$ ,  $p = 0,012$ ). На соотношение пар, в которых мать находилась с левой и с правой стороны от детёныша, не оказывало значимого влияния ни присутствие других косаток рядом с парой ( $z$ -тест для сравнения долей,  $Z = 1,19$ ,  $p = 0,234$ ) или их относительное положение (слева/справа;  $Z = 0,33$ ,  $p = 0,738$ ), ни приближение лодки с правой или левой стороны от пары ( $Z = 1,19$ ,  $p = 0,234$ ). 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%;  $z = 2,25$ ,  $p = 0,021$ ). При следовании за старшими детёнышами, в большинстве случаев детёныши располагались так, что партнёр находился слева (14 из 16 пар; 88%;  $z = 2,75$ ,  $p = 0,004$ ).

**Тихоокеанский морж.** Наблюдения за поведением пар мать – детёныш у поверхности воды в прибрежной зоне вблизи лежбища проводили с верхней точки, что позволяло регистрировать выбор детёнышем положения относительно матери. Индивидуальная латерализация была исследована при «спокойном перемещении» пар: большинство детёнышей преимущественно располагались так, что мать находилась от них с определённой стороны (14 из 18 пар, 78%;  $z = 2,12$ ,  $p = 0,031$ ). На групповом уровне детёныши предпочтительно располагались так, что мать находилась слева (одновыборочный  $t$ -критерий,  $t_{17} = 5,69$ ,  $p = < 0,001$ ,  $n = 18$ ). Различий между двумя возрастными категориями (новорожденными 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,  $F_{(11, 5)} = 1,53$ ,  $p = 0,667$ ). Анализ однократных наблюдений за парами во время отдыха показал, что в большинстве случаев детёныши держали мать с левой стороны от себя как при «отдыхе в сонаправленном с матерью положении» (головы особей направлены в одну сторону; 22 из 31 пар, 71%,  $z = 2,16$ ,  $p = 0,029$ ), так и при «отдыхе в противоположном положении» (головы особей направлены в противоположные стороны; 20 из 24 пар, 83%,  $z = 3,06$ ,  $p = 0,002$ ).

**Европейский сайгак.** Однократные наблюдения за кочующими парами мать – детёныш проводили со смотровой вышки или возвышенности, тогда как продолжительные наблюдения для оценки индивидуальной латерализации проводили у водопоя из замаскированного укрытия. Были исследованы как матери с одним детёнышем, так и матери с двойнями. В парах с одним

детёнышем индивидуальная латерализация была исследована в двух типах поведения. При «спокойном перемещении» большинство детёнышей проявляло предпочтение располагаться так, что мать находилась от них с определённой стороны (в 10 из 12 пар, 83%;  $z = 2,02, p = 0,039$ ), а подходя к матери перед «питанием молоком без обхода» (детёныш начинал питание с той же стороны, с которой изначально подошёл к матери) такое предпочтение проявляли все десять исследованных детёнышей ( $z = 2,85, p = 0,002$ ). На групповом уровне было обнаружено предпочтение сайгачат располагаться так, чтобы мать находилась от них с левой стороны («спокойное перемещение»: одновыборочный  $t$ -критерий,  $t_{11} = 5,01, p < 0,001, n = 12$ ; «питание молоком без обхода матери»:  $t_9 = 13,08, p < 0,001, n = 10$ ). На основе однократных наблюдений была проведена оценка латерализации в двух других типах поведения. При «перемещении при кочёвке» (продолжительное активное перемещение пары в одном направлении) в большинстве пар сайгачков располагался так, что мать находилась от него слева (24 из 32 пар, 75 %;  $z = 2,65, p = 0,007$ ). Перед «питанием молоком с обходом матери» (детёныш подходил к матери сбоку, обходил её спереди и начинал питание с противоположной стороны) в большинстве пар детёныш также располагался так, что мать была слева от него (12 из 14 пар, 86 %;  $z = 2,41, p = 0,013$ ).

В случае с двойнями, детёныши, вместе подходя к матери, чаще располагались по одну сторону от неё, чем по разные, как при «спокойном перемещении» (в среднем для всех пар  $\pm$  стандартная ошибка в  $74 \pm 2\%$  случаев, многократные наблюдения; парный двухвыборочный  $t$ -критерий для средних,  $t_{18} = 15,25, p < 0,001$ ), так и при «перемещении при кочёвке» (49 из 67 пар, 73 %, однократные наблюдения); биномиальный критерий,  $z = 3,67, p < 0,001$ ). В обоих типах поведения была обнаружена групповая латерализация – двое детёнышей преимущественно располагались так, что мать была слева от них обоих («спокойное перемещение»:  $W = 162, p < 0,001, n = 19$ ; «перемещение при кочёвке»: в 34 из 49 пар, 69 %;  $z = 2,57, p = 0,009$ ). Был проведён анализ латерализации в ситуациях, когда двое детёнышей одной самки образовывали пару в отсутствии матери. Учитывали только один случай для каждого детёныша. В большинстве случаев детёныш, подходя к другому детёнышу сзади, располагался так, что партнёр был слева от него (15 из 18 пар, 83%;  $z = 2,59, p = 0,008$ ).

**Одичавшая домашняя лошадь.** Латерализация в выборе положения была отдельно проанализирована у детёнышей и матерей на основе продолжительных наблюдений за каждой парой. Во всех исследованных типах поведения у большинства жеребят были обнаружены индивидуальные предпочтения в выборе положения относительно матери: при «отдыхе» (19 из

22 пар; 79%;  $z = 3,20, p < 0,001$ ), «спокойном перемещении» (19 из 24 пар; 79%;  $z = 2,65, p = 0,007$ ; Рисунок 1), 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» (быстром перемещении пары в направлении от источника беспокойства) у семи из восьми исследованных детёнышей было обнаружено предпочтение располагаться с определенной стороны от матери на индивидуальном уровне.

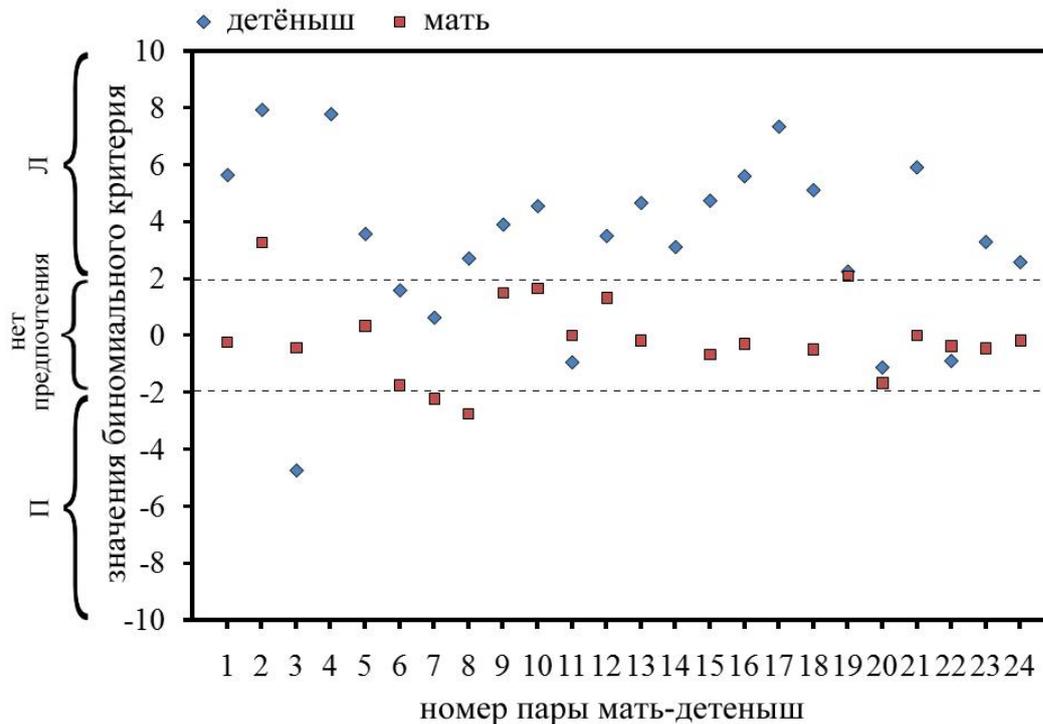


Рисунок 1 – Распределение значений биномиального  $z$ -критерия, отражающих индивидуальные предпочтения у жеребят и матерей одичавшей домашней лошади при «спокойном перемещении». (Л) – предпочтение располагаться таким образом, что другой член пары находится слева, значения более 1,96; (П) – предпочтение располагаться таким образом, что другой член пары находится справа, значения менее -1,96.

Групповая латерализация, а именно предпочтение жеребят располагаться относительно матери так, чтобы она находилась слева, было обнаружено: при «отдыхе» ( $W = 193, p = 0,001, n = 22$ ), «спокойном перемещении» ( $W = 246, p < 0,001, n = 24$ ), «беспокойстве» ( $W = 36, p = 0,008, n = 8$ ), а также перед «питанием молоком без обхода» ( $W = 219, p < 0,001, n = 23$ ) и «с обходом матери» ( $W = 158, p < 0,001, n = 19$ ). Значимых различий в проявлении латерализации между жеребятами разного пола не было выявлено ни в одном из типов поведения ( $U$ -критерий Манна-Уитни,  $p > 0,05$ ). Также не было

обнаружено значимых различий в проявлении латерализации между тремя возрастными категориями жеребят (критерий Краскела-Уоллиса,  $p > 0,05$ ).

Отдельно были исследованы различия в поведении жеребят в разных латеральных положениях относительно матери. Во-первых, было проведено сравнение частоты случаев инициирования детёнышем дружественных социальных взаимодействий с матерью (выкусывание, вылизывание и др.) за равные промежутки времени нахождения жеребёнка с одной и с другой стороны от матери. На групповом уровне жеребята чаще инициировали дружественные взаимодействия с матерью, когда она находилась от них слева (одновыборочный  $t$ -критерий,  $t_{18} = 4,97$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 19$ ). Во-вторых, были рассмотрены случаи пространственного разъединения пары, когда при спокойном перемещении жеребёнок изначально находился сбоку от матери, но затем мать отходила от него вперёд на расстояние более 10 метров. 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 жеребёнка. Отмечали, с какой стороны от детёныша находилась мать непосредственно перед пространственным разъединением. Было проведено сравнение частоты случаев ненамеренного со стороны жеребёнка пространственного разъединения членов пары за равные промежутки времени нахождения жеребёнка с левой и с правой стороны от матери. Было обнаружено, что большинство разъединений происходило, когда мать находилась справа от жеребёнка (парный двухвыборочный  $t$ -критерий для средних,  $t_{19} = 3,65$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 20$ ).

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,  $W = -278$ ,  $p < 0,001$ ).

Дополнительно был проанализирован выбор жеребёнком латерального положения при инициировании взаимного аллогрумминга с другими жеребятами. 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 19 случаев,  $76\%$ ;  $z = 2,18$ ,  $p = 0,027$ ).

Индивидуальные предпочтения кобыл в выборе латерального положения относительно своих жеребят были исследованы в трёх типах поведения. При

«беспокойстве» все 12 исследованных матерей проявляли предпочтение располагаться так, что детёныш находился с определенной стороны от них ( $z = 3,18, p < 0,001$ ). 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%;  $z = 2,58, p = 0,007$ ) и «спокойном перемещении» (17 из 21 пар; 81%;  $z = 2,62, p = 0,007$ ). При «беспокойстве» у матерей было выявлено групповое предпочтение располагаться так, чтобы жеребёнок был слева ( $W = 76, p < 0,001, n = 12$ ), тогда как латерализации при «отдыхе» ( $W = -59, p = 0,097, n = 15$ ) и «спокойном перемещении» ( $W = -48, p = 0,383, n = 21$ ; Рисунок 2) выявлено не было. Пол жеребёнка не оказывал значимого влияния на выбор матерью латерального положения ни в одном из типов поведения ( $U$ -критерий Манна-Уитни,  $p > 0,05$ ). Также не было обнаружено значимых различий в проявлении матерью латерализации по отношению к жеребяткам трёх разных возрастных категорий (критерий Краскела-Уоллиса,  $p > 0,05$ ).

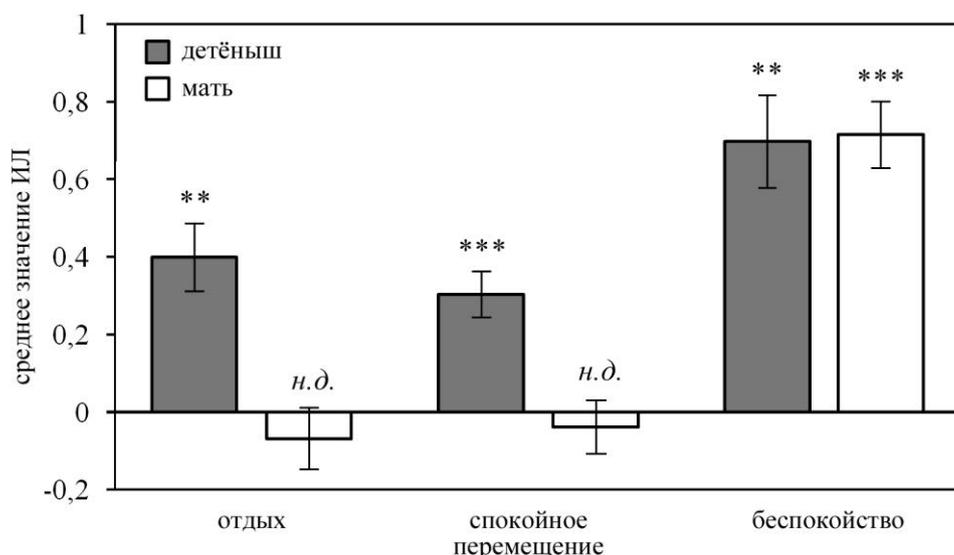


Рисунок 2 – Групповая латерализация у жеребят и матерей одичавшей домашней лошади. Оценка латерализации проведена на основе значений индекса латерализации (ИЛ): положительные значения – расположение так, что другой член пары находится слева, отрицательные значения – расположение так, что другой член пары находится справа. \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; н.д. – нет достоверных различий.

Латерализация также была исследована во взаимодействиях между взрослыми особями. Анализ однократных наблюдений (одно наблюдение от одной особи) показал, что при иницировании взаимного аллогрумминга кобылы предпочитают занимать такое положение в пространстве, чтобы другая особь находилась слева. Такая латерализация была выявлена как при взаимодействиях между двумя кобылами (30 из 43 случаев, 70%,  $z = 2,44, p =$

0,014), так и при взаимодействиях между кобылой и гаремным жеребцом (16 из 17 случаев, 94%,  $z = 3,40$ ,  $p < 0,001$ ).

**Серый кенгуру.** Латерализация была исследована как в поведении детёнышей, так и в поведении матерей. Оценка индивидуальных предпочтений детёнышей на основе продолжительных наблюдений за парами во время «спокойного перемещения» показала, что большинство детёнышей предпочитали располагаться так, что мать находилась от них с определённой стороны (в 14 из 18 пар, 78%;  $z = 2,12$ ,  $p = 0,031$ ). Анализ групповой латерализации показал, что детёныши кенгуру предпочтительно располагались в пространстве так, что мать находилась от них слева ( $W = 161$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 18$ ). Значимых различий в проявлении латерализации между детёнышами разного пола обнаружено не было ( $U$ -критерий Манна-Уитни,  $U = 32,5$ ,  $p = 0,611$ ). На основе однократных наблюдений за индивидуально идентифицированными парами мать – детёныш был проведён анализ латерализации при «беспокойстве» (быстром перемещении от источника беспокойства). В этом типе поведения большинство детёнышей располагались так, что мать находилась от них с левой стороны (в 39 из 51 пар, 76%;  $z = 3,64$ ,  $p < 0,001$ ).

Анализ индивидуальной латерализации у матерей серых кенгуру при выборе латерального положения относительно детёнышей во время «спокойного перемещения» показал, что большинство особей не проявляли предпочтений (10 из 12 пар, 83%;  $z = 2,02$ ,  $p = 0,039$ ). Латерализации на групповом уровне также не было выявлено (одновыборочный  $t$ -критерий,  $t_{11} = 1,67$ ,  $p = 0,123$ ,  $n = 12$ ). Оценка латерализации в поведении матерей при «беспокойстве» была проведена по однократным наблюдениям за каждой пары мать – детёныш. Большинство матерей располагались так, что их детёныш находился от них слева (в 23 из 28 пар, 82%;  $z = 3,21$ ,  $p < 0,001$ ).

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 ( $n = 18$ ) при спокойном перемещении показало, что латеральное положение в паре преимущественно определял детёныш (в среднем в  $68 \pm 5\%$  случаев,  $W = -140$ ,  $p = 0,001$ ).

## Глава 5. Обсуждение

**Предпочтения в пространственном взаиморасположении членов пары как показатель сенсорной латерализации.** В настоящей работе была исследована латерализация в пространственном взаиморасположении членов

пары мать – детёныш у шести видов млекопитающих. Выявленные в работе односторонние предпочтения демонстрируют, что латерализация во взаимоотношениях матери и детёныша не уникальна для приматов (Hopkins, 2004) и проявляется в поведении млекопитающих в природе. Каким образом можно интерпретировать латерализацию пространственных взаимоотношений матери и детёныша? Предпочтение располагаться определённой стороной тела к стимулу обычно отражает латерализованное восприятие животным сенсорной информации о данном стимуле (Sovrano et al., 1999; Austin, Rogers, 2012; Quaresmini et al., 2014). Однако у приматов передние конечности в значительной степени участвуют в поддержании пространственной близости между членами пары мать – детёныш, в связи с чем оставалось не ясным, что определяет латерализацию в расположении детёныша (ребёнка) относительно матери – асимметричное использование передних конечностей или сенсорная латерализация (Harris, 2010). 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 находится преимущественно в её левом поле зрения, и поэтому в обработке зрительной информации, исходящей от ребёнка, преимущественно участвует правое полушарие мозга матери (Sieratzki, Woll, 2002). У исследованных в работе видов односторонние тенденции в расположении особей, вероятно, также связаны с латерализованным зрительным восприятием. Мы исследовали взаимное расположение матери и детёныша, когда они находились в непосредственной близости друг от друга, но без тактильного контакта. Вероятнее всего, члены пары преимущественно использовали зрение для поддержания пространственной близости, хотя исключить участие и других сенсорных модальностей мы не можем. Тем не менее, особенности зрительной системы объектов работы и данные о латерализованном поведении других млекопитающих дают основания предполагать, что выявленные односторонние предпочтения в материнско-детских взаимоотношениях обусловлены зрительной латерализацией. Для всех исследованных видов характерны латеральное расположение глаз и, следовательно, высокая монокулярность зрения, поэтому выбор латерального положения определяет, в поле зрения какого глаза будет находиться другой член пары. 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).

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.

Анализ поведения исследованных видов выявил ряд фактов, подробно обсуждаемых в данной главе диссертации, которые свидетельствуют в пользу предположения о том, что обнаруженная латерализация обусловлена сенсорной латерализацией в материнско-детских взаимоотношениях. К примеру, у белух и косаток было показано отсутствие влияния на проявление латерализации присутствия и латерального расположения (слева/справа от пары) других особей рядом с парой мать-детёныш. Такие результаты указывают на то, что обнаруженная латерализация связана с взаимодействиями внутри пары, а не с асимметричным восприятием других особей одним из членов пары. Другой ряд результатов свидетельствует о том, что выявленная латерализация не объясняется предпочтением детёнышей располагаться у определённой стороны тела матери. Детёныши тихоокеанского моржа при отдыхе демонстрировали предпочтение располагаться так, чтобы мать была слева, как в «сонаправленном положении», так и в «противонаправленном с матерью положении». Детёныши сайгаков и жеребята предпочтительно располагались так, чтобы мать была от них слева, в обоих исследованных вариантах приближения к матери для питания молоком – «с обходом» и «без обхода матери». У всех трёх видов в альтернативных вариантах расположения детёныш в результате оказывался с разных сторон от матери. Если бы детёныш стремился оказаться с определённой стороны тела матери, то направленность латерализации при выборе положения перед питанием с обходом и без него (у сайгаков и лошадей) или при отдыхе сонаправлено и противонаправлено относительно матери (у моржей) различалась бы.

***Роли детёныша и матери в возникновении латерализации.*** В большинстве исследований пространственной латерализации между матерью и детёнышем у приматов наблюдали уже конечный результат – 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. В настоящей работе

были исследованы млекопитающие, детёныши которых в значительной степени пространственно независимы от матери, то есть могут активно выбирать своё положение относительно неё. Это позволило проследить активную роль детёныша в возникновении пространственной латерализации в парах мать – детёныш. Помимо латерализации, мы также обнаружили преимущественную роль детёныша в определении латерального взаиморасположения в принципе. Сравнение частоты, с которой детёныш и мать занимают латеральное положение друг относительно 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 предположить, что доминирующая роль детёныша в определении латерального положения распространяется на всё поведение в целом, так как были исследованы основные типы поведения и наиболее обычный вариант образования латерального взаиморасположения членов пары.

У тихоокеанского моржа и наземных видов, исследованных в работе, мы имели возможность наблюдать выбор латерального положения детёнышем. Кроме того у лошадей и серых кенгуру был исследован выбор латерального положения у матерей. Очевидно существование общих тенденций в проявлении латерализации пространственных взаимоотношений матери и детёныша. Вне зависимости от типа поведения, детёныши предпочитают занимать такое положение в пространстве, что мать оказывается от них с левой стороны. В то же время, латерализация у матерей, а именно предпочтение располагаться так, что детёныш находится от них слева, проявляется только при беспокойстве. На основе результатов собственных наблюдений и анализа данных литературы мы предполагаем, что сходные тенденции демонстрируют и исследованные виды китообразных, у которых мы не имели возможности напрямую проследить, кто (мать или детёныш) выбирает определённое положение относительно другого члена пары.

Детёныши китообразных относятся к «следующему» типу (англ.: «follower»), так как начинают следовать за своими матерями вскоре после рождения (Краснова и др., 2006; Taber, Thomas, 1982; Szabo, Duffus, 2008). Для детёнышей зубатых китов (*Odontoceti*) с раннего возраста характерна сравнительно высокая пространственная независимость от матери (Mann, Smuts, 1998, 1999; Gibson, Mann, 2008; Stanton et al., 2011). Активная роль в пространственных отношениях с матерью, типичная для детёнышей белух

(Краснова и др., 2009; Hill, 2009; 2013), указывает на то, что, скорее всего, латерализованное расположение членов пары, выявленное в работе, возникает преимущественно в результате выбора определённой позиции детёнышем. Латерализация в парах была отдельно проанализирована при «отдыхе», когда мать играла пассивную роль в определении пространственного расположения, а детёныш продолжал перемещаться рядом с ней. Как и при «перемещении», при «отдыхе» матери чаще оказывались с левой стороны от детёнышей. Мы полагаем, 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. Это предположение распространяется и на латерализацию в парах мать-детёныш у косаток, наблюдавшуюся на «далёком» расстоянии (160–180 м) от исследовательской лодки.

На «далёком» расстоянии от лодки у косаток преобладали ситуации, в которых матери находились слева от детёнышей. 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, и демонстрируют предпочтение детёнышей располагаться таким образом, чтобы мать находилась от них с левой стороны. В других категориях расстояния, в которых исследовательская лодка была расположена ближе к паре мать – детёныш, такой латерализации обнаружено не было. На близком расстоянии от лодки, а также при проявлении косатками выраженного избегания лодки, в большинстве пар мать находилась справа от детёныша. Приближение судна может влиять на тип активности косаток и провоцировать использование различных тактик избегания, имеющих явные сходства с поведением других млекопитающих при реагировании на опасность (Williams et al., 2002; 2006; Lusseau et al., 2009). Вероятно, изменения в проявлении латерализации в парах мать – детёныш при сокращении дистанции между лодкой и парой являются отражением поведенческой реакции на потенциальную опасность. 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. 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 полагаем, что, как и у исследованных наземных млекопитающих, у косаток при беспокойстве, связанном с потенциальной

опасностью, матери проявляют предпочтение занимать такое положение в пространстве, при котором детёныш находится от них с левой стороны.

Латерализация в поведении матерей исследованных видов согласуются с предпочтением держать ребёнка (детёныша) с левой стороны известным для человека и других приматов (Manning, Chamberlain 1990). Расположение ребёнка слева от матери способствует поступлению зрительной информации о нём преимущественно в правое полушарие матери (Sieratzki, Woll 1996; Bourne, Todd, 2004). У человека правое полушарие отвечает за восприятие лиц (Brancucci et al., 2009), в том числе за 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). Впоследствии была доказана доминирующую роль правого полушария человека в распознавании лица плачущего ребёнка (Best et al., 1994) и восприятии эмоций на детском лице в целом (Huggenberger et al., 2009). Возможно, у матерей исследованных в работе видов млекопитающих расположение таким образом, чтобы детёныш находился в поле зрения левого глаза в потенциально опасных ситуациях, связано с доминирующей ролью правого полушария в восприятии признаков во внешнем виде и поведении детёныша, отражающих его состояние. Правополушарное доминирование при восприятии лиц других особей не уникально для человека. Более точное узнавание «лиц» знакомых особей своего вида и распознавание эмоций на них 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). Можно предположить, что и у исследованных видов предпочтение держать детёныша в поле зрения левого глаза, проявляющееся при беспокойстве, обеспечивает матери наиболее точное восприятие информации о его состоянии.

Выявленное в работе предпочтение детёнышей держать мать в поле зрения левого глаза, может быть также связано с определёнными преимуществами, обусловленными поступлением зрительной информации о матери преимущественно в правое полушарие мозга детёныша. Неоднократно было показано, что у позвоночных с латерально расположенными глазами, то есть высокой монокулярностью зрения, 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 (MacNeilage et al., 2009; Rosa-Salva et al., 2012). Преимущественная роль правого полушария в контроле многих аспектов социального поведения известна и для бинокулярных видов, в том числе человека (Brancucci et al., 2009). У исследованных в работе видов млекопитающих следование за матерью и своевременное реагирование на изменения в её поведении обеспечивает выживание детёныша. У одичавших лошадей ненамеренные со стороны жеребёнка пространственные разъединения пары происходили реже, когда мать находилась слева от жеребёнка, чем когда мать была справа от него. Можно заключить, что расположение в пространстве таким образом, чтобы мать находилась в поле зрения левого глаза, обеспечивает детёнышам более эффективное поддержание пространственной близости с матерью, чем альтернативные варианты расположения. Кроме того, мы обнаружили, что жеребята чаще инициировали дружественные социальные взаимодействия с матерью, когда она находилась слева, чем когда она была справа. Это, возможно, 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).

***Согласованность латерализации материнско-детских взаимоотношений и других латерализаций социального поведения.*** У четырёх видов были исследованы латерализованные взаимодействия между детёнышами. Было обнаружено, 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. Такие результаты свидетельствуют о том, что латерализация, проявляемая детёнышем при взаимодействиях с матерью, не является специфической реакцией на образ матери, а отражает латерализованное восприятие социальных объектов вообще.

Результаты по одичавшим лошадям демонстрируют согласованность между направленностью социальной латерализации у жеребят и взрослых особей. Мы выяснили, что, инициируя аллогруминг с другими взрослыми членами группы, кобылы чаще располагались так, чтобы другая особь (как кобыла, так и жеребец) находилась с левой стороны, то есть в поле зрения левого глаза. Исследования на одичавших лошадях в Австралии показали сходную тенденцию – при агонистических взаимодействиях особи разного пола предпочитают держать социального партнёра в поле зрения левого глаза (Austin, Rogers, 2012). Такая латерализация обнаружена в двух географически изолированных популяциях одичавших лошадей и согласуется с

латерализацией агонистического поведения у лошадей Пржевальского (Austin, Rogers, 2014). Согласованность результатов разных исследований может указывать на то, что обнаруженные левосторонние предпочтения в социальном поведении лошадей отражают «естественную» поведенческую латерализацию и не связаны с domestikацией.

Предпочтение использовать левый глаз и, соответственно, преимущественная роль правого полушария в различных поведенческих реакциях, связанных с внутривидовыми взаимодействиями особей, описана для многих видов млекопитающих и других позвоночных (Brancucci et al., 2009; Rosa-Salva et al., 2012). Таким образом, обнаруженная в работе латерализация во взаимодействиях детёныша с матерью соответствует типичному паттерну социальной латерализации взрослых животных.

### **Выводы:**

1. Латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша не уникальна для приматов, а характерна также для исследованных видов млекопитающих, у которых конечности напрямую не участвуют в поддержании пространственной близости между особями.

2. Детёныши исследованных видов предпочитают занимать такое положение в пространстве, чтобы мать находилась от них с левой стороны, в различных типах поведения.

3. При проявлении беспокойства матери исследованных видов предпочтительно располагаются так, что детёныш находится от них слева. В исследованных типах поведения, не связанных с беспокойством, матери не проявляют латерализации в выборе положения относительно детёныша.

4. Латеральное взаиморасположение при пространственном объединении пары мать-детёныш у лошади и серого кенгуру преимущественно определяет детёныш.

5. Присутствие и латеральное расположение других особей рядом с парой мать-детёныш не влияют на направленность групповой латерализации во взаиморасположении матери и детёныша у белухи и кошатки.

6. Направленность латерализованного поведения детёныша при взаимодействиях с матерью согласуется с направленностью латерализации: а) при контактах детёныша с другими социальными партнёрами; б) в социальном поведении взрослых особей.

7. У лошади детёныш чаще инициирует социальные взаимодействия с матерью, а пространственные разъединения пары происходят реже, когда мать находится слева от детёныша, чем когда она находится справа от него.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая результаты работы и данные литературы, можно предположить, что пространственная латерализация между матерью и детёнышем распространена среди млекопитающих. Как у приматов (Manning, Chamberlain 1990; Sieratzki, Woll 1996; Bourne, Todd, 2004), так и у исследованных в работе видов, в основе выявленных односторонних предпочтений в поведении матерей и детёнышей, вероятнее всего, лежит доминирующая роль правого полушария мозга в восприятии и обработке социальной информации. Расположение в пространстве каждого из членов пары мать – детёныш таким образом, что информация о другом члене пары поступает преимущественно в правое полушарие, может быть связано с определёнными выгодами для особей. Перспективным направлением дальнейших исследований может стать сравнение различных поведенческих параметров у детёнышей, различающихся по выраженности латерализации в контактах с матерью. 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.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **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.
2. **Каренина, К. А.** Асимметрия социального поведения: левый глаз – правое полушарие / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв // Природа. – 2015. – №12. – С.10–17.
3. **Karenina, K.** Visual laterality of calf-mother interactions in wild whales / K. Karenina, A. Giljov, V. Baranov, L. Osipova, V. Krasnova, Y. Malashichev // PLoS ONE. – 2010. – Vol.5, No.11. – P.e13787.
4. **Karenina, K.** Lateralization of spatial relationships between wild mother and infant orcas, *Orcinus orca* / K. Karenina, A. Giljov, T. Ivkovich, A. Burdin, Y. Malashichev // Animal Behaviour. – 2013. – Vol.86, No.6. – P.1225–1231.
5. **Karenina, K.** Social laterality in wild beluga whale infants: comparisons between locations, escort conditions, and ages / K. Karenina, A. Giljov, D. Glazov, Y. Malashichev // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2013. – Vol.67, No.7. – P.1195–1204.

**Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:**

6. **Каренина, К. А.** Асимметрия положения детёныша по отношению к матери у белухи (*Delphinapterus leucas*) / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв, Е. Б. Малашичев // Сборник научных трудов по материалам седьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Калининград, 11-15 октября 2010). – Калининград: Капрос, 2010. – С.346–348.
7. **Каренина, К. А.** Исследование латерализованного поведения у косаток, *Orcinus orca* в дикой природе / К. А. Каренина // Материалы XVI Санкт-Петербургской Ассамблеи молодых учёных и специалистов (Санкт-Петербург, 15 декабря 2011). – СПб: ЦОП РГГМУ. – С.74.
8. **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, Е. Б. Малашичев // Сборник научных трудов по материалам седьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Суздаль, 13-16 сентября 2012), Т.1. – М.: Совет по морским млекопитающим, 2012. – С.281–284.
9. **Каренина К. А.** Асимметрия пространственного взаиморасположения матери и детёныша у сайгака (*Saiga tatarica*) / К. А. Каренина, А. Н. Гилёв, Е. Б. Малашичев // Материалы 3-й научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 14-18 апреля 2014) . – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. – С.47.