



Санкт-Петербургский городской Дворец творчества юных

ЭБЦ «Крестовский остров»

Лаборатория экологии и биомониторинга «ЭФА»

**Использование показателей моторной асимметрии у
бобров *Castor fiber* для оценки готовности животного к
выпуску в естественную среду**

Автор:

Бабурина Евгения Константиновна

11 класс, школа ЛНМО

тел.: 89818306823

Руководитель:

Гилёв Андрей Николаевич,

к.б.н., старший преподаватель

кафедры зоологии позвоночных СПбГУ

Санкт-Петербург

2019

Оглавление

1. Введение	2
2. Цель работы.....	3
3. Обзор литературы.....	3
4. Характеристика объекта исследований, обоснование выбора объекта исследования.....	11
4.1 Характеристика среды обитания	13
5. Методы исследования.....	13
6. Результаты и обсуждение.....	15
7. Выводы и рекомендации	20
8. Благодарности	21
9. Список литературы	21
10. Приложения.....	24
Приложение 1. Кодировка действий для быстрой записи	24
Приложение 2. Карты-схемы заповедника с указанием мест установки систем видеонаблюдения	25
Приложение 3. Иллюстрации	28
Приложение 4 Таблицы данных	42
Приложение 5. Словарь терминов.....	66
Приложение 6.Список сокращений и условных обозначений	69

1. Введение

Функциональная асимметрия нервной системы – одна из общих черт позвоночных животных, проявляющаяся в виде латерализованного поведения, такого, как, например, одностороннее предпочтение в использовании конечностей и органов чувств (Бианки 1985; 1989). Наличие асимметрии в использовании конечностей является отражением нормального функционирования мозга животных в контексте уровня стресса. Содержание в ограниченном пространстве без возможностей манипулятивной и строительной деятельности приводит к когнитивной депривации животных, что сказывается на проявлении, в том числе, моторной асимметрии. Для животных со сложной манипулятивной активностью это значимо при выпуске. Влияние условий среды на показатели мануальной деятельности бобров *Castor fiber* ранее не изучалось. Исследование латерализации поведения, в т.ч. рукости – удобный, неинвазивный, эффективный и быстрый тест для анализа влияния среды на поведенческие особенности животных.

2. Цель работы- изучение моторной асимметрии передних конечностей у европейского бобра *Castor fiber L* и влияния на неё различных факторов (положения тела, типа пищи, условий содержания).

Задачи:

1. Провести наблюдения за бобрами *Castor fiber*, содержащимися в условиях Бобрового питомника Воронежского биосферного заповедника, включая частичную фотофиксацию
2. Провести анализ записей камер видеонаблюдения из природных биотопов Воронежского государственного биосферного заповедника
3. Описать латерализацию у животных данного вида на примере передних конечностей на индивидуальном и групповом уровне
4. Определить влияние условий среды на направленность и степень латерализации.
5. Определить статус бобра как занимающего промежуточное положение между квадропедальными и бипедальными видами млекопитающих в аспекте латерализации в использовании передних конечностей либо опровергнуть его
6. Определить возможность использования бобра в качестве удобной модельной группы для изучения моторной латерализации в дальнейших исследованиях для выявления связи между успехом в кормодобывающем поведении животных и уровнем латерализованного поведения
7. Уточнить возможность использования Унимануального Коэффициента Малашичева в исследованиях мануальных предпочтений грызунов
8. На основе полученных данных составить ранжированный список особей по оптимальности состояния для выпуска
9. Разработать рекомендации по оценке готовности животных к выпуску с учётом показателей латерализации.
10. Разработать рекомендации по обогащению среды бобров, содержащихся в неволе.
11. Уточнить возможность использования стандартной тестовой кормушки для определения латерализованности взрослых особей бобра

3. Обзор литературы.

Исследования Ф. Ноттеба на канарейках и последующие опыты Роджерс и Дендерберга на курицах и крысах показали, что левое и правое полушария участвуют в осуществлении различных функций неодинаково. Это дало толчок к целому ряду изысканий в этой области. На основании полученных данных была сформулирована модель Бианки. Согласно модели Бианки, правое полушарие вначале синтезирует, а затем анализирует информацию, что является дедуктивной стратегией. Левое полушарие вначале анализирует, а потом синтезирует информацию-индуктивная

стратегия (Бианки, 1985, Rogers, 1980). Дальнейшие исследования выявили динамический характер межполушарной асимметрии. Функция, которая может осуществляться обоими полушариями, находится под доминирующим влиянием одного из полушарий, в зависимости от процесса, то есть специализация полушарий не является абсолютной. Кроме того, переход из состояния комфорта в состояние стресса может вызывать смену полушарного доминирования (Фокин, 2007). Объяснение данным явлениям может дать гипотеза, изложенная А.С. Батуевым. Согласно ей, специализация полушарий позволяет минимизировать дублирование одних и тех же функций. Таким образом, кора может обрабатывать одновременно различные потоки информации (Батуев, 2002). Эта концепция получила подтверждение уже после смерти академика Батуева - в экспериментах Роджерс особи с латерализованным мозгом эффективнее, чем нелатерализованные, справлялись с многозадачными ситуациями (к примеру, процесс поиска пищи и избегания хищника) в условиях, приближённых к естественным (Rogers, 2013).

Все современные публикации можно разделить на два направления- изучение латерализации восприятия (сенсорная латерализация - например, зрительная, слуховая, ольфакторная) и латерализации моторных функций.

Сенсорная латерализация связана с функциональной асимметрией органов чувств, а значит и неодинаковую восприимчивость, в этом направлении ведутся исследования на костных рыбах, амфибиях, млекопитающих, рептилиях и птицах. В качестве стимулов используются враги, ориентиры, детёныши, пищевые объекты. Большая часть статей касается определения более выраженной реакции на стимул, попавший в поле зрения одного из глаз.

Моторная латерализация проявляется в неравном участии левой и правой половин тела в движении. Примерами может быть асимметричное использование парных конечностей для захвата пищи, груминга или обороны (млекопитающие), преобладание той или иной поз отдыха (птицы, рептилии), использование конечностей при переворачивании из неудобной позы (черепахи). Исследованы такие явления, как асимметричные издавания сигналов грудными плавниками у сомов *Ictalurus punctatus*, ощупывание субстрата грудными плавниками гурами *Trichogaster trichopterus*. Смахивание кусочка бумаги с головы изучено на большой группе амфибий - серая жаба *Bufo bufo*, жаба ага *B. marinus*, гладкая шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*, обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*, зелёная жаба *Bufo viridis*, украшенная рогатка *Ceratophrys ornate*, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, голубая квакша *Litoria caerulea* (Малашичев, 2006). Из рептилий были исследованы балканские черепахи *Testudo hermanni*, зелёные суповые *Chelonia mydas*, оливковые черепахи Ридли *Lepidochelys olivacea*, кожистые черепахи *Dermochelys coriacea* (Малашичев, 2016). Исследования моторных предпочтений у птиц были проведены на попугаях Psittaciformes, курообразных Galliformes, водоплавающих, соколообразных Falconiformes, совах Strigiformes,

страусообразных *Struthioniformes*, однако наиболее убедительные результаты были получены на большеклювых воронах *Corvus macrorhynchos* (Гилёв, 2011).

Проявление латерализации моторных функций отличается у разных видов, а иногда даже у одних и тех же особей в зависимости от осуществляемого действия (McNeilage, 2007)

Морфологи, со своей стороны, дополняют данные о функциональной асимметрии данными по структурной асимметрии коры мозга, в том числе с использованием данных МРТ, все данные работы выполнены на приматах. К примеру, у праворуких белых саймири *Saimiri sciureus* представительство правой передней конечности в левом полушарии крупнее и имеет более сложную пространственную организацию, чем в правом полушарии, у саймири-левшей картина была противоположной (Nudo, 1992). У шимпанзе-правшей *Pan troglodytes* область моторной коры, отвечающая за координацию движений верхних конечностей, была крупнее в левом полушарии, также была положительная корреляция между выраженностью морфологической асимметрии полушарий и степенью предпочтения одной из конечностей (Hopkins, 2001).

Не до конца решённым остаётся вопрос о причинах половых различий в моторных предпочтениях животных. Ранее бытовавшая гипотеза Бианки о дифференцированном гормональном влиянии в более поздних работах подтверждения не нашла и на первое место выходит гипотеза, связанная с половыми различиями в размере мозолистого тела (Pfanckuche, 2009; Phillips, 2007)

Таким образом, исследования в данной области достаточно актуальны. Если приматы, лабораторные грызуны и сумчатые были изучены достаточно подробно в плане моторной асимметрии, а копытные и птицы - в плане сенсорной, то дикие крупные грызуны являются достаточно новым и интересным объектом в этой области, учитывая разнообразие в их поведении и моторике.

Так как употребление выражения “рукость” у животных ограничено в основном приматами, исследователи применяют в отношении других млекопитающих либо термин “предпочтение конечности”-“limb preference” либо “мануальное предпочтение”- “manual preference”. Латерализация функций может проявляться у отдельных особей (индивидуальный уровень), у большого числа особей в исследуемой популяции (групповой уровень), а также на видовом уровне, хотя в этой области исследования пока очень фрагментарны (Бианки, 1985).

Больше всего статей посвящено, конечно, приматам – опубликованы статьи, касающиеся более 30 видов приматов, а также сумчатых (*Marsupialia*) различных видов (Гилёв, 2014). Среди однопроходных лишь одна работа посвящена проехиднам Брюйна *Zaglossus bruijni* и проехиднам Бартона *Zaglossus bartoni* (Giljov et al., 2015). Среди плацентарных, не относящихся к приматам, латерализация в использовании конечностей описана у копытных: овцебыков *Ovibus moschatus*, домашних лошадей, ослов и северных оленей (Rogers, 2013). Было проведено исследование и по антилопам Намибии в 2018 г, однако его результаты пока не опубликованы (Малашичев, устное

сообщение). У рукокрылых исследования проводились на обыкновенных длиннокрылах *Miniopterus schreibersii* (Zucca, 2010). Данные о латерализованном использовании конечностей у хищных (Carnivora) противоречивы вследствие большого разнообразия методик примененных при исследовании этой группы млекопитающих, однако материал собран очень объёмный. Исследованы домашние кошки *Felis silvestris catus*, львы *Pantera leo* в неволе, домашние собаки *Canis familiaris*, в природе исследованы кермодские медведи *Ursus americanus kermodei* (Zucca, 2011). Также опубликована работа, показывающая предпочтение правой передней конечности при пищевом поведении у атлантических моржей *Odobenus rosmarus rosmarus* (Levermann, 2003). Известно асимметричное использование грудных плавников у горбатых китов *Megaptera novaeangliae* и у индийских афалин *Tursios aduncus* (Sakai, 2006)

Что касается грызунов, то исследования проводились как на лабораторных видах – мышь домовая *Mus musculus*, так и на диких популяциях- мышь полевая *Apodermus agrarius*, серая крыса *Rattus norvegicus*, монгольская песчанка *Meriones unguiculatus* (Сташкевич, 2013). Лишь одно исследование было посвящено руконости бобров и не показало наличие у них индивидуальных предпочтений передней конечности при пищевом поведении (Герман, 1973). К сожалению, статья А.Л. Герман, во многом опередившая своё время в плане сделанных выводов, судя по всему, не была доложена на международных конференциях и не была переведена на английский язык, вследствие чего не цитируется в более поздних работах.

В последнее время основным направлением изучения предпочтений в использовании конечностей становится изучение взаимосвязи между проявлением латерализации и когнитивными способностями животных, а также адаптивное значение латерализации (Rogers et al., 2013).

Исследование предпочтений в использовании конечностей млекопитающих включает в себя эксперимент (в лаборатории, в зоопарке) и наблюдение (как в неволе, так и в естественных условиях).

Самый распространённый экспериментальный метод – животному предлагают небольшой кусочек корма и отмечают, какой конечностью корм взят, если же корм можно взять без помощи конечностей или двумя сразу, кусочек помещают в ёмкость с узким отверстием, позволяющий использовать лишь одну конечность. Модификацией опыта является расположение пищи на разных уровнях, так чтобы её можно было взять и различных положений-бипедального либо квадропедального (Гилёв и др., 2016).

Наблюдение в природе включает в себя сбор данных с видеофиксацией, идентификацию особей, объединение данных по каждой особи, статистическое сравнение предпочтения, статистическая оценка влияния факторов на проявление асимметрии.

Экологическое значение латерализации. Современные исследования рассматривают вопросы эволюции, адаптивного значения, нервных механизмов регуляции латерализации. Высокая распространенность феномена латерализованного поведения у позвоночных животных может быть объяснена теми преимуществами, которые связаны с разделением функциональной нагрузки на конечности, что приводит как к повышению эффективности в выполнении действий в целом, так и к понижению затрат времени на инициацию действия и его координацию. Ряд исследований на плацентарных и сумчатых показал, что экологические характеристики вида, в особенности локомоторные адаптации, являются ведущим фактором, определяющим проявление мануальной латерализации (Гилёв, 2016).

Благодаря функциональной асимметрии повышается эффективность работы мозга посредством разделения задач между полушариями, обеспечивая одновременную обработку информации разными стимулами. Разные группы ученых подтверждают благодаря экспериментам, что особи с латерализованным мозгом эффективнее справляются с ситуациями, когда необходимо осуществлять одновременно два разных типа процессов, например поиск пищи и избегание хищника, чем нелатерализованные особи (Rogers et al., 2004; Гилев, 2016). Кроме того, существует точка зрения А. С. Батуева (2002), согласно которой межполушарная функциональная асимметрия обеспечивает способность системы к саморегуляции: полушария мозга способны автономно контролировать работу друг друга (Гилёв, 2016).

Ключевыми вопросами в исследованиях поведенческой латерализации по-прежнему являются: адаптивное значение латерализованного восприятия мира, окружающей среды, а так же причины возникновения специализации функций левого и правого полушарий мозга. При изучении латерализованного поведения как способа взаимодействия с окружающей средой ученые часто обращаются к сенсорной латерализации, к латерализованному восприятию особенностей окружающего пространства и друг друга внутри вида (Каренина, 2016).

Сенсорная латерализация в различных группах позвоночных широко распространена, что указывает на преимущества наличия латерализации, превышающие возможные недостатки (Rogers, 2002). В то же время асимметрия сенсорного восприятия имеет свои недостатки. Низкая восприимчивость некоторых стимулов с «не предпочитаемой» стороны (то есть с той стороны, которая противоположна стороне, информация с которой поступает в полушарие, которое специализируется именно на обработке информации данного стимула) может потенциально снизить успех выживания особи. Например, по данным нескольких групп учёных, предположительно может делать поведение жертвы предсказуемым для хищника менее выраженная реакция избегания опасности при приближении хищника с определённой стороны для большинства особей вида (Vallortigara, Rogers, 2005; Vallortigara et al., 2011).

Выгоды латерализации объясняют несколько гипотез. По одной из них существует предположение, что латерализация увеличивает «ёмкость» мозга, так как одно из полушарий освобождается для выполнения каких-либо функций благодаря специализации второго полушария на других определённых функциях (Levy, 1977). Мозг обладает высокой компактизацией благодаря отсутствию полного дублирования функций в двух полушариях, позволяющих «экономить» нервную ткань (Levy, 1977; Vallortigara et al., 2011). Согласно другой гипотезе, у животных с латеральным расположением глаз избежать одновременного инициирования несовместимых поведенческих реакций на стимулы, видимые левым и правым глазом, возможно благодаря доминированию одного из полушарий (Каренина, 2016).

На данный момент одной из наиболее исследованных гипотез о преимуществах, связанных с латерализацией, является гипотеза о «параллельном процессинге» (англ. «parallel processing»). Концепция гипотезы такова, что латерализация обеспечивает возможность параллельной обработки информации разных стимулов одновременно в двух полушариях, что способствует одномоментному осуществлению нескольких функций в мозге (Rogers, 2000; 2002). Считается, что животное способно фокусировать своё внимание только на ограниченном числе задач в один момент времени (Dukas, 2004). В большей части исследований, посвящённых ограниченному вниманию («limited attention hypothesis»), исследуется «компромисс» («trade-off») между бдительностью к опасностям и питанию, поскольку пищевое поведение занимает большую часть внимания животного, отвлекая от контроля за собственной безопасностью (Каренина, 2016). Например, возможное влияние латерализации на одновременный контроль за питанием и бдительностью к опасностям изучено в эксперименте на примере цыплят домашней курицы (*Gallus gallus domesticus*). Были отобраны особи с сильной и слабой выраженностью латерализации мозга в две группы. Животных протестировали на способность распознавания пищевых объектов среди непищевых при одновременном реагировании на модель хищной птицы, имитирующей приближающегося хищника. В ходе эксперимента обнаружено, что сильно латерализованные цыплята лучше выполняли обе задачи, чем цыплята со слабой латерализацией (Rogers et al., 2004; Каренина, 2016). Аналогичные различия между слабо и сильно латерализованными особями показаны и для других видов птиц (Гилёв и др., 2016), кроме того гипотеза о связи между латерализацией и способностью к «параллельному процессингу» была подтверждена и на костных рыбах. У рыб наблюдали «комплементарное» разделение ролей между системой системы правый глаз – левое полушарие и левый глаз – правое полушарие. Такое разделение ролей может иметь для рыб адаптивное значение. Рыбы, перемещающиеся небольшими стаями, держат конспецификов в поле зрения одного из глаз, в то же время другим глазом могут контролировать окружающее пространство на предмет приближения хищника с «незащищённой» конспецификами стороны (Каренина, 2016). Все эти факты подтверждают то, что в целом латерализованные животные эффективнее справляются с выполнением нескольких задач

одновременно, что подтверждается в исследованиях и на человеке. Выявлено, что с одновременной реализацией двух различных функций успешнее справляются те люди, у которых эти функции выполняются разными полушариями - латерализованы (Каренина, 2016).

Сенсорная латерализация, как и моторная, может проявляться на двух разных уровнях: индивидуальном (у конкретной особи) и популяционном (Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005). В случае латерализации на популяционном уровне одинаковая направленность асимметричного восприятия определённого типа стимулов характерна для большинства особей популяции. Популяционная латерализация характерна для большинства исследованных в определённом аспекте видов позвоночных (MacNeilage et al., 2009). На данный момент остаются неизвестными причины возникновения популяционных трендов в латерализованном восприятии, хотя повышенная эффективность работы мозга может объяснять возникновение латерализации на индивидуальном уровне (MacNeilage et al., 2009).

На современном этапе исследований активно разрабатывается гипотеза о популяционной латерализации как эволюционно стабильной стратегии (англ.: «evolutionarily stable strategy»). Ровно тридцать лет назад нейробиологом Лесли Роджерс было выдвинуто предположение о том, что необходимость координировать поведение во время социальных взаимодействий возникает из-за единообразия направленности латерализации между особями (Rogers, 1989; Каренина, 2016). Позднее было показано при помощи математического моделирования, что в контексте взаимоотношений хищник – жертва популяции с неравным соотношением особей с правосторонней и левосторонней латерализацией могут по какому-либо признаку быть эволюционно стабильны при условии группового образа жизни жертвы (Vallortigara, 2004). В последствии изучение данной модели выявило, что преобладание единой направленности латерализации в популяции может являться эволюционно стабильной стратегией исключительно в контексте социальных взаимоотношений. Но эволюционно стабильной стратегия может быть без учёта взаимоотношений хищник – жертва, при условии, что для вида характерно преобладание синэргетических (кооперативных) взаимодействий над антагонистическими. Согласно гипотезе эволюционно стабильной стратегии (Vallortigara, 2011; Каренина, 2016) латерализация на популяционном уровне должна проявляться наиболее выражено между особями и у высоко социальных видов животных во время социальных взаимодействий (Vallortigara, Rogers, 2005;).

У шимпанзе и западных равнинных горилл (*Gorilla gorilla*) при осуществлении каких-либо действий передними конечностями выявлено предпочтение держать других особей группы с левой стороны от себя. Приматы не могли внимательно наблюдать за конспецификами потому, что манипулятивная деятельность требует внимания. По этой причине авторы считают, что латерализация во взаимном расположении особей при манипулировании имеет важное адаптивное значение (Каренина, 2016). Оптимизировать распознавание социально-значимой информации может

восприятие конспецификов преимущественно правым полушарием (получающим информацию из левого зрительного полуполя), что обеспечивает более точное индивидуальное распознавание особей, происходит упрощение правильной оценки эмоций, выражаемых другими особями (Каренина, 2016). При этом, при таком асимметричном расположении, особь для конспецификов делает левую, сильнее отражающую эмоции, половину своего лица лучше видимой, что возможно способствует правильному восприятию состояния животного другими особями (Каренина, 2016).

У двух видов мангабеев (*Cercocebus torquatus* и *Lophocebus albigena*) при исследовании взаимного расположения особей было обнаружено, что члены группы приближаются преимущественно слева к особям с высоким иерархическим статусом (Каренина, 2016). Учёные предполагают, что данная поведенческая латерализация могла возникнуть из-за правополушарного, асимметричного, распознавания знакомых особей у приматов. Считается, что низкоранговые особи, предпочитают находиться в левом поле зрения доминирующей особи для большей вероятности быть узнаваемым, чтобы избежать агрессивной реакции (Каренина, 2016).

В работе М.М. Семичаевской также упоминается, что латерализация у бурых медведей *Ursus arctos* L поддерживается естественным отбором и сохраняется в популяции, и, следовательно, несет в себе определенные выгоды для выживания и размножения (Семичаевская, 2019).

Что касается синантропизации и доместификации как самостоятельного комплексного экологического фактора, оказывающего влияние на поведение животных, больше всего исследований касается серых крыс, ослов, диких и прирученных рыжих лис и кур (см обзор Lawler, 2012). В целом животные, проживающие рядом с человеком, характеризуются пониженной реактивностью. Это объясняется обеднением среды обитания и сокращением “личного пространства.

Сравнительный анализ мануальных предпочтений у животных, обитающих в естественной среде и у зоопарковских животных производился неоднократно. В случае с кенгуру и валлаби нахождение в зоопарке снизило степень латерализованности (Гилёв, и др., 2016). Авторы объяснили это снижением разнообразия активности животных в условиях неволи. В случае с обезьянами, наоборот, степень латерализованности у животных зоопарка была выше (Marchant, 1996), что по мнению исследователей объясняется большим числом обогащающих среду игрушек у животных данного зоопарка. У азиатских слонов заметных различий между природными и невольными популяциями не выявлено (Giljov et al., 2017).

Основными факторы, влияние которых на выраженность предпочтения конечности были подтверждены неоднократно:

1. пол (Бианки, 1985;Phillips,2007)
2. возраст (Леутин, 2005 ;MacNeilage, 2007)
3. характер действий (Hopkins,2001; MacNeilage, 2007)

4. положение тела (Hopkins,2001;MacNeilage, 2007)

5. условия среды, в том числе факторы стресса (Hopkins,2001;Гилёв, 2014)

С начала XXI века различными учёными в исследованиях латерализации предпринимаются попытки не только оценить адаптивное значение предпочтений в использовании конечностей, но и возможное влияние таких предпочтений на взаимодействие животного с окружающей средой (Rogers, 2009; Гилёв и др., 2011). Исследователи сконцентрировали своё внимание на различиях в поведении правой и левой (Rogers, 2009), взаимосвязи между проявлением предпочтения конечности и когнитивными способностями особи. Кроме того, в последние годы всё чаще исследователи отказываются от исследований латерализованного поведения животных в неволе, проводя их в природе, где условия среды оказывают непосредственное влияние на поведение (Гилёв, 2014; Каренина, 2016).

В ряде работ отмечается, что латерализованные особи лучше справляются со сложными заданиями, что даёт им преимущество, значимое для выживания и размножения. Подобный результат получен для ряда рыб, личинок муравьиных львов, восьми видов попугаев Австралии, кошек, шипанзе, игрунок, однако на собаках подобная гипотеза не подтвердилась (Marshall-Pescini, 2013, Dadda, 2006, Kurvers, 2017, Lorincz, 1996, McGrew, 1999, Piddington, 2013)

В настоящее время наиболее свежим и полным исследованием по латерализации у бобров является статья А.Л. Герман, опубликованная в 1973 году по материалам, собранным в 1958 году в Воронежском бобровом питомнике, ныне не оцифрованная.

В целом грызуны, не подвергались систематическому исследованию, кроме исследований на мелких мышевидных грызунах (Сташкевич, 2013), так как традиционно модельной группой для изучения асимметрии использования конечностей у млекопитающих служили приматы (Hopkins, 2006; Ströckens et al., 2013) В работе впервые исследуется влияние на степень моторной латерализации условий обитания в диапазоне от наиболее ограниченных условий (загоны) до естественных (особи в природе).

4. Характеристика объекта исследований, обоснование выбора объекта исследования

Бобр как интереснейший биологический вид, издавна является объектом пристального внимания исследователей. Во многих регионах, в которых бобр к началу XX века был полностью истреблён, численность его была полностью восстановлена в результате реинтродукции в 1939-1980. С этой целью, например, в 1934 году, первые 8 бобров из Воронежского заповедника были выпущены в р. Чуну на территории Лапландского заповедника, в 33-40 выпуск 67 бобров на пределе

его исторического ареала (Кольский полуостров); в 1952-1964— выпущено 577 животных в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях. Помимо реинтродукции за счёт бобров Воронежского заповедника и Воронежского бобрового питомника, население бобров некоторых регионов, таких как Карелия и Ленинградская область, увеличилось также и за счёт миграции из соседней Финляндии канадского бобра *Castor canadensis*. Быстрому распространению животных способствовали особенности гидрографии Карелии и Карельского перешейка, распределение и значительные запасы основных кормов, а также дополнительные выпуски здесь животных, отловленных на северо-западе республики. (Данилов, 2009)

В связи с восстановлением численности речного бобра в Европе, в настоящее время активно изучаются результаты воздействия этого вида на почвы, растительность, беспозвоночных и рыб, а также на другие компоненты экосистемы. При этом воздействие этого ключевого вида было признано сходным с воздействием инвазионных видов. Жизнедеятельность бобров является решающим фактором в поддержании организации и разнообразия сообщества, в которое они входят. Вызываемые бобром преобразования приводят к регулярным скачкообразным изменениям, возвращающим экосистему в данном месте на уже пройденную стадию. Деятельность бобров преобразует экосистему малых водоёмов и стабильно поддерживает ее в новом состоянии продолжительное время, поэтому бобра принято считать ключевым видом в этой экосистеме (Данилов, 2009).

За последние годы состояние и размещение ресурсов бобров на Евразийском континенте изменилось кардинально: общая численность превысила 625 тысяч особей, а число европейских стран, на территории которых есть бобры, увеличилось почти вдвое. Такое резкое увеличение численности бобра путём интродукции его привело к тому, что степень синантропности данного вида в последние 50-60 лет резко возросла и грызун занял территории с высокой степенью антропогенного воздействия. Это привело к некоторым изменениям в поведении бобров (Давлетов, 1998,1999).

В Воронежском государственном биосферном заповеднике созданы условия для того, чтобы за короткое время собрать информацию как о бобрах природных биотопов, так и о бобрах.

С точки зрения локомоции бобры также являются весьма удобным и интересным объектом для изучения степени латерализации. Во-первых, это крупные грызуны, и их действия удобно наблюдать и фиксировать, в отличие от, например, мышевидных грызунов. Во-вторых, для животных этого вида характерны сложные движения в ходе добывания корма и построения сооружений, при этом бобр чередует квадропедальное и бипедальное положение тела. Манипуляционная деятельность бобров качественно разнообразна, его грудные конечности полифункциональны (по разнообразию движений бобр превосходит полёвку, барсука, однако уступает серой крысе и еноту), (Willsson,

1971) . Как правило, в действиях бобра преобладают манипуляции, проводимые грудными конечностями совместно с ротовым аппаратом (Фабри, 1984).

4.1 Характеристика среды обитания

Территория заповедника расположена на границе Воронежской (Верхнехавский район) и Липецкой (Усманский район) областей и занимает северную половину островного лесного массива — Усманского бора. Географические координаты находятся в пределах 51°52'– 52°02' северной широты и 39°21'– 39°47' восточной долготы. Площадь заповедника 31053 га.

В **бобровом питомнике** бобры проживают по двое в шедрах полуводного типа (см. Приложение), поголовье составляет 41 голову. Также два бобра проживают в бобронариуме повышенной комфортности. Ещё два бобра в течение трёх лет проживали в бобронариуме повышенной комфортности и переведены в загон (шед) несколько месяцев назад.

5. Методы исследования

В соответствии с общепринятой методикой изучения животных в неволе наблюдения проводились в нескольких типах поведения: питании из квадроциального положения тела, питании из бипедального положения тела, опоре в трипедальном положении, взаимном груминге, аутогруминге (чистке себя) и других (Giljov et al., 2015). Для оценки латерализации при аутогруминге учтены унимануальные движения направленные на чистку носа, хвоста и живота, осуществлявшиеся бобром из бипедального положения тела. Положение лёжа на спине или в момент заплыва условно регистрировалось как нульпедальное. Использование одной конечности регистрировалось, только если перед началом аутогруминга животное свободно держало обе передние конечности над поверхностью земли и не использовало их для выполнения каких-либо действий. Получено не менее 15 актов использования конечности от каждой особи, включая акты использования обеих конечностей одновременно. Результаты детёныша младше одного года (1 особь) фиксировались отдельно и в общий расчёт не шли. Для актуализации рукости использована проба с кормом в коробке. Все полученные данные внесены в таблицы установленного образца с помощью кодировок. Для установления причин расхождения в полученных нами данных с данными А.Л. Герман за 1958 год были проанализированы архивы бобрового питомника, включая дневники наблюдений, рационы содержащихся там животных.

Для получения достаточного числа актов использования конечностей бобров в природе были проанализированы видеозаписи, сделанные старшим научным сотрудником заповедника А.А. Мишиным в период с 2014 по 2019 год с помощью аппаратуры скрытого автоматического видеонаблюдения (см. Приложение).

Проявление латерализации оценивали на двух уровнях: индивидуальном (предпочтения отдельных особей) и групповом (односторонний тренд в исследуемой выборке). Предпочтение на индивидуальном уровне оценивали с помощью биномиального критерия (z).

Оценка предпочтений при использовании передней конечности на групповом уровне проводилась по широко применяемому в исследованиях латерализованного поведения индексу руконости - ИР (в англоязычной литературе – «handedness index») (Braccini et al., 2010). Индекс руконости в каждом типе поведения вычисляли по формуле: $ИР = (Л - П) / (Л + П)$, где **Л – число актов использования левой конечности; П – число актов использования правой конечности.**

Значения ИР варьируют от - 1 до + 1, отражая направленность асимметрии: отрицательные значения ИР отражают правостороннюю асимметрию, положительные значения индекса отражают левостороннюю асимметрию, в то время как значения близкие к нулю указывают на отсутствие асимметрии в предпочтении одной конечности (Гилёв, 2016). Расчёт индивидуальных ИР проводился у особей с числом унимануальных действий больше 10. Для оценки степени асимметрии без учета направления был использован модуль ИР (Гилёв и др., 2016).

Проверка нормальности распределения индексов оценивалась с помощью теста Колмогорова-Смирнова. Оценку групповой латерализации (группового тренда) в использовании конечностей для каждого вида производили с помощью одновыборочного критерия знаковых рангов Уилкоксона (Wilcoxon, 1945). Сравнение показателей по особям в трех вариантах содержания оценивалось с помощью теста Краскелла-Уоллеса или однофакторного дисперсионного анализа. Также был подсчитан для всех бобров в числом манипуляций лапами более 15 коэффициент мануальности УКМ (Унимануальный коэффициент Малашичева), показывающий выраженность действий одной лапой в поведении особи. бобры - известны своими сложной манипулятивной активностью, однако насколько разделяются функции между конечностями не известно. Описано даже использование инструментов для социальных демонстраций, более типичное для приматов (Thomsen и др., 2007.). До сих пор не понятно насколько часто они пользуются одной лапой или в основном выполняют манипуляции двумя. УКМ - удобный коэффициент для описания вклада унимануальных действий в общую манипулятивную активность (Малашичев, личное сообщение).

$УКМ = (Л + П) / (Л + П + Б) * 100\%$, где **Б - число актов использования одновременно двух конечностей.**

Взаимосвязь ИР и УКМ была проанализирована с использованием корреляции Пирсона.

Статистический анализ произведён с использованием пакетов статистического анализа GraphPad Prism 8 и с помощью онлайн калькулятора <http://vassarstats.net/binomialX.html>).

6. Результаты и обсуждение

В ходе выполнения работы в период с 14 июля по 26 июля 2019 были проведены наблюдения за 42 бобрами, всего примерно 130 часов. Данные первых 8 часов наблюдений были исключены из подсчётов, так как животные адаптировались к присутствию исследователя. Клички были даны случайным образом, однако так, чтобы описывать индивидуальные особенности животных и облегчать индивидуальную идентификацию. Животные, содержащиеся в наиболее приближенных к естественным условиям (с полноценным рационом и строительной деятельностью), а также животные, содержащиеся в таких условиях более года, но в данный момент содержащиеся в шедрах, отмечены в таблицах значком F. Результаты размещены в Приложении в табличной форме, однако наиболее важные суммирующие таблицы приведены в тексте.

Из-за того, что бобры избегали проявления унимануальности при кормлении, был поставлен классический эксперимент с коробкой, отверстие в которой не позволяет просунуть обе лапы одновременно. Это позволило получить данные по вынужденно-унимануальным манипуляциям с кормом, а также по использованию в данном случае обеих лап (трясёт коробку, пока корм не станет доступным). Наши наблюдения показали, что для дальнейших исследований закреплённый объект-коробка, зафиксированная на прутьях таким образом, чтобы было возможно только унимануальное действие.

Запланированный ранее эксперимент по влиянию на мануальные предпочтения бобров стресса, связанного с действиями посетителей, был отменён как не имеющий смысла - бобры в момент прихода посетителей отказывались от любой активности, как унимануальной, так и бимануальной. Это косвенно доказывает тот факт, что несмотря на то, что все животные родились в питомнике, и присутствие людей для них привычно, посещение питомника экскурсантами, особенно имеющими резкий запах табака или парфюмерии, животным небезразлично.

Для подтверждения гипотезы о влиянии длительного содержания в неволе (включающей в себя уменьшение строительной активности) на выраженность мануальных предпочтений у бобров, косвенно подтверждённую данными сравнения шедовых и полувольных бобров, был проведён анализ видеозаписей с 2014 по 2019 годы, сделанных в заповеднике в местах выхода диких бобров. Всего было проанализировано 2617 видеозаписей, любезно предоставленных сотрудником заповедника А. А. Мишиным. В 910 из них зафиксированы движения, относящиеся к исследуемому. Особи были частично идентифицированы по размеру и месту съёмки с помощью сотрудников заповедника. Индивидуальная идентификация осуществлялась при помощи естественных маркеров: путем сравнения индивидуальных особенностей внешнего вида особей, предпочитаемой позы при движении, времени активности и прочего. В связи с территориальностью бобров и разнесенностью

автоматических камер, ошибка в индивидуальном причислении различных особей была минимальной. Были выбраны 10 бобров, которых можно было идентифицировать. Клички даны случайным образом. Пол установить не удалось.

Для обобщения мы разделили полученные данные по группам с разными условиями содержания.

«Шедовые»- группа бобров, содержащихся в шедах (загонах), нет строительной активности.«Бобронариумные»- группа бобров, содержащихся или недавно проживавших в бобронариуме, где присутствует имитация строительной активности. «Дикие» -группа бобров, живущих в природе на территории заповедника, строительная активность является частью повседневной жизни

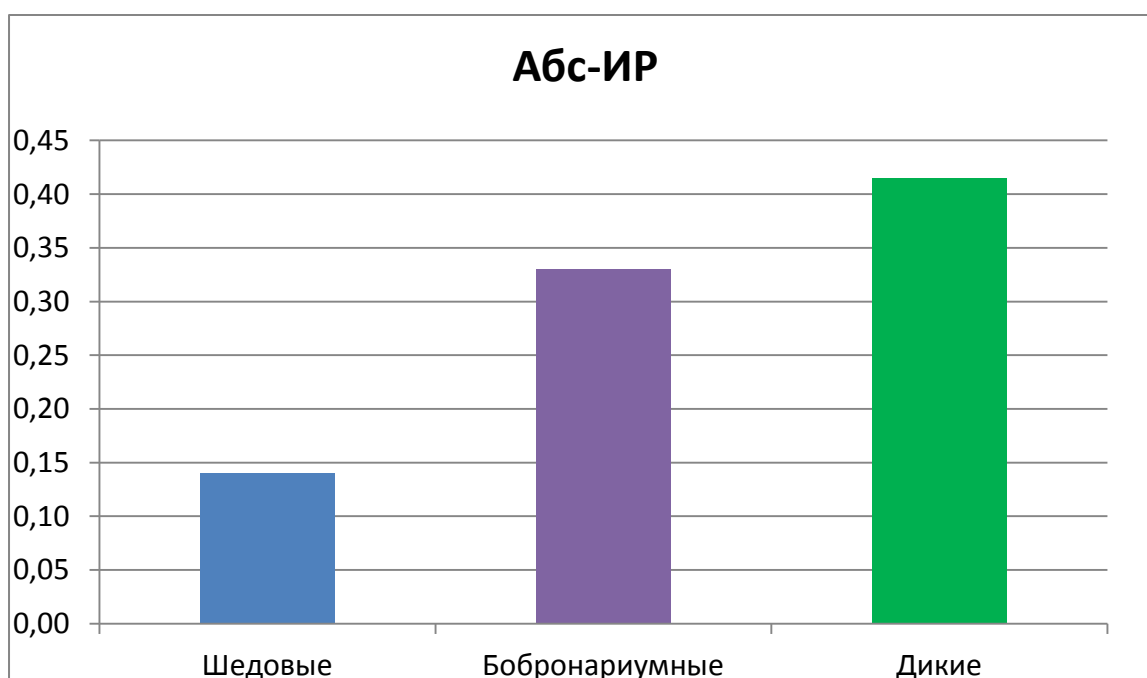
К сожалению, единственным исследователем, изучавшим латерализацию бобров в неволе, А.Л.Герман (1973) было собрано недостаточно данных для того, чтобы можно было говорить о выводах. Более того, вряд ли можно рассматривать наши данные и данные А.Л. Герман как однородные и полученные с использованием одной методики. Анализ дневников бобровой фермы и архивов заповедника показал, что хотя рацион бобров фактически не менялся, на тот момент велись работы с бобрами в искусственном бобровом пруду, исследования, направленные на изучение строительной активности грызунов. Таким образом, в жизни бобров 1958 года было гораздо больше строительной активности и моциона, что, вероятно, могло отразиться на проявлении функциональной асимметрии. Кроме того, степень прирученности особей была ниже, и в питомнике не было посетителей. Исследовалось только взятие каши, использование двух лап не фиксировалось. Однако мы смогли применить к собранным Герман данным методику анализа первого касания, чтобы учесть их в дальнейшем. Мы также использовали эту методику для обработки данных диких бобров, однако получили недостаточную выборку для однозначных выводов (таб. 16).

На индивидуальном уровне предпочтение использовать одну конечность чаще было обнаружено у 17 бобров. При этом у 7 особей обнаружено правостороннее предпочтение, а у 10 левостороннее (таб.17).

Взаимосвязь ИР и УКМ была проанализирована с использованием корреляции Пирсона, причем как для направленности (по всем бобрам: $r = 0.082$, $P = 0.603$; тест с морковью в коробке- $r = -0.0254$, $P = 0.919$), так и для степени асимметрии (по всем бобрам: $r = 0.13$, $P = 0.355$; тест с морковью в коробке: $r = -0.025$, $p = 0.919$; по диким: $r = -0.444$, $P = 0.231$). Во всех случаях корреляция между показателями не выявлена, таким образом, Индекс Рукости и Унимануальный коэффициент Малашичева можно расценивать как две разные характеристики, описывающие мануальную активность бобров. Это даёт нам основание использовать новый показатель УКМ в сходных исследованиях.

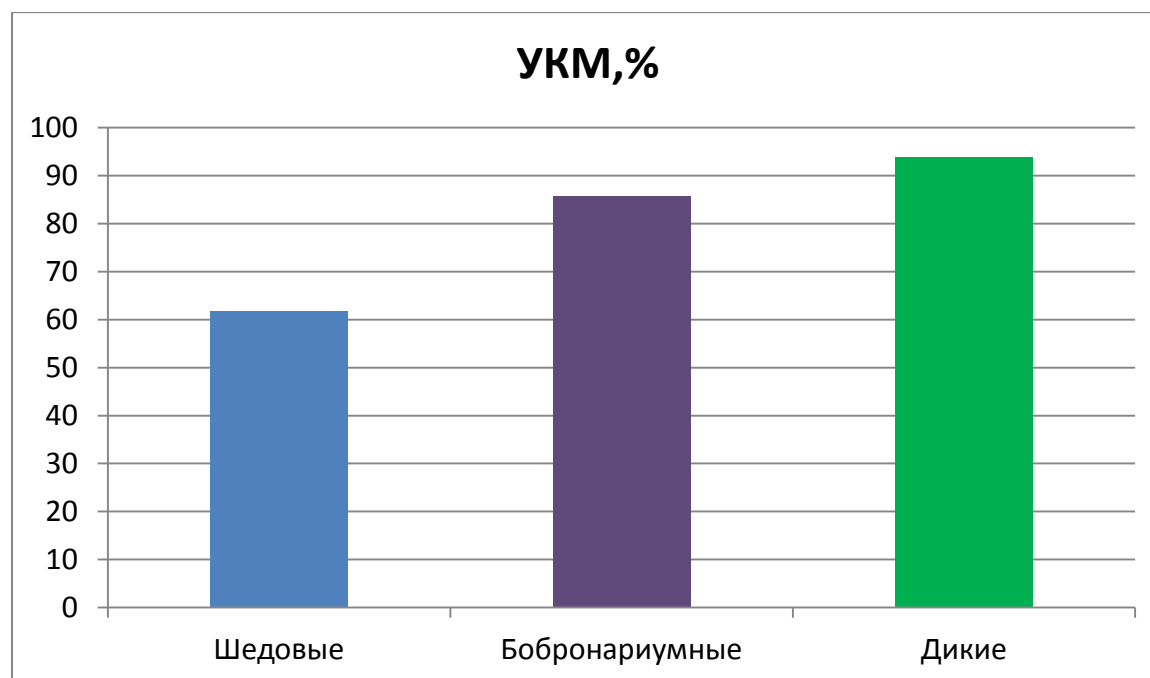
Также при анализе ИР мы не выявили группового предпочтения одной из конечностей ни в одной из групп (одновыборочный тест Вилкоксона, $P > 0.05$). Анализ с помощью критерия Краскелла-Уоллеса не обнаружил значимые различия ИР между разными категориями, $N = 3.8$, $P = 0.149$. Для оценки выраженности латерализации в разных условиях было проведено сравнение показателей Абс-ИР (ИР, взятых по модулю, то есть учитывалась только степень латерализации, но не её направление), с помощью однофакторного дисперсионного анализа, которое показало значимые различия, $F=3.55$, $P=0.037$ (у шедовых бобров медиана составила 0.140, у бобронариумных 0.330, у диких 0.415). Таким образом, групповой тренд в отношении направления латерализации не выявлен ни в одной из групп, однако степень латерализации, выраженная Абс-ИР, выше у бобров, ведущих активную строительную деятельность.

Рис.1 Показатели абсолютного значения Индекса Руконости (Абс-ИР) в группах бобров, различающихся по условиям обитания



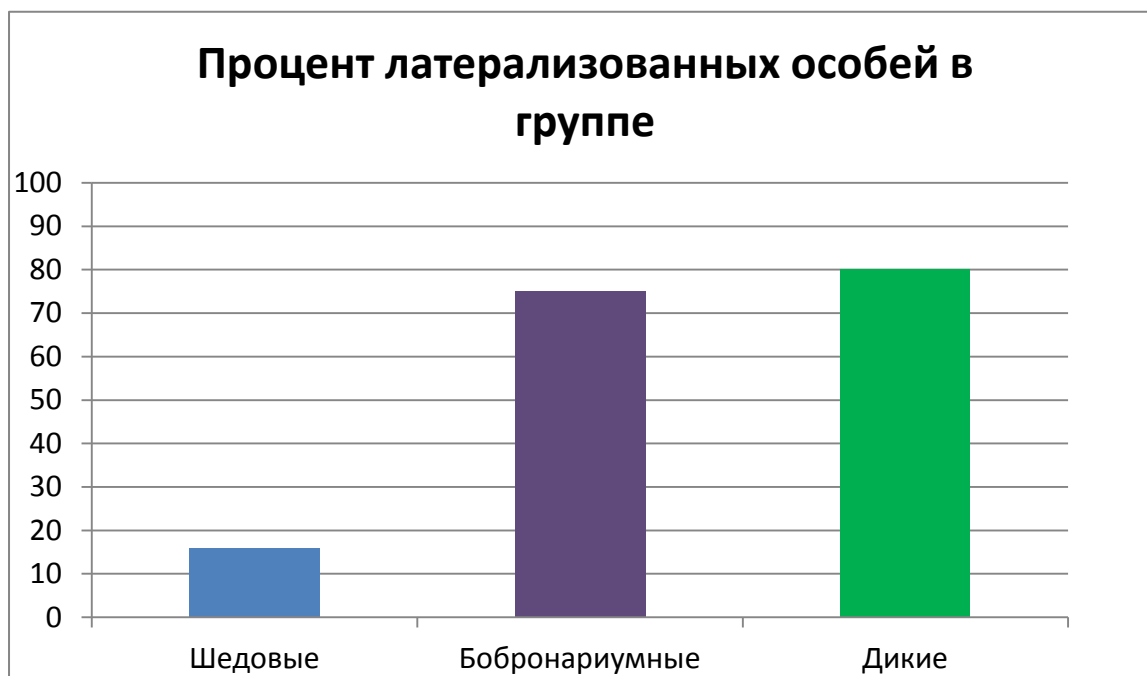
Также анализ с помощью критерия Краскелла-Уоллеса выявил значимые различия по УКМ между разными категориями бобров, $N = 27.9$, $P < 0.001$ (у шедовых бобров медиана составила 61.80%, у бобронариумных 85.75%, у диких 93,90%). Пост-хок тест Туки показал значимые различия ($P < 0.05$) между всеми категориями кроме пары бобронариумные - дикие.

Рис.2 Показатели Унимануального Коэффициента Малашичеса (УКМ) в группах бобров, различающихся по условиям обитания



Процент особей с выраженным мануальным предпочтением у шедовых бобров составил 16%, у бобронariumных 75%, у диких 80% (таб.17).

Рис.3 Число латерализованных особей группах бобров, различающихся по условиям обитания



Согласно литературным данным, снижение степени латерализации объясняется снижением актов сложной строительной активности, но возможно сказывается и снижение общей двигательной активности, то есть хроническая гиподинамия шедовых бобров, а также повышенный уровень стресса, связанный с посещением питомника посетителями. В условиях нашего эксперимента разделить эти факторы для уточнения их влияния возможности не было.

Для уточнения выводов необходимы длительные серии экспериментов с бобрами, помещенными в условия с различными вариантами строительной активности, на 5-6 месяцев, а также запланированные наблюдения в природе за помеченными дикими бобрами. Также мы планируем выяснить, даёт ли выраженная унимануальность и выраженная латерализация какие-либо преимущества бобрам при строительстве, а также при решении экспериментальных манипуляционных задач.

Низкие показатели моторной латерализации и унимануальности у шедовых демонстрируют их неоптимальное состояние для выпуска в природу, поэтому нами рекомендуется использовать особей для выпуска только после содержания в обогащенной среде. Учитывая сходные механизмы функционирования мозга в аспекте асимметрии мозга у млекопитающих, полученные результаты можно экстраполировать и на другие виды, содержащиеся в неволе.

На основе полученных данных нами был составлен ранжированный список особей по степени готовности к выпуску, список передан руководству питомника. Для выпуска в 2020 и 2021 году рекомендованы бобры Нед, Кейтелин, Колян, Ева, Соня, Мотя, Чесандра, Тайвин, Стрёмный.

Также совместно с сотрудниками Реабилитационного центра для диких животных Велес были разработаны рекомендации по оценке готовности животных к выпуску с учётом показателей латерализации,

Совместно со специалистами Московского зоопарка разработаны рекомендации по обогащению среды бобров, содержащихся в неволе. В частности, рекомендовано увеличение количества разнообразного строительного материала, недопущение замены естественного грунта опилками, использование кормушек, требующих сложных манипуляций для добывания корма, использование дополнительных укрытий.

В связи с трудностями, возникшими в ходе эксперимента, нами была предложена новая модель тестовой кормушки для определения латерализованности с учётом особенностей манипулятивной деятельности бобров. В отличие от старой, предложенная модель крепится к решётке шеда, поэтому бобры не могут добывать корм, тряся кормушку или кидая её по шеду.

7. Выводы и рекомендации

1. У бобров, проживающих в естественных условиях и занимающихся строительной деятельностью, выше степень унимануальности.
2. У бобров, проживающих в естественных условиях и занимающихся строительной деятельностью, выше процент животных с выраженным мануальным предпочтением
3. Групповой тренд в отношении направления латерализации не выявлен ни в одной из групп
4. Статус бобра как занимающего промежуточное положение между квадроногими и бипедальными видами млекопитающих в аспекте латерализации в использовании передних конечностей определён как спорный- подтверждён для бобров в естественной среде обитания и не подтверждён для бобров при содержании в шедрах.
5. Европейские бобры могут быть рекомендованы в качестве удобной модельной группы для изучения моторной латерализации в дальнейших исследованиях для выявления связи между успехом в кормодобывающем поведении животных и уровнем латерализованного поведения. Развитая манипулятивная активность и частое использование одной конечности в разнообразных типах поведения позволяют разносторонне исследовать функциональную асимметрию двигательного поведения. Способность и к бипедальной, и к квадроногной локомоции в перспективе позволяет эффективно исследовать влияние позных и локомоторных характеристик на проявление латерализации. Сравнение полученных данных с неисследованным в настоящей работе бипедальным типом действий бурого медведя позволит протестировать гипотезу о взаимосвязи между бипедальной локомоцией и проявлением латерализации функций передних конечностей, что позволит глубже изучить взаимосвязь между способом локомоции и латерализацией функций конечностей.
6. Унимануальный коэффициент Малашичева является удобным показателем в изучении выраженности мануальной активности.
7. На основании проведённых исследований мы рекомендуем содержание бобров в неволе в помещениях бобронариумного типа, позволяющих животным вести активную строительную деятельность, а также провести работу по обогащению среды бобров в шедрах.
8. На основе полученных данных составлен ранжированный список особей по оптимальности состояния для выпуска.
9. Разработаны рекомендации по оценке готовности животных к выпуску с учётом показателей латерализации. (рукопись принята к публикации)

10. Разработаны рекомендации по обогащению среды бобров, содержащихся в неволе (рукопись принята к публикации)

11. Предложена новая модель тестовой кормушки для определения латерализованности с учётом особенностей манипулятивной деятельности бобров.

Автор надеется продолжить работу по исследованию латерализации у других крупных полуводных грызунов- капибар, для которых характерно квадропедальное передвижение, и которые в отличие от бобров, занимают бипедальное положение при заготовке корма и построении сооружений.

8. Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своим научным руководителям Андрею Николаевичу Гилёву, Артуру Рэмовичу Ляндзбергу и Егору Борисовичу Малашичеву, а также коллегам Наталье Владимировне Поляковой, Александру Сергеевичу Мишину, кбн, старшему научному сотруднику заповедника и главному специалисту по видеосъёмке, Наталии Борисовне Ромашовой, к.б.н, начальнику научного отдела заповедника, Александру Александровичу Прокину, кбн, снс ИБВВ РАН и Владиславу Леонидовичу Олейникову, начальнику бобрового питомника.

9. Список литературы

Батуев А.С., Высшая нервная деятельность. 2002.2-е изд., испр. и доп. СПб.:Лань.416 с

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

Герман А.Л. Праворукость и леворукость у бобров. Бюллетень моск. о-ва испытателей природы, отд. Биологии, 1973 Т.LXXVIII,С.22-25

Гилёв А.Н., Каренина К.А.,Малашичев Е.Б. Асимметрия использования конечностей у млекопитающих, М.:Т-во научных изданий КМК.2016. 129с

Гилёв А.Н., Каренина К.А., Малашичев Е.Б. История изучения моторных асимметрий у

птиц//Русский орнитологический журнал 2011.Т.20.Вып. 664.С. 22-33

Гилёв А.Н. Моторная асимметрия у сумчатых млекопитающих//Асимметрия. 2014.Т.8.Вып. 1.С. 22-33

Давлетов И.З.,Особенности экологии речного бобра в условиях урбанизированной среды, Ижевск, Изд-во ИжГТУ 1999, 27с.

Давлетов И.З., Об особенностях поведения речного бобра, формирующихся под влиянием антропогенного фактора//Труды науч.-практ. конф. Ижевской ГСХА. Ч. 4. Ижевск: Изд-во ИжГТУ, 1998 .С.17-19

Данилов П.И., Новые виды млекопитающих на европейском севере России, Петрозаводск, 2009, Карельский научный центр РАН, С. 137-145

- Каренина К.А., Латерализация пространственных взаимоотношений матери и детёныша у млекопитающих, диссертация, СПбГУ, 2016.
- Лавров Л.С., Дневник по бобровой ферме//Воронежский государственный биосферный заповедник, рукописный архив.1958
- Леутин В.П., Николаева Е.И. Функциональная асимметрия мозга: мифы и действительность. СПб.Речь. 2005 .368 с.
- Семичаевская М.М., Роль поведенческой латерализации в жизни бурого медведя (*Ursus arctos*), ВКР, СПбГУ, 2019
- Сташкевич И.С. Предпочтение конечности и асимметрия пищедобывательного навыка у крыс// Асимметрия.2013. Т.7,вып.1 С. 4-14
- Фабри К.Э., Трофимова Е.Н.,Изучение манипуляционной активности бобра//Научные основы боброводства. Воронеж, 1984, Изд-во Воронежского университета,С. 65-71
- Фокин В.Ф., Динамическая функциональная асимметрия как отражение функциональных состояний //Асимметрия. 2007.Т.1.Вып.1 С. 4-9
- Corbetta D. Right-handedness may have come first: evidence from studies in human infants and nonhuman primates//Behav. Brain Sci. 2003. Vol. 26.P. 217-218
- Dadda M., Bisazza A. Does brain asymmetry allow efficient performance of simultaneous tasks? //Animal Behaviour. 2006. Т. 72. №. 3. С. 523-529.
- Demirbas Y. S. et al. Functional cerebral asymmetry in dogs living under different environmental conditions //Behavioural processes, 2019 P. 4-8
- Giljov A., Karenina K., Hawkins M.,Malashichev Y.,First record of limb preference in monotremes (Zaglossus spp.)//Australian J. Zool. 2015.Vol.65/№5.P/ 320-323
- Giljov, A., Silva, S. D., Karenina, K., Context-dependent lateralization of trunk movements in wild Asian elephants/2017, В : Biological Communications. 62, 2, стр. 82–92
- Hopkins W.D.,Pilcher D.L.,Neuroanatomical localisation of the motor hand area with magnetic resonance imaging//Behav. Neurosci 2001. Vol.115. №5 P.1159-1164
- Kurvers R. H. J. M. et al. The evolution of lateralization in group hunting sailfish //Current Biology. 2017. Т. 27. №. 4. P. 521-526.
- Lawler.A. Animal Domestication. In Search of the Wild Chicken. Science, 2012: vol. 338 no. 6110 pp. 1020-1024. DOI: 10.1126/science.338.6110.1020
- Levernann N., Galatius A. Feeding behavior of free-ranging walruses with notes on apparent dextrality of flipper use//BMC Ecol. 2003 Vol.3.P.9-10
- Levy, J. The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry / J. Levy // Ann. NY Acad. Sci. 1977. Vol.299. P.264–272.
- Lorincz E., Fabre-Thorpe M. Shift of laterality and compared analysis of paw performances in cats during practice of a visuomotor task //Journal of Comparative Psychology. 1996. Т. 110. №. 3. P. 307.
- McGrew W. C., Marchant L. F. Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees //Primates. 1999. Т. 40. №. 3.P. 509-513.
- MacNeilage P.F.,Present status of the postural origins theory// Oxford,2007.Elsevier. P.59-91
- Malashichev Y.B. One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotions in anuran amphibians //J.Comp.Psychol. 2006 Vol.120 P/401-410

- Malashichev Y.B. Asymmetry of righting reflexes in sea turtles and its behavioral correlates//*Physiol.Behav.*2016 Vol.157.P.1-8
- Marshall-Pescini S. et al. The effect of preferential paw usage on dogs' (*Canis familiaris*) performance in a manipulative problem-solving task // *Behavioural processes*. 2013. T. 100. P. 40-43.
- Marchant L.F., McGrew W.C. Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park: comprehensive study of spontaneous activities//*Journal of Human Evolution* (1996) 30, 427–443
- Nudo R.J., Jenkins W.M., Merzenich M.M., Prejean T., Grenda R. Neurophysiological correlates of hand preference in primary motor cortex of adult squirrel monkeys//*J.Neurosci* 1992. Vol.12. P.2918 -2947
- Pfannkuche K.A. Does testosterone affect lateralization of brain and behavior? A meta-analysis in humans and in other animal species//*Phil.Trans.R.Soc.Ser.B*. 2009 Vol. 364 №1519 P.929-942
- Phillips K.A., Sherwood C.C. Corpus callosum morphology in capuchin monkey is influenced by sex and handedness//*PLoS ONE* 2007.Vol.2.№8 P. 70-92
- Piddington T., Rogers L. J. Strength of hand preference and dual task performance by common marmosets // *Animal cognition*. 2013. T. 16. №. 1. P. 127-135.
- Rogers L.J., Vallortigara G., Andrew R.J. Divided brains: the biology and behavior of brain asymmetries. New York, 2013. :Cambridge University press. 229 p.
- Sakai M., Hishii T., Takeda S. Laterality of flipper rubbing behavior in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*)//*Behav.Brain.Res.* 2012.Vol. 170.P.204-210
- Thomsen L. R., Campbell, R. D., Rosell, F. Tool-use in a display behaviour by Eurasian beavers (*Castor fiber*). *Animal cognition*, 2007 10(4), 477-482.
- Vallortigara G., Chiandetti C., Sovrano V. A. Brain asymmetry (animal) // *WIREs Cogn. Sci.* – 2011. – Vol.2. – P.146–157.
- Vallortigara, G. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization / Vallortigara G., Rogers L. J. // *Behav. Brain Sci.* – 2005. – Vol.28. – P.575–589.
- Willson L. Observations and experiments on the etology of the European beaver//*Swedish wildlife*,1971,v.8,№ 3
- Zucca P., Palladini A. Handedness in the echolocating Schreibers longfingered bat (*Miniopterus schreibersii*)//*Behav.Proc.* 2010 Vol.84 №3 P.693-695
- Zucca P., Baciadonna L. Illness as a source of variation of laterality in lions (*Panthera leo*) and domestic cat (*Felis silvestris catus*)//*Laterality* 2011 Vol.16.P 356-366

10.Приложения

Приложение 1. Кодировка действий для быстрой записи

1.1. чешет нос

1.2.чешет живот

1.3.чешет хвост

1.4.чешет грудь

1.5 чешет что-то ещё

2.1. пнул или толкнул, поцарапал кого-то лапой

2.2. что-то сделал лапой в отношении детёныша

2.3 чешет лапой другого бобра

3.1 взял простую пищу

3.2взял или обрабатывает сложную пищу

4.1 роет субстрат

4.2 манипулирует предметами обстановки

4.3 опёрся на лапу при второй поджатой

4.4 удерживает лапой пищу или чурбак для грызения

4.5 упирается лапой в стекло в воде

Отметка К- начал действие из квадропедального положения

Отметка Б –начал действие из бипедального положения

Отметка Л –в начале действия лежал в нульпедальном положении

Приложение 2. Карты-схемы заповедника с указанием мест установки систем видеонаблюдения

Схема 1.2014год. Бобры у нор и на хатке

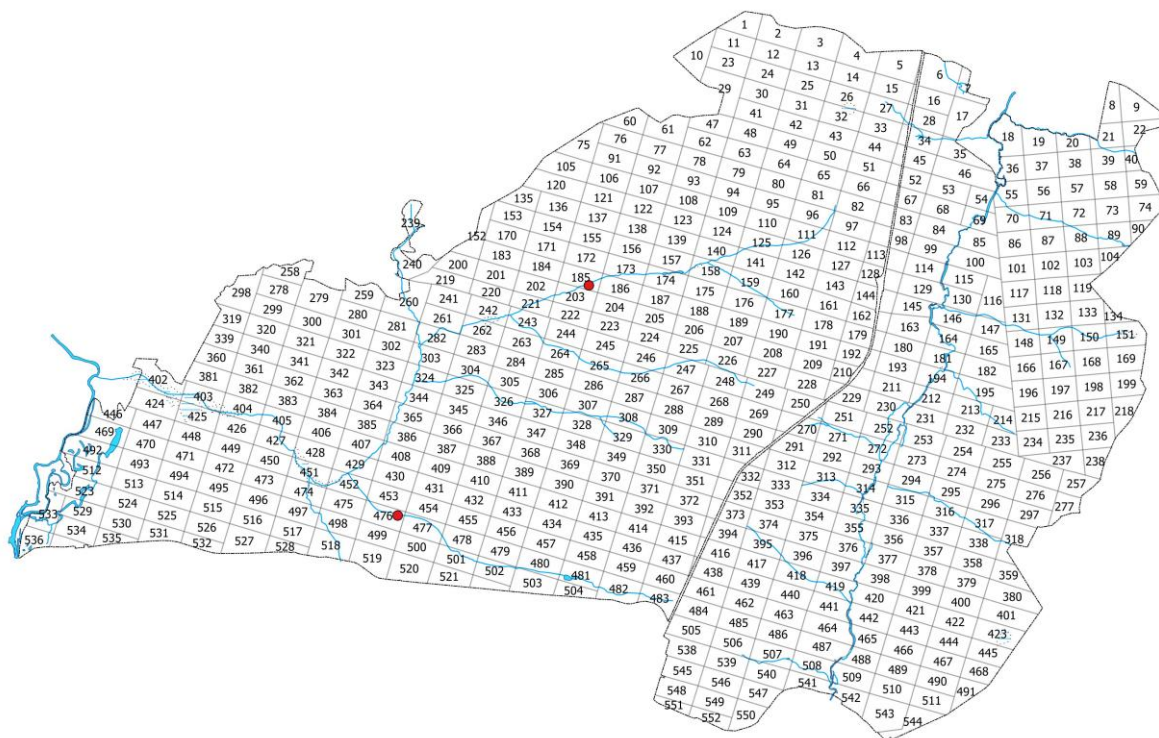


Схема 2.2016 год.Бобры у холмиков

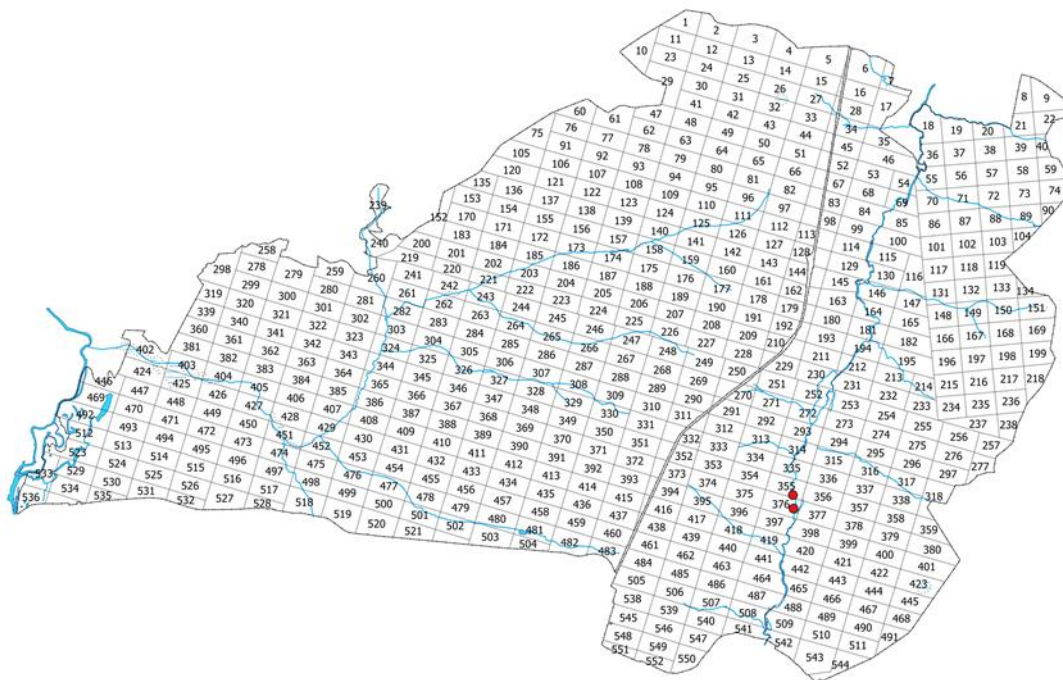


Схема 3. 2017 год. Бобры около холмиков и хаток

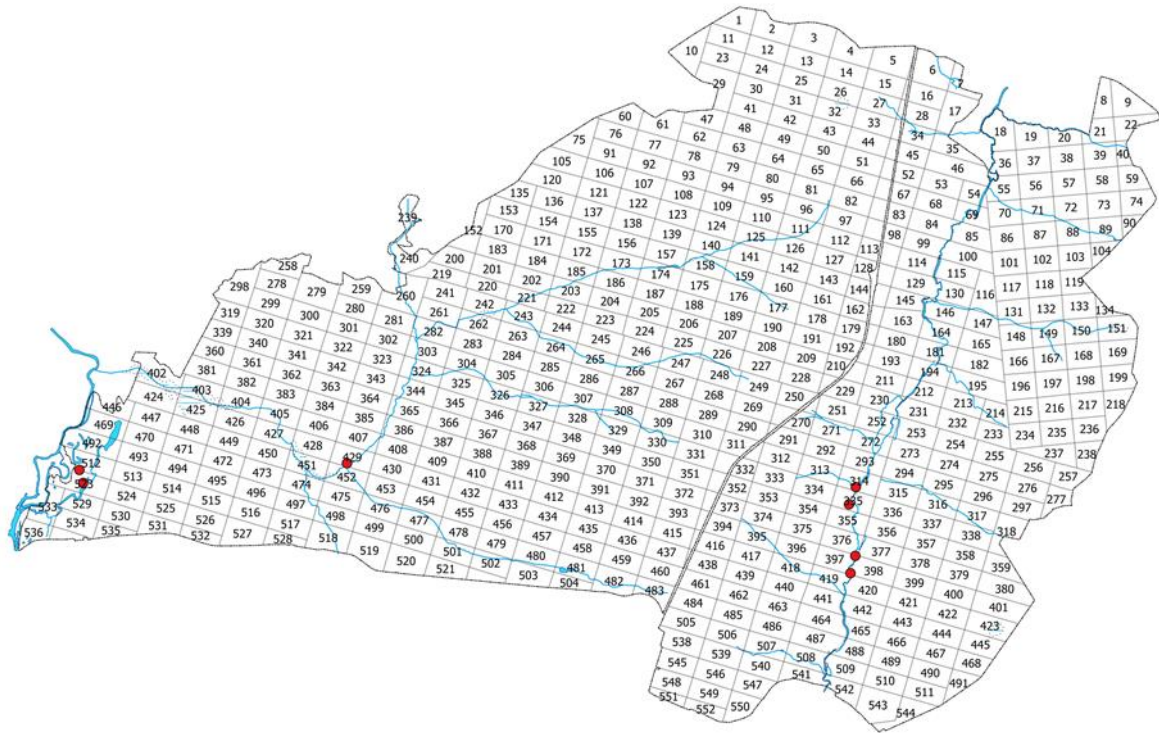
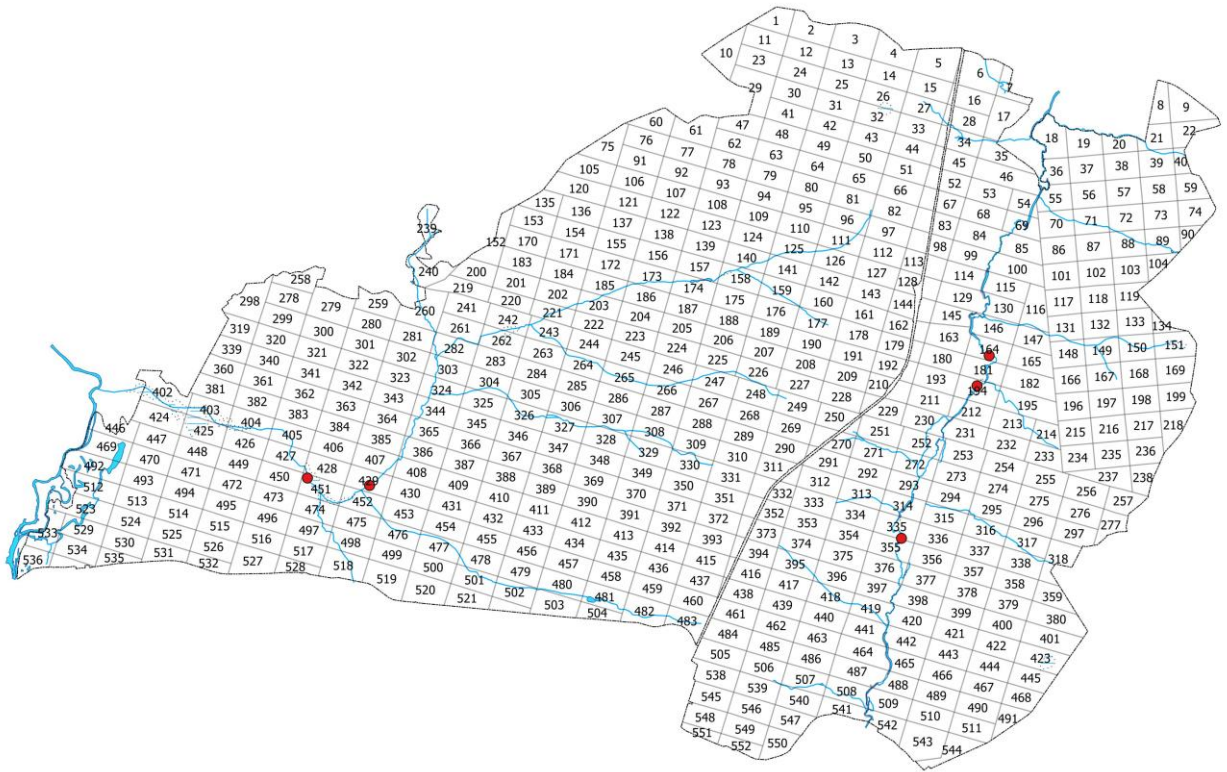


Схема 4. 2018 год. Бобры около холмиков и вылазов





Приложение 3. Иллюстрации

Рисунок 4. Шеды (загоны) для бобров питомника Воронежского заповедника



Рисунок 5. Примеры строительной деятельности диких бобров Воронежского заповедника



Рисунок 6. Примеры манипулятивной деятельности бобров в природе

А - Раскапывает грунт левой лапой, исходное положение - квадропедальное



Б. Бобр справа-подгребают к себе тину правой лапой, исходное положение - квадропедальное



В. Бобр слева-удерживает пищу правой лапой, исходное положение - бипедальное



Г. Бобр ближе к камере- расчёсывает шерсть второго бобра правой лапой, исходное положение квадропедальное, в момент груминга - трипедальное



Д. Подтягивает к себе ветку правой лапой, исходное положение квадроциклевое

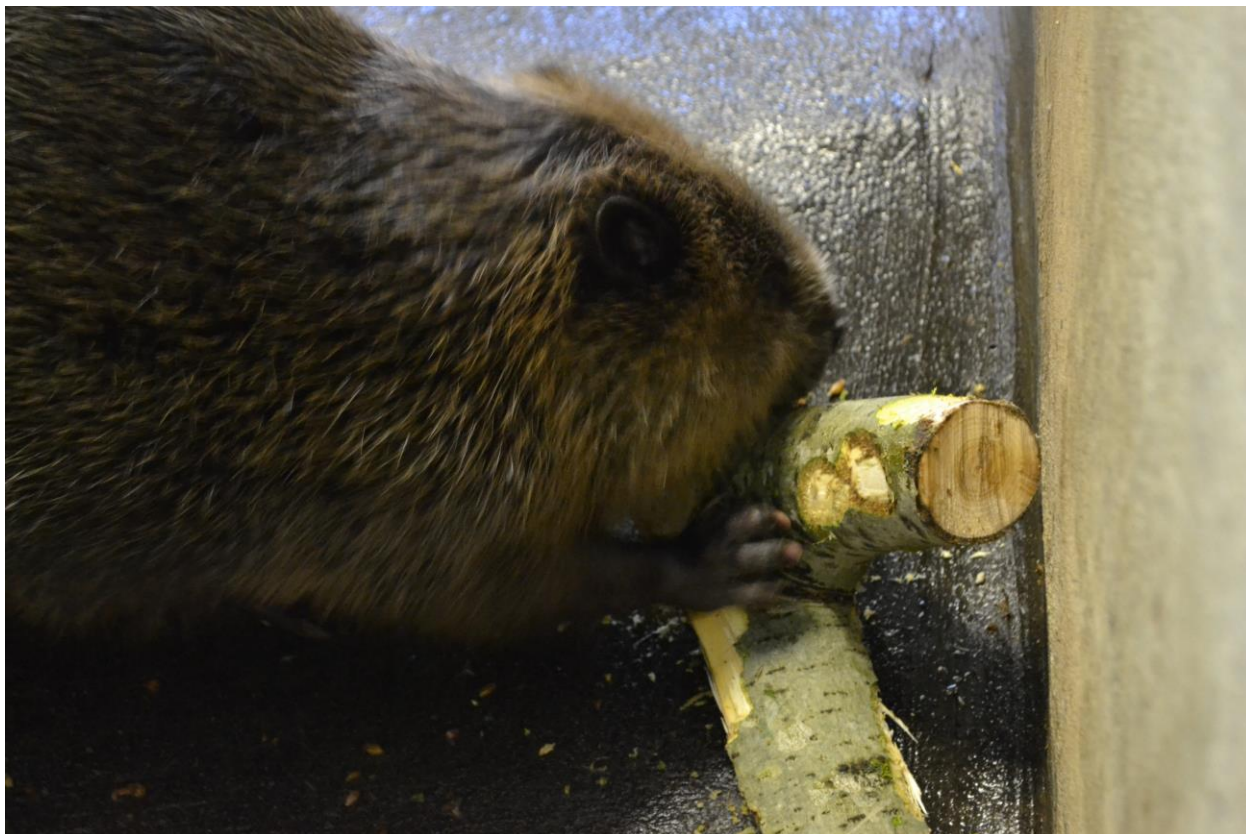


Е. Удерживает погрызаемую палку правой лапой, исходное положение квадроциклевое



Рисунок 8. Примеры манипулятивной деятельности бобров в неволе

А. Удерживает правой лапой чурбак во время грызения, исходное положение квадропедальное



Б. Удерживает пищу бимануально, исходное положение бипедальное



В. Аутогруминг живота и паха левой лапой из бипедального положения



Г. Придерживание коробки правой лапой и извлечение из неё корма левой



Д.Груминг другой особи правой лапой в условно-трипедальном положении



Е..Просовывание правой лапы в коробку за кормом, исходное положение бипедальное



Ж. Аутогруминг хвоста правой лапой в трипедальном положении (левая удерживает хвост и служит опорой)



3. Захват мягкого корма правой лапой из квадропедального положения



И. Придерживает чурбачок для грызения левой лапой



К. Груминг другой особи левой лапой



Л. Трипедальное положение перед входом в воду



М Подгребание корма к морде правой лапой из трипедального положения



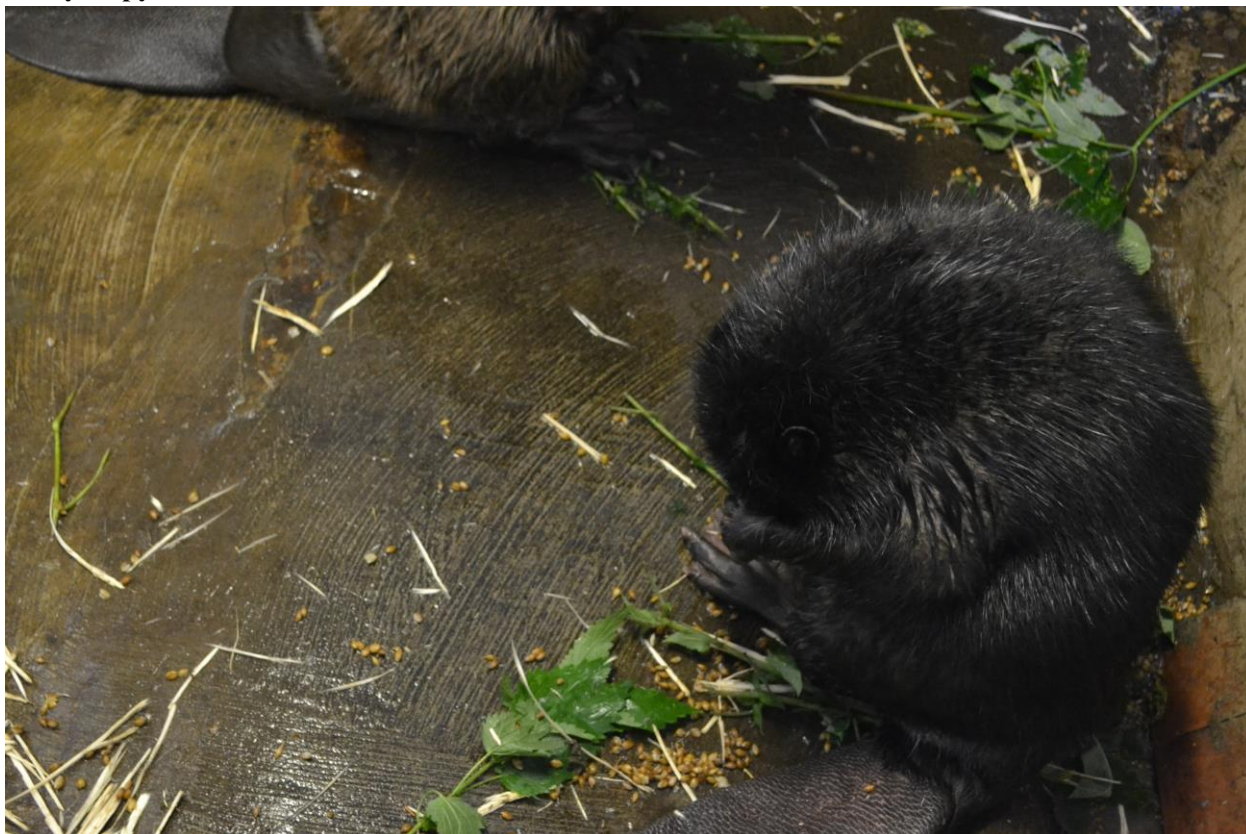
Н. Бимануальный аутогруминг хвоста в бипедальном положении



О. Касание стенки левой лапой



П. Аутогруминг носа левой лапой в бипедальном положении



Р. Захват корма левой лапой из квадропедального положения



С. Захват веток правой лапой в бипедальном положении



Рисунок 9 Бобры с высокой степенью рукости были осмотрены на предмет травм неpreferred конечности



Приложение 4 Таблицы данных

Таблица1. Захват мягкого корма в кормушке в неволе

Номер, кличка	L	R	B	Мордой	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Хрюня	3	2	0	7					
2Бурин	1	1	0	9					
3Форрест	2	3	0	7					
4Семён	4	3	0	6					
5Соня	0	3	0	6					
6Хохля	0	0	0	9					
7Колян F	9	2	0	2	0.64		+1.81	0.05	L
8Ева F	2	9	0	3	-0.64		-1.81	0.05	R
9Кейт F	14	2	0	0	0.75	100	+2.75	0.005	L
10Нед F	3	12	0	0	-0.75	100	-2.07	0.03	R
11Чёрный	0	0	0	14					
12Лапа	0	0	1	13					
13 Сима	0	0	0	12					
14Белонос	0	0	0	12					
15Волосян	0	0	0	13					
16Герачко	4	6	0	7	-0.2		-0.32	0.7	A
17Оля	0	0	0	11					
18 Старец	1	0	0	7					
19 Дрю	3	0	0	11					
20 Мотя	2	0	0	7					
21 Гена	0	0	0	14					
22 Герман	0	0	0	13					

23 Мапи	0	0	0	11					
24 Арья	3	0	1	10					
25 Боня	0	0	0	10					
26 Сельма	6	4	0	6	0.2		+0.32	0.7	A
27 Пёстрый	1	1	1	6					
28 Чесандра	0	0	0	12					
29 Гамлет	0	0	0	13					
30 Тирион	0	0	0	12					
31 Зайка	0	0	0	13					
32 Родя	0	1	0	9					
33 Тайвин	0	0	0	9					
34 Шустрый	0	0	0	9					
35 Бенладен	0	0	0	12					
36 Джинни	4	6	0	6	-0.2		-0.32	0.7	A
37 Виннипух	1	1	0	7					
38 Марти	0	0	0	16					
39. Стрёмный	0	0	0	14					
40 Желтуха	0	1	0	7					
41 Брандон	0	0	0	6					
42 Артур	0	1	1	9					

Таблица.2 Захват моркови в коробке в неволе

Номер, кличка	L	R	B*	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1 Хрюня	14	6	6	0,4	77	+1.57	0.11	L
2 Бурин	5	5	12	0	45,5	0	1.0	A
3 Форрест	4	6	14	-0.2	41.6	-0.32	0.74	A

4Семён	0	1	7	-				
5Соня	10	9	3	0,05	86,4	0	1	A
6Хохля	8	9	0	-0,06	100	0	1	A
7Колян F	13	2	0	0,73	100	+2.58	0.007	L
8Ева F	0	16	0	-1	100	-3.75	0.00003	R
9Кейт F	Нет данных			-				
10Нед F	Нет данных			-				
11Чёрный	6	4	6	0.2	62.5	+0.32	0.37	A
12Лапа	6	0	11	-	35.2			
13 Сима	0	0	1	-				
14Белонос	5	5	0	0		0	1.0	A
15Волосян	0	2	0	-				
16Герачко	1	0	5	-				
17Оля	2	8	5	-0.6	66.6	-1.58	0.10	A
18 Старец	0	0	0	-				
19 Дрю	12	7	0	0.26	100	+0.92	0.17	A
20 Мотя	7	1	7	-				
21 Гена	5	5	6	0	62.5	0	1.0	A
22 Герман	5	5	6	0	56.2	0	1.0	A
23 Мапи	8	8	0	0	100	0	1.0	A
24 Арья	6	0	8	-	42.8			
25 Боня	3	0	0	-				
26 Сельма	5	6	6	0.1	64.7	0	1.0	A
27Пёстрый	1	0	0	-				
28Чесандра	9	2	0	0.63	100	+1.81	0.065	A

29Гамлет	2	2	0	-				
30Тирион	5	5	0	0	100	0	1.0	A
31Зайка	1	1	1	-				
32Родя	1	0	0	-				
33Тайвин	3	12	0	-0.53	100	-2.07	0.01	R
34Шустрый	0	2	14	-	12.5			
35Бенладен	1	0	1	-				
36Джинни	0	0	0	-				
37Виннипух	3	0	0	-				
38Марти	0	0	5	-				
39.Стрёмный	9	1	0	0.8		+2.21	0.01	L
40Желтуха	1	12	4	-0.84	76.5	-2.77	0.001	R
41Брандон	0	11	0	-1	100	-3.02	0.001	R
42Артур	2	8	0	-0.6		-1.58	0.1	A

* удерживали коробку бимануально и трясли, пока не выпадет корм.

Таблица 3 Захват веточного корма (отрывание листьев) и травы (разгребание, подгребание) в неволе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Хрюня	5	5	7	0	59	0	1.0	A
2Бурин	8	7	6	0,07	71	0	1.0	A
3Форрест	3	6	10		47			
4Семён	4	4	9		47			
5Соня	4	8	6	-0,33	67	-0.87	0.38	A
6Хохля	7	5	9	0,16	57	+0.29	0.77	A
7Колян F	16	3	1	0,68	95	+2.75	0.0044	L

8Ева F	4	17	3	-0,62	67,8	-2.62	0.007	R
9Кейт F	5	12	13	-0,41	56,7	-1.46	0.14	L
10Нед F	10	14	4	-0,86	79	-0.61	0.54	R
11Чёрный	3	3	4					
12Лапа	7	5	5	0.16	70.5	+0.29	0.77	A
13 Сима	0	0	1					
14Белонос	1	1	1					
15Волосян	4	0	0					
16Герачко	0	1	4					
17Оля	0	0	1					
18 Старец	1	0	0					
19 Дрю	6	0	0					
20 Мотя	7	1	7		53.4			
21 Гена	0	0	2					
22 Герман	0	0	2					
23 Мапи	3	3	6					
24 Арья	7	0	9		43.8			
25 Боня	6	7	7	-0.07	65	0	1.0	A
26 Сельма	6	4	6	0.2	62.5	+0.32	0.75	A
27Пёстрый	6	5	1	0.09	91.7	0	1.0	A
28Чесандра	8	3	6	0.45	64.7	+1.21	0.22	A
29Гамлет	3	1	2					
30Тирион	2	1	9					
31Зайка	9	8	9	0.05	65.4	0	1.0	A
32Родя	0	0	1					
33Тайвин	2	8	8	-0.6	55.6	-1.58	0.1	A

34Шустрый	0	0	0					
35Бенладен	0	0	0					
36Джинни	0	0	0					
37Виннипух	2	3	0					
38Марти	3	1	0					
39.Стрёмный	0	0	0					
40Желтуха	4	8	5	-0.33	70.5	-0.87	0.38	A
41Брандон	1	0	6					
42Артур	2	7	9		50			

Таблица 4 Придерживание чурбака для грызения или веточного корма для отрывания листьев зубами в неволе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Хрюня	5	5	6	0	62,5	0	1.0	A
2Бурин	7	7	7	0	66,7	0	1.0	A
3Форрест	14	12	8	0,08	76,5	+0.2	0.8	A
4Семён	12	4	7	0,5	69,6	+1.75	0.07	L
5Соня	16	4	5	0,6	80	+2.46	0.01	L
6Хохля	13	13	2	0	92,8	0	1.0	A
7Колян F	13	13	1	0	96.3	0	1.0	A
8Ева F	12	3	15	0,6	50	+2.07	0.035	L
9Кейт F	16	13	7	0,17	80,6	+0.37	0.71	A

10Нед F	14	5	3	0,47	86,4	+1.84	0.05	L
11Чёрный	0	0	0					
12Лапа	5	5	6	0	62.5	0	1.0	A
13 Сима	6	6	7	0	63.1	0	1.0	A
14Белонос	5	7	3	-0.17	80	-0.29	0.77	A
15Волосян	4	4	6					
16Герачко	6	6	1	0		0	1.0	A
17Оля	0	0	0					
18 Старец	1	1	7					
19 Дрю	4	2	16		27,3			
20 Мотя	7	5	9	0.17	57.1	+0.29	0.77	A
21 Гена	0	0	2					
22 Герман	2	0	1					
23 Мапи	8	4	8	0.66	60	+0.87	0.38	A
24 Арья	6	4	7	0.2	58.8	+0.32	0.75	A
25 Боня	5	5	5	0	66,6	0	1.0	A
26 Сельма	3	2	9					
27Пёстрый	2	2	6					
28Чесандра	0	0	0					
29Гамлет	3	0	0					
30Тирион	0	0	3					
31Зайка	0	0	0					
32Родя	0	0	0					
33Тайвин	2	5	10		41.1			
34Щустрый	0	0	0					
35Бенладен	7	6	3	0.07	81.2	0	1.0	A

36Джинни	6	7	1	-0.07	92.8	0	1.0	А
37Виннипух	6	6	12	0	50	0	1.0	А
38Марти	6	4	10	0.2	50	+0.32	0.75	А
39.Стрёмный	0	0	0					
40Желтуха	4	7	8	0.27	57	-0.6	0.54	А
41Брандон	4	0	4					
42Артур	8	2	7	0.6	58.8	+1.58	0.10	А

Таблица.5 Аутогруминг в неволе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Чёрный	4	4	0					
2Хрюня	0	1	7					
3Семён	3	3	2					
4Хохля	1	0	1					
5Бурин	1	1	1					
6Форрест	1	0	1					
7Лапа	1	3	0					
8Ева F	3	7	2	-0.4	83.3	-0.95	0.34	А
9Кейт F	7	3	3	0.4	76.9	+0.95	0.34	А
10Нед F	1	5	0					
11КолянF	6	4	0	0.2		+0.32	0.74	А
12 Сима	2	0	6					
13Соня	1	0	0					
14Белонос	0	0	6					
15Волосян	0	3	4					
16Герачко	1	1	0					

17Оля	0	0	1					
18 Старец	2	2	0					
19 Дрю	4	1	1					
20 Мотя	3	0	0					
21 Гена	0	2	0					
22 Герман	3	2	0					
23 Мапи	3	3	0					
24 Арья	4	2	0					
25 Боня	2	1	1					
26 Сельма	0	0	0					
27Пёстрый	0	0	0					
28Чесандра	12	11	5	0.04	82.1	+0	1.0	A
29Гамлет	0	0	0					
30Тирион	1	5	3					
31Зайка	0	1	0					
32Родя	0	0	0					
33Тайвин	0	0	0					
34Шустрый	2	2	0					
35Бенладен	1	1	3					
36Джинни	0	0	6					
37Виннипух	4	3	3					
38Марти	1	1	2					
39.Стрёмный	0	0	3					
40Желтуха	1	4	1					
41Брандон	2	8	6	-0.2	62.5	-1.58	0.10	A
42Артур	1	3	2					

Таблица 6 Груминг другой особи в неволе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Белонос	2	3	2					
2Волосян	2	1	0					
3Герачко	3	2	0					
4Оля	0	1	0					
5Старец	0	0	1					
6 Дрю	1	0	0					
7Колян F	3	1	0					
8Кейт F	6	4	0	0.2		+0.32	0.75	A
9.Ева F	1	4	0					
10Нед F	2	8	0	-0.6		-1.58	0.10	A
11Хрюня	0	0	0					
12Соня	0	2	1					
13Мотя	2	1	0					
14Бурин	0	0	0					
15Форрест	0	0	0					
16Семён	0	0	0					
17Хохля	1	1	0					
18Чёрный	2	1	1					
19Лапа	1	3	2					
20 Сима	0	0	0					
21 Гена	3	0	0					
22 Герман	0	1	0					
23 Мапи	0	0	0					
24 Арья	2	1	0					

25 Боня	2	0	0					
26 Сельма	0	0	0					
27 Пёстрый	0	3	0					
28 Чесандра	0	1	0					
29 Гамлет	0	0	0					
30 Тирион	0	0	0					
31 Зайка	0	2	0					
32 Родя	2	0	0					
33 Тайвин	0	0	0					
34 Шустрый	0	0	0					
35 Бенладен	1	0	0					
36 Джинни	0	0	0					
37 Виннипух	0	0	0					
38 Марти	1	0	0					
39. Стрёмный	0	0	0					
40 Желтуха	3	0	0					
41 Брандон	1	0	0					
42 Артур	1	3	0					

Таблица.7 Манипулирование с грунтом, касание стенки, разгребание подстилки в неволе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1 Гена	1	2	4					
2 Герман	2	2	6					
3 Мапи	3	1	4					

4Арья	4	1	3					
5Бурин	2	2	4					
6Хрюня	4	0	2					
7Боня	2	3	0					
8Ева F	1	4	2					
9Кейт F	10	5	0	0.33	100	+1.03	0.30	A
10Нед F	1	9	2	-0.8		-2.21	0.02	R
11КолянF	2	2	1					
12Форрест	0	0	0					
13Семён	0	1	0					
14Соня	0	1	0					
15Герачко	2	1	0					
16Хохля	0	1	0					
17Чёрный	1	0	2					
18Лапа	1	0	0					
19Сима	0	0	0					
20Белонос	0	2	2					
21Волосян	0	1	0					
22Сельма	0	0	0					
23Оля	0	0	6					
24Старец	1	2	0					
25 Дрю	0	2	0					
26 Мотя	1	1	4					
27Пёстрый	2	2	3					
28Чесандра	2	2	3					
29Гамлет	1	1	3					

30Тирион	0	0	0					
31Зайка	1	0	0					
32Родя	0	0	0					
33Тайвин	0	0	5					
34Шустрый	0	0	0					
35Бенладен	0	0	3					
36Джинни	0	0	4					
37Виннипух	0	0	4					
38Марти	0	0	4					
39.Стрёмный	0	1	5					
40Желтуха	0	3	5					
41Брандон	0	2	2					
42Артур	0	2	2					

Таблица 8. Захват корма в природе

Номер, кличка	L	R	B
1Ночной толстяк	2	0	0
2Ночной почесун	0	3	1
3Ночной строитель	1	0	0
4Ночной нахал	0	4	1
5Ночной толстохвост	1	1	1
6Ночной король	4	1	1
7Ночной Славик	2	1	1
8Ночной фырчун	0	0	0

9Ночной трусишка	0	2	0
10 Ночной мокроголовый	0	0	0

Таблица 9. Аутогруминг в природе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	z	P	Предп.
1Ночной толстяк	1	1	0				
2Ночной почесун	9	1	0	0,8	+2.21	0.02	L
3Ночной строитель	1	0	0				
4Ночной нахал	0	0	0				
5Ночной толстохвост	0	3	0				
6Ночной король	0	0	1				
7Ночной Славик	0	0	0				
8Ночной фырчун	2	0	1				
9Ночной трусишка	1	3	0	0			
10 Ночной мокроголовый	0	0	0				

Таблица 10. Груминг других особей в природе

Номер, кличка	L	R	B
1Ночной толстяк	1	0	0

2Ночной почесун	2	0	0
3Ночной строитель	0	0	0
4Ночной нахал	0	0	0
5Ночной толстохвост	1	2	0
6Ночной король	0	3	0
7Ночной Славик	0	1	0
8Ночной фырчун	0	0	0
9Ночной трусишка	1	0	0
10 Ночной мокроголовый	0	0	0

Таблица 11. Придерживание корма или стройматериала в природе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Ночной толстяк	5	7	0	-0,17	100	-0.29	0.77	A
2Ночной почесун	14	1	0	0,87	100	+3.1	0.0009	L
3Ночной строитель	18	1	0	0,89	100	+3.67	0.00007	L
4Ночной нахал	1	9	0	-0.8	100	-2.21	0.02	R
5Ночной толстохвост	11	2	0	0,69	100	+2.22	0.022	L
6Ночной король	15	0	0	0,2	100	+3.61	0.00006	L
7Ночной Славик	13	10	0	1	100	+0.42	0.67	A
8Ночной фырчун	1	6	1	-0,71	87,5			
9Ночной	1	5	1	0	67			

трусишка								
10 Ночной мокроголовый	5	1	0	0,67	100			

Таблица 12. Манипуляции с грунтом в природе

Номер, кличка	L	R	B	ИР	УКМ	z	P	Предп.
1Ночной толстяк	0	0	0					
2Ночной почесун	0	0	0					
3Ночной строитель	7	12	1	-0,41	94,4	-1.46	0.14	R
4Ночной нахал	13	4	1	0,52	89,5	+1.94	0.04	L
5Ночной толстохвост	0	5	0	-1				R
6Ночной король	0	0	2	0	0			
7Ночной Славик	1	0	1	1	50			
8Ночной фырчун	12	2	0	0,71	100	+2.41	0.01	L
9Ночной трусишка	1	6	3	-0,6	62,5			
10 Ночной мокроголовый	1	16	1	-0,88	94,4			L

Таблица 13. Данные по бобрам из работы АЛ Герман (1973)

№ бобра	L	R	Первое касание
1	3	0	L

2	0	4	R
3	0	2	R
4	0	2	R
5	0	2	R
6	2	0	L
7	2	0	L
8	0	2	R
9	2	0	L
10	3	0	L
11	0	4	R
12	3	0	L
13	0	2	R
14	3	0	L
15	0	8	R
16	0	2	R
17	0	2	R
18	0	2	R
19	2	0	L
20	2	0	L
21	3	0	L
22	2	0	L
23	3	0	L
24	4	0	L
25	2	0	L
26	2	0	L
27	3	0	L

28	2	0	L
29	0	3	R

Таблица 14. Анализ первого акта активности групп бобров

Вид активности и группа	L	R	z	P
Ферма, мягкий корм	12	11	+0	1.0
Ферма, морковь в кормушке	21	15	+0.83	0.40
Ферма, трава	20	14	+0.86	0.39
Ферма, удержание чурбака	22	11	+1.74	0.08
Ферма, грунт	13	17	-0.55	0.58
Ферма, аутогруминг	19	16	+0.34	0.73
Ферма, груминг другой особи	16	13	+0.37	0.71
Заповедник, суммарная активность	21	14	+1.01	0.31
Ферма, суммарная активность	144	111	+2	0.044

Таблица 15. Суммарные данные по бобрам разных групп

Кличка	Тип содержания	L	R	B	ИР	z	P	УКМ	Предп
1.Хрюня	Шед	31	19	28	0.24	+1.56	0.12	64	A
2Бурин	Шед	24	23	30	0.021	+0	1.0	35	A
3Форрест	Шед	24	27	33	-0.058	-0.28	0.78	60	A
4Семён	шед	23	16	25	0.179	-0.29	0.77	61	A
5Соня	Шед	31	27	15	0.068	+0.39	0.69	79	A
6Хохля	Шед	30	28	12	0.034	+0.13	0.89	82.8	A

7Колян F	Бобронариум	62	27	3	0.4	+3.6	0.0002	96.7	L
8Ева F	Бобронариум	23	60	22	-0.45	-3.95	0.00006	79	R
9Кейт F	Бобронариум	58	39	23	0.2	+1.83	0.067	81.5	A
10Нед F	Бобронариум	31	53	9	-0.26	-2.29	0.021	90	R
11Чёрный	Шед	16	12	13	0.14	+0.57	0.571	68.2	A
12Лапа	Шед	21	16	25	0.135	+0.66	0.51	59	A
13 Сима	Шед	8	6	15	0.142	+0.27	0.79	48.27	A
14Белонос	Шед	13	18	14	-0.161	-0.72	0.47	68.9	A
15Волосян	Шед	10	11	10	-0.04	0	1.0	67.8	A
16Герачко	Шед	17	17	10	0	0	1.0	77.27	A
17Оля	Шед	2	9	13	-0.63	-1.81	0.065	45.8	A
18 Старец	Шед	6	5	8	0.09	+0	1.0	57.9	A
19 Дрю	Шед	30	12	17	0.43	+2.62	0.0079	71.2	L
20 Мотя	Шед	29	9	27	0.52	+3.08	0.0016	58.5	L
21 Гена	Шед	9	9	14	0	0	1.0	56.3	A
22 Герман	Шед	12	10	15	0.09	-0.21	0.83	59.5	A
23 Мапи	Шед	25	19	18	0.14	+1.6	0.10	70.1	A
24 Арья	Шед	32	8	28	0.6	+3.64	0.00018	58.9	L
25 Боня	Шед	20	15	13	0.14	+0.68	0.49	72.9	A
26 Сельма	Шед	20	16	21	0.11	+0.5	0.61	63.2	A
27Пёстрый	Шед	12	13	11	-0.04	0	1.0	69.4	A
28Чесандра	Шед	31	19	14	0.44	+1.56	0.11	78.1	A

29Гамлет	Шед	9	4	5	0.38	+1.11	0.26	72.3	A
30Тирион	Шед	8	11	15	-0.15	-0.46	0.64	55.8	A
31Зайка	Шед	11	12	10	-0.04	0	1.0	69.7	A
32Родя	шед	3	1	1	-	-	-	-	-
33Тайвин	Шед	7	25	23	-0.56	-3.01	0.002	58.2	R
34Шустрый	Шед	2	4	14	-	-	-	30.0	-
35Бенладен	Шед	10	8	10	0.11	+0.24	0.81	64.3	A
36Джинни	Шед	10	13	11	-0.13	-0.42	0.67	67.6	A
37Виннипух	Шед	16	13	19	0.10	+0.37	0.7	60.4	A
38Марти	Шед	11	6	21	0.29	+0.97	0.33	44.7	A
39.Стрёмный	Шед	9	2	8	0.63	+1.81	0.06	57.9	A
40Желтуха	Шед	13	35	23	-0.46	-3.03	0.002	67.6	R
41Брандон	Шед	8	21	18	-0.44	-2.23	0.02	61.8	R
42Артур	Шед	14	26	29	-0.3	-1.74	0.08	57.9	A
43Ночной толстяк	Заповедник	9	1	0	0.8	+2.21	0.02	-	L
44Ночной почесун	Заповедник	25	5	1	0.67	+3.47	0.0003	96.8	L
45Ночной строитель	Заповедник	27	13	1	0.35	+2.06	0.038	97.6	L
46Ночной нахал	Заповедник	14	17	2	-0.09	-0.36	0.72	93.9	A
47Ночной толстохвост	Заповедник	13	13	1	0	0	1.0	96.3	A

48Ночной король	Заповедник	19	4	4	0.65	+2.92	0.002	85.2	L
49Ночной Славик	Заповедник	16	10	2	0.23	+0.98	0.03	92.9	L
50Ночной фырчун	Заповедник	15	8	2	0.30	+1.25	0.21	92.0	L
51Ночной трусишка	Заповедник	4	16	4	-0.60	-2.46	-0.01	83.3	R
52 Ночной мокроголовый	заповедник	6	17	1	0.48	-2.09	0.034	95.8	R

Таблица 16. Результаты анализа данных А.Л. Герман в 1958 г. по тесту первого касания (Герман, 1973)

L	R	Z	P
17	12	+0.74	<0.5

Таблица 17. Число латерализованных особей в трех группах бобров

Группа	Всего особей	Всего латерализованных особей	Процент латерализованных особей, %	Из них	
				L	R
Шедовые	38	6	16	3	3
Бобронариумные	4	3	75	1	2
Дикие	10	8	80	6	2

Таблица 18. Тест Вилкоксона по ИР

One sample Wilcoxon test		A	B	C
		ИР шеды	ИР полудикие	ИР дикие
1	Theoretical median	0.000	0.000	0.000
2	Actual median	0.09000	-0.03000	0.3250
3	Number of values	36	4	10
4				
5	Wilcoxon Signed Rank Test			
6	Sum of signed ranks (W)	165.0	-2.000	31.00
7	Sum of positive ranks	380.0	4.000	38.00
8	Sum of negative ranks	-215.0	-6.000	-7.000
9	P value (two tailed)	0.1615	0.8750	0.0742
10	Exact or estimate?	Exact	Exact	Exact
11	P value summary	ns	ns	ns
12	Significant (alpha=0.05)?	No	No	No
13				
14	How big is the discrepancy?			
15	Discrepancy	0.09000	-0.03000	0.3250
16				
17				
18				
19				

Таблица 19 Тест ANOVA по ИР

IP знаки.pzfx:Kruskal-Wallis test of Column: Entering replicate data - GraphPad Prism 8.2.1 (441)

File Edit View Insert Change Arrange Family Window Help

Prism File Sheet Undo Clipboard Analysis Interpret Change Draw Write

Search...

ANOVA results x Multiple comparisons x

Kruskal-Wallis test
ANOVA results

1	Table Analyzed	Column: Entering replicate data
2		
3	Kruskal-Wallis test	
4	P value	0.1485
5	Exact or approximate P value?	Approximate
6	P value summary	ns
7	Do the medians vary signif. (P < 0.05)?	No
8	Number of groups	3
9	Kruskal-Wallis statistic	3.814
10		
11	Data summary	
12	Number of treatments (columns)	3
13	Number of values (total)	50
14		
15		
16		
17		

Таблица 20 Тест Краскелла-Уоллеса по ИР

IP знаки.pzfx:Kruskal-Wallis test of Column: Entering replicate data - GraphPad Prism 8.2.1 (441)

File Edit View Insert Change Arrange Family Window Help

Prism File Sheet Undo Clipboard Analysis Interpret Change Draw Write Text Export Print Send

Search...

ANOVA results x Multiple comparisons x

Kruskal-Wallis test
Multiple comparisons

1	Number of families	1					
2	Number of comparisons per family	3					
3	Alpha	0.05					
4							
5	Dunn's multiple comparisons test	Mean rank diff.	Significant?	Summary	Adjusted P Value		
6	ИР шеды vs. ИР полудикие	1.667	No	ns	>0.9999	A-B	
7	ИР шеды vs. ИР дикие	-9.833	No	ns	0.1772	A-C	
8	ИР полудикие vs. ИР дикие	-11.50	No	ns	0.5467	B-C	
9							
10	Test details	Mean rank 1	Mean rank 2	Mean rank diff.	n1	n2	Z
11	ИР шеды vs. ИР полудикие	23.67	22.00	1.667	36	4	0.2170
12	ИР шеды vs. ИР дикие	23.67	33.50	-9.833	36	10	1.888
13	ИР полудикие vs. ИР дикие	22.00	33.50	-11.50	4	10	1.334
14							
15							

Таблица 21. Тест Краскелла-Уоллеса по УКМ

Kruskal-Wallis test	
1	Table Analyzed
2	
3	Kruskal-Wallis test
4	P value
5	Exact or approximate P value?
6	P value summary
7	Do the medians vary signif. (P < 0.05)?
8	Number of groups
9	Kruskal-Wallis statistic
10	
11	Data summary
12	Number of treatments (columns)
13	Number of values (total)
14	
15	

Таблица 22. Тест ANOVA По УКМ

Ordinary one-way ANOVA		Multiple comparisons							
1	Number of families	1							
2	Number of comparisons per family	3							
3	Alpha	0.05							
4									
5	Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Significant?	Summary	Adjusted P Value			
6	ИР шеды vs. ИР полудикие	-24.60	-37.72 to -11.48	Yes	***	0.0001	A-B		
7	ИР шеды vs. ИР дикие	-30.45	-39.71 to -21.18	Yes	****	<0.0001	A-C		
8	ИР полудикие vs. ИР дикие	-5.844	-20.82 to 9.134	No	ns	0.6153	B-C		
9									
10	Test details	Mean 1	Mean 2	Mean Diff.	SE of diff.	n1	n2	q	DF
11	ИР шеды vs. ИР полудикие	62.20	86.80	-24.60	5.421	37	4	6.419	47
12	ИР шеды vs. ИР дикие	62.20	92.64	-30.45	3.828	37	9	11.25	47
13	ИР полудикие vs. ИР дикие	86.80	92.64	-5.844	6.189	4	9	1.335	47
14									
15									
16									
17									

Таблица 23 .Тест Вилкоксона по модулю ИР

Project1 ИР модуль столбики по 3 кат.pzfx:One sample Wilcoxon test of Column: Entering replicate data - GraphPad Prism 8.2.1 (441)

		A	B	C	D
		домашние	бобронариум	дикие	
1	Theoretical median	0.000	0.000	0.000	
2	Actual median	0.1400	0.3300	0.4150	
3	Number of values	36	4	10	
4					
5	Wilcoxon Signed Rank Test				
6	Sum of signed ranks (W)	595.0	10.00	45.00	
7	Sum of positive ranks	595.0	10.00	45.00	
8	Sum of negative ranks	0.000	0.000	0.000	
9	P value (two tailed)	<0.0001	0.1250	0.0039	
10	Exact or estimate?	Exact	Exact	Exact	
11	P value summary	****	ns	**	
12	Significant (alpha=0.05)?	Yes	No	Yes	
13					
14	How big is the discrepancy?				
15	Discrepancy	0.1400	0.3300	0.4150	
16					

Приложение 5. Словарь терминов

В настоящей работе применены следующие термины с соответствующими определениями.

1. бимануальные действия: Действия с одновременным участием двух передних конечностей. В исследованиях латерализации функций конечностей этот термин обычно применяют к действиям, при выполнении которых левая и правая конечности выполняют разные функции, например, одна конечность держит ёмкость с пищей, а вторая – достаёт и подносит пищевой объект ко рту (Hopkins, 1995; Meunier, Vauclair, 2007; Leca et al., 2010; Hopkins et al., 2011).
2. бипедальная локомоция: Передвижение на двух задних конечностях (Skoyles, 2006).

3. бипедальное положение: Положение тела, при котором животное стоит на двух задних конечностях (Westergaard et al., 1998).
4. бипедальность (степень бипедальности) вида: То, в какой степени для вида характерна бипедальная локомоция и принятие бипедального положения по сравнению с другими видами (Ward, 1995).
5. индекс рукости (ИР) (handedness index): Индекс, используемый для оценки предпочтений в использовании передних конечностей у животных в подавляющем большинстве всех современных исследований в данной области (Strauss, Wada, 1983; Westergaard et al., 1998; Wells, 2003; Braccini et al., 2010; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012). Абсолютное значение среднего ИР (в англоязычной литературе – «absolute mean handedness index») используется для оценки однонаправленности предпочтений в группе (Phillips, Hopkins, 2007; Lilak, Phillips, 2008).
6. индекс рукости абсолютный (Абс-ИР) (absolute handedness index): Абсолютные значения индекса рукости, то есть значения индекса рукости без учета знака плюс/ минус. Используется для оценки степени латерализации (Westergaard et al., 1998; Wells, 2003; Braccini et al., 2010; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012).
7. квадропедальная локомоция: Передвижение на двух задних и двух передних конечностях (Webster, Dawson, 2003).
8. квадропедальное положение: Положение тела, при котором животное стоит на двух передних и двух задних конечностях (Westergaard et al., 1998).
9. контралатеральный: Расположенный на противоположной стороне тела (Геодакян, 1993). Для правой руки, например, контралатеральным будет являться левое полушарие мозга.
10. латерализация поведения (или поведенческая латерализация): Разнообразные лево-/правосторонние склонности в проявлении поведенческих реакций животных, к примеру, предпочтение использовать одну из пары конечностей для выполнения определённых задач или более выраженная реакция на стимул, предъявляемый в поле зрения одного из глаз (Rogers, 2002; Rogers et al., 2013).
11. латерализация функций конечностей: Асимметричное участие парных конечностей в осуществлении двигательных задач (Hook, 2004; Rogers, 2009).

12. латерализация функций конечностей на групповом уровне (групповой уровень латерализации): Преобладание левшей (правшей) в исследуемой выборке (Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2002). Для оценки групповой латерализации обычно проводится сравнение числа левшей и числа правшей, а также проверяется наличие лево-/правостороннего тренда в средних значениях показателей латерализации, таких как индекс руки (Westergaard et al., 1998; Wells, 2003; Meguerditchian et al., 2010).
13. латерализация функций конечностей на индивидуальном уровне (индивидуальный уровень латерализации): Предпочтение особи использовать левую или правую конечность (Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2002).
14. латерализация на подгрупповом уровне: Латерализация, существующая только у части исследуемых особей, объединённых по какому-либо признаку, например, по полу (Wells, 2003).
15. латерализованная (нелатерализованная) особь: Особь, имеющая (не имеющая) предпочтения использовать левую или правую конечность (Rogers, 2002).
16. латерализованное использование конечностей: Неравноценное использование левой и правой конечностей (Goree, Wassersug, 2001; Rogers, 2002; Baciadonna et al., 2010).
17. моторная асимметрия (моторная латерализация): Асимметрия двигательной активности организма (Брагина, Доброхотова, 1981; Rogers, 2009).
18. направленность латерализации: Это понятие используется для обозначения того, в какую сторону (влево или вправо) существует уклон в латерализации (Rogers, 2002). В случае латерализации функций конечностей направленность латерализации (направленность предпочтения конечности) отражают значения индекса руки (Wells, 2003; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012).
19. предпочтение конечности: Преимущественное использование левой или правой конечности (Goree, Wassersug, 2001; Robins, Rogers, 2006b; Zucca et al., 2011a).
20. рукость (handedness): Преимущество или преобладание одной руки над другой при осуществлении действий у человека (Coren, Porac, 1977; Леутин, Николаева 2005; Браун, 2006). В англоязычной литературе употребляется также и по отношению к животным (Goree, Wassersug, 2001; Hopkins et al., 2007; Llorente et al., 2011; Zhao et al., 2012).

21. степень латерализации: Это понятие используется для обозначения того, как сильно выражена латерализация вне зависимости от её направленности (Ward et al., 1993). В случае латерализации функций конечностей степень латерализации (степень предпочтения конечности) отражают абсолютные значения индекса рукокости (Wells, 2003; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012).

22. трипедальное положение тела: Положение, при котором животное стоит на двух задних конечностях и одной передней (Clark et al., 1993).

23. унимануальные действия (унимануальные типы поведения): Действия (типы поведения), в которых животное использует одну переднюю конечность (Meunier, Vauclair, 2007; Leca et al., 2010).

24. унимануальный коэффициент Малашичева (УКМ): Показатель, описывающий процент унимануальных действий в общем числе действий передними конечностями

Приложение 6.Список сокращений и условных обозначений

Абс-ИР Абсолютное значение индекса рукокости

ИР Индекс рукокости

А Без предпочтения

Р Правая конечность

L Левая конечность

В действие двумя конечностями одновременно

n Число исследованных особей