

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский
государственный университет»

На правах рукописи

Гилёв Андрей Николаевич

**ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У
СУМЧАТЫХ (MAMMALIA: MARSUPIALIA)**

03.02.04 – Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
доцент Е. Б. Малашичев

Санкт-Петербург – 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	8
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
1.1 Межполушарная асимметрия и латерализация поведения позвоночных животных	15
1.2 Латерализация функций конечностей у позвоночных животных	19
1.2.1 Рукость человека и латерализованное использование конечностей у животных.....	19
1.2.2 Распространённость латерализации функций конечностей среди позвоночных	23
1.2.3 Основные подходы к изучению предпочтений в использовании конечностей	37
1.2.4. Методы оценки предпочтений в использовании конечностей: эксперимент и наблюдения в неволе и в природе	39
1.2.5 Классификация типов латерализации функций передних конечностей.....	42
1.3 Пластичность проявления латерализации функций передних конечностей у млекопитающих.....	44
1.3.1 Основные факторы, влияющие на проявление латерализации функций передних конечностей на внутривидовом уровне	44
1.3.2 Межвидовые различия в проявлении латерализации функций передних конечностей	50
1.4 Особенности образа жизни и локомоции объектов исследования.....	52
1.4.1 Домовый опоссум, <i>Monodelphis domestica</i> (Wagner, 1842)	53
1.4.2 Карликовая сумчатая летяга, <i>Petaurus breviceps</i> (Waterhouse, 1838)	54
1.4.3 Кенгуру Гудфеллоу, <i>Dendrolagus goodfellowi</i> (Thomas, 1908).....	54
1.4.4 Рыже-серый валлаби, <i>Macropus (Notamacropus) rufogriseus</i> (Desmarest, 1817).....	55
1.4.5 Серый кенгуру, <i>Macropus (Macropus) giganteus</i> (Shaw, 1790).....	56
1.4.6 Рыжий кенгуру, <i>Macropus (Osphranter) rufus</i> (Desmarest, 1822)	57
1.4.7 Гребнехвостый кенгуру, <i>Bettongia penicillata</i> (Gray, 1837).....	57
1.5 Заключение	58

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	59
2.1 Объекты исследования и места сбора материала.....	59
2.1.1 Домовый опоссум, <i>Monodelphis domestica</i>	59
2.1.2 Карликовая сумчатая летяга, <i>Petaurus breviceps</i>	59
2.1.3 Кенгуру Гудфеллоу, <i>Dendrolagus goodfellowi</i>	60
2.1.4 Рыже-серый валлаби, <i>Macropus (Notamacropus) rufogriseus</i>	60
2.1.5 Серый кенгуру, <i>Macropus (Macropus) giganteus</i>	62
2.1.6 Рыжий кенгуру, <i>Macropus (Osphranter) rufus</i>	63
2.1.7 Гребнехвостый кенгуру, <i>Bettongia penicillata</i>	63
2.2 Сбор материала.....	64
2.2.1. Типы поведения с использованием одной передней конечности	64
2.2.2 Особенности исследования животных в неволе	67
2.2.3 Особенности исследования животных в природе.....	67
2.3 Статистический анализ материала	70
2.3.1 Оценка индивидуальных предпочтений в использовании передних конечностей	70
2.3.2 Оценка групповой латерализации в использовании передних конечностей	72
2.3.3 Оценка влияния пола, возраста и типа поведения на направленность и степень латерализации в использовании передних конечностей	73
ГЛАВА 3. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СУМЧАТЫХ В НЕВОЛЕ	75
3.1 Латерализация функций передних конечностей у домового опоссума, <i>Monodelphis domestica</i>	75
3.1.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	75
3.1.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей.....	76
3.1.3 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	77

3.1.4 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	80
3.2 Латерализация функций передних конечностей у карликовой сумчатой летяги, <i>Petaurus breviceps</i>	81
3.2.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	81
3.2.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	82
3.2.3 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения особей на направленность латерализации в использовании передних конечностей	83
3.2.4 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	86
3.3 Латерализация функций передних конечностей у кенгуру Гудфеллоу, <i>Dendrolagus goodfellowi</i>	86
3.3.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	86
3.3.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	87
3.3.3 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	89
3.3.4 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	90
3.4 Латерализация функций передних конечностей у рыже-серых валлаби, <i>Macropus (Notamacropus) rufogriseus</i>	91
3.4.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	91
3.4.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	92
3.4.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	95
3.4.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	95
3.5 Латерализация функций передних конечностей у серых кенгуру, <i>Macropus (Macropus) giganteus</i>	96

3.5.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	96
3.5.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	98
3.5.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	102
3.5.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	103
3.6 Латерализация функций передних конечностей у гребнехвостого кенгуру, <i>Bettongia penicillata</i>	103
3.6.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	103
3.6.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	104
3.6.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	107
3.6.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	107
3.7 Заключение	108
ГЛАВА 4. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СУМЧАТЫХ В ПРИРОДЕ	111
4.1 Латерализация функций передних конечностей у рыже-серых валлаби, <i>Macropus (Notamacropus) rufogriseus</i>	111
4.1.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	111
4.1.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	112
4.1.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	116
4.1.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	117
4.1.5 Оценка латерализации в использовании передних конечностей методом маршрутного учета	117

4.1.6 Сравнение латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе	118
4.2 Латерализация функций передних конечностей у серого кенгуру, <i>Macropus (Macropus) giganteus</i>	120
4.2.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	120
4.2.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	121
4.2.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	123
4.2.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	124
4.2.5 Оценка латерализации в использовании передних конечностей методом маршрутного учета	124
4.2.6 Сравнение латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе	125
4.3 Латерализация функций передних конечностей у рыжих кенгуру, <i>Macropus (Osphranter) rufus</i>	127
4.3.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности	127
4.3.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей	128
4.3.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей	130
4.3.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей	131
4.4 Заключение	131
ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ	134
5.1 Индивидуальная и групповая латерализация функций конечностей у сумчатых	134
5.2 Влияние характеристик выполняемого действия на выраженность латерализации	136
5.3 Влияние пола и возраста особей на выраженность латерализации	141
5.4 Межвидовые различия в проявлении латерализации	145

5.5 Выводы.....	150
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	152
БЛАГОДАРНОСТИ	154
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	155
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	155
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	159
СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА.....	188
ПРИЛОЖЕНИЕ А (обязательное) Иллюстрации к методике сбора данных	190
ПРИЛОЖЕНИЕ Б (обязательное) Типы поведения с использованием одной передней конечности у сумчатых в неволе	193
ПРИЛОЖЕНИЕ В (обязательное) Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у сумчатых в неволе	196
ПРИЛОЖЕНИЕ Г (обязательное) Типы поведения с использованием одной передней конечности у сумчатых в природе.....	210
ПРИЛОЖЕНИЕ Д (обязательное) Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у сумчатых в природе	213

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы. Под латерализацией функций конечностей у животных принято понимать асимметричное участие парных конечностей в осуществлении двигательных задач [Hook, 2004; Rogers, 2009]. Интенсивные исследования в этой области в течение последних десятилетий показали, что выраженная в различной степени латерализация функций конечностей является распространённой чертой позвоночных и проявляется в поведении животных в форме предпочтений использовать левую или правую конечность при выполнении определенных действий [Бианки, 1985; Hook, 2004; Ströckens et al., 2013]. У многих видов позвоночных была доказана связь между предпочтением конечности и межполушарной асимметрией мозга [Nudo et al., 1992; Hopkins, Pilcher, 2001; Phillips et al., 2005; Dadda et al., 2006; Hopkins et al., 2007; Rogers, 2009; Hopkins, Nir, 2010; Brown, Magat, 2011b]. Результаты некоторых исследований указывают на то, что латерализация функций конечностей биологически выгодна для особи [Lorincz, Fabre-Thorpe, 1996; Marchant, McGrew, 1996; Magat, Brown, 2009]. Преимущества, связанные с латерализацией функций конечностей, такие как повышение эффективности действий [Magat, Brown, 2009; Flindall et al., 2013; Mangalam et al., 2014] и понижение временных затрат на координацию и инициирование движения [Papademetriou et al., 2005], могут объяснять широкую распространённость этого феномена среди позвоночных животных.

Латерализация функций передних конечностей наиболее детально исследована у плацентарных млекопитающих (Mammalia: Placentalia) [Ströckens et al., 2013]. Традиционно модельной группой для изучения предпочтений в использовании конечностей у млекопитающих служили приматы (Primates) [Hopkins, 2006], тогда как другие отряды не подвергались систематическому исследованию [Ströckens et al., 2013]. На примере приматов были выявлены основные факторы, влияющие на

проявление латерализации функций передних конечностей на внутри- и межвидовом уровне. У особей одного вида выраженность латерализации может зависеть от пола и возраста особи, характеристик выполняемого действия и условий содержания (подробнее см. раздел 1.3). В качестве ключевой характеристики вида, определяющей проявление латерализации в использовании конечностей, часто рассматривается способ передвижения, а именно использование бипедалной или квадропедальной локомоции [MacNeilage, 1991; Ward, 1995; Westergaard et al., 1998]. Недостаток информации по другим группам млекопитающих не позволяет оценить универсальность влияния этих факторов на предпочтение конечности и выявить общие закономерности проявления латерализации функций конечностей у млекопитающих.

Сумчатые млекопитающие (Mammalia: Marsupialia) практически не исследованы с точки зрения латерализации функций конечностей и при этом обладают рядом черт, позволяющих использовать эту группу млекопитающих для проверки закономерностей, выявленных на приматах. Развитая манипулятивная активность сумчатых [Iwaniuk et al., 2000] позволяет исследовать предпочтения в использовании передних конечностей в различных типах поведения и оценить влияние характеристик выполняемых действий на проявление латерализации. У приматов выраженность предпочтения конечности зависит от того, из какого положения тела животное выполняет действие: бипедалного (стоя на задних конечностях) или квадропедального (стоя на задних и передних конечностях) [Hopkins, 1993; Ward et al., 1993; Westergaard et al., 1997; Blois-Heulin et al., 2007]. Для многих видов сумчатых типично как квадропедальное, так и бипедалное положение [Hume et al., 1989; Webster, Dawson, 2003; Dawson, 2012], что делает их удобной моделью для изучения влияния положения тела на латерализацию. Кроме того, среди сумчатых есть квадропедальные виды и виды, использующие преимущественно бипедалную локомоцию [Webster, Dawson, 2003; Kear et al.,

2008]. Это позволяет проверить гипотезу о взаимосвязи между освоением бипедальной локомоции и проявлением ярко выраженной латерализации функций передних конечностей, которая ранее была исследована только на приматах [Ward, 1995; Westergaard et al., 1998; Corbetta, 2003]. Так как у сумчатых развитие передних конечностей в онтогенезе происходит значительно быстрее, чем у большинства плацентарных [Cooper, Steppan, 2010], а у некоторых видов (например, представителей семейства Macropodidae) развитая манипулятивная активность проявляется уже на стадии постоянного нахождения в сумке матери [Dawson, 2012], эта группа млекопитающих является наиболее подходящей для изучения ранних проявлений латерализации функций передних конечностей. Таким образом, сумчатые могут служить удобной модельной группой для дальнейшего разностороннего изучения латерализации функций конечностей у млекопитающих.

Цель и задачи. В рамках цели работы – изучения латерализации функций передних конечностей у сумчатых, были поставлены следующие задачи:

1. Определить наличие латерализации в использовании передних конечностей у представителей разных семейств сумчатых на индивидуальном и групповом уровнях;
2. Исследовать влияние пола животных и характеристик выполняемого действия на направленность и степень латерализации;
3. На примере представителей семейства Macropodidae оценить проявление латерализации у детёнышей сумчатых, а также сравнить направленность и степень латерализации у особей в неволе и в природе;
4. Сравнить проявление латерализации у видов с бипедальной и квадропедальной локомоцией.

Научная новизна работы. В работе впервые была исследована латерализация функций передних конечностей у семи видов сумчатых: домового опоссума, *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Didelphimorphia), карликовой сумчатой летяги,

Petaurus breviceps (Petauridae, Diprotodontia), кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi* (Macropodidae, Diprotodontia), рыже-серого валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* (Macropodidae, Diprotodontia), серого кенгуру, *M. (M.) giganteus* (Macropodidae, Diprotodontia), рыжего кенгуру, *M. (Osphranter) rufus* (Macropodidae, Diprotodontia) и гребнехвостого кенгуру, *Bettongia penicillata* (Potoroidae, Diprotodontia). У каждого вида предпочтения в использовании конечностей были изучены, как минимум, в четырёх типах поведения. Была проведена оценка влияния на латерализацию таких факторов, как пол и возраст особи, тип поведения и положение тела при выполнении действия (квадропедальное/бипедальное). Среди млекопитающих такие разносторонние исследования латерализации функций конечностей ранее проводили только на приматах.

В результате работы впервые была исследована латерализация у детёнышей сумчатых, были выявлены уникально ранние проявления латерализованной манипулятивной активности на стадии постоянного нахождения в сумке матери. Сравнение латерализации у бипедальных и квадропедальных видов, а также исследование латерализации в бимануальных манипуляциях ранее проводилось только среди приматов. Влияние положения тела животного на проявление асимметричного использования передних конечностей было впервые продемонстрировано для млекопитающих, не принадлежащих к отряду Приматы. В ходе работы впервые получены данные о латерализации у сумчатых в природе. Исследования латерализации у млекопитающих в природе крайне редки, и ранее данные по предпочтению одной конечности у животных одного вида в природе и в неволе напрямую не сравнивали. В настоящей работе у двух видов сумчатых было проведено сравнение предпочтений в использовании передних конечностей у особей в неволе и в природе в идентичных типах поведения.

В диссертации использованы результаты научных работ, выполненных автором лично и в соавторстве [Гилёв, 2010; Гилёв и др., 2011; Гилёв и др., 2012а; б;

Гилёв, Каренина, 2012; Гилёв, 2014; Giljov et al., 2012a; b; Giljov et al., 2013].

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы расширяют представление о распространённости латерализации функций конечностей среди млекопитающих. У сумчатых было впервые исследовано влияние основных факторов, которые определяют выраженность латерализации у плацентарных, что позволило проверить универсальность выявленных ранее закономерностей в проявлении латерализованного использования конечностей среди млекопитающих. Сравнение проявления предпочтений в использовании конечностей у сумчатых и плацентарных, содержащееся в работе, имеет значение для понимания эволюции латерализации функций конечностей у млекопитающих. Сравнение видов сумчатых с разными локомоторными характеристиками важно для прояснения взаимосвязи между способом локомоции и проявлением латерализации. Результаты, полученные по детёнышам сумчатых, подтверждают, что латерализованное использование конечностей проявляется на ранних этапах постнатального развития, а также демонстрируют возможность изучения ранних проявлений манипулятивного поведения на сумчатых. В ходе работы были выявлены наиболее распространённые типы действий, в которых исследованные виды используют одну переднюю конечность, что может быть использовано для дальнейшего изучения асимметричного использования конечностей у сумчатых. Материалы диссертации могут быть использованы для подготовки лекций и пособий по поведению и физиологии позвоночных животных, териологии.

Методы исследования. В работе была использована широко применяемая схема исследования латерализации функций передних конечностей у млекопитающих [Boesch, 1991; Lonsdorf, Hopkins, 2005; Rigamonti et al., 2005; Blois-Heulin et al., 2007; Zhao et al., 2008b; Smith, Thompson, 2011], адаптированная к объектам работы. Так как экспериментальные условия могут влиять на естественное проявление асимметричного использования конечностей у животных [Hopkins, 2006;

Lhota et al., 2009; Rogers, 2010; Schnoell et al., 2014], предпочтительным методом сбора материала для описания латерализации функций передних конечностей у вида является наблюдение. В настоящей работе были проведены наблюдения за повседневным поведением сумчатых в неволе и в природе. Для анализа материала были использованы статистические методы, широко применяемые в работах по оценке латерализации функций конечностей у позвоночных [Strauss, Wada, 1983; Westergaard et al., 1998; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012]. При выборе мест и освоении методов наблюдений за кенгуровыми (Macropodidae) в природе автором были проведены консультации и совместные полевые выезды с австралийскими специалистами по исследованию кенгуровых Дж. Инграм (J. Ingram, University of Tasmania) и Т. Доусоном (T. Dawson, University of New South Wales).

Положения, выносимые на защиту:

1. В зависимости от видовой принадлежности, латерализация функций передних конечностей у исследованных сумчатых проявляется на групповом уровне или только у отдельных особей.
2. На направленность латерализации в использовании передних конечностей у сумчатых может оказывать влияние пол особи (у домового опоссума и карликовой сумчатой летяги) и характеристики выполняемого действия (у рыже-серого валлаби).
3. У представителей семейства Macropodidae (рыже-серых валлаби и серых кенгуру) латерализация функций передних конечностей характерна как для взрослых особей, так и для детёнышей, у которых она проявляется уже на стадии постоянного нахождения в сумке матери;
4. У представителей семейства Macropodidae (рыже-серых валлаби и серых кенгуру) латерализация функций передних конечностей проявляется как в неволе, так и в природных популяциях, причём направленность латерализации у особей в неволе и природе не различается;

5. Среди исследованных сумчатых для видов, преимущественно использующих бипедальную локомоцию, характерен более высокий уровень латерализации, чем для квадропедальных видов.

Степень достоверности и апробация результатов. По теме диссертации опубликовано 7 работ, из них 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК. Результаты работы были представлены на международной научно-практической конференции «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2012), на «Биосеминаре» Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, 2012), а также на научных семинарах на факультете зоологии университета Тасмании (Хобарт, Австралия, 2012), факультете ветеринарных наук университета Квинсленда (Геттон, Австралия, 2012), в научном отделе Московского зоопарка (Москва, 2013), факультете биологии, наук о Земле и окружающей среде университета Нового Южного Уэльса (Сидней, Австралия, 2013). Статья по результатам работы [Giljov et al., 2012b] была процитирована в крупномасштабных обзорных исследованиях, обобщающих основные результаты в области латерализации функций конечностей у позвоночных животных [Ströckens et al., 2013] и латерализации в целом [Rogers et al., 2013].

Структура и объем работы. Диссертация общим объёмом 219 страниц печатного текста, состоит из Введения, пяти глав, Выводов, Заключение, Списка сокращений и условных обозначений, Словаря терминов, Списка литературы, Списка иллюстративного материала и пяти Приложений и включает 22 таблицы и 37 рисунков. Список литературы содержит 274 источника, из них 244 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Межполушарная асимметрия и латерализация поведения позвоночных животных

Принцип асимметрии является одним из основных принципов функционирования парного мозга [Бианки, 1989]. Открытие, давшее начало пониманию асимметричности строения и функционирования мозга, было сделано во второй половине XIX века врачом-неврологом Полем Брока, выяснившим, что неспособность его пациента к членораздельной речи обусловлена поражением определённой области левого полушария мозга [цит. по: Lokhorst, 1996]. Однако ещё за два десятилетия до Брока, Марк Дакс выявил взаимосвязь между нарушением речевых функций и повреждением левого полушария [цит. по: Cubelli, Montagna, 1994]. Работы Карла Вернике продемонстрировали, что левое полушарие ответственно не только за производство речи, но и за способность к её пониманию [Wernicke, 1874]. Впоследствии было доказано, что принцип асимметрии проявляется в осуществлении не только речевых, но и многих других функций человеческого мозга [Brancucci et al., 2009].

Мнение о том, что функциональная асимметрия мозга характерна исключительно для человека [Warren, 1980; Crow, 2004], имело распространение вплоть до начала XXI. Положение о том, что асимметричность функционирования полушарий является уникальной человеческой характеристикой, по всей вероятности, связанной с высокими развитием интеллекта, часто встречалось в учебных пособиях по неврологии и психологии [Vallortigara et al., 2011]. Первые свидетельства существования межполушарной асимметрии у других видов зачастую резко критиковались или игнорировались [MacNeilage, 1993; Vallortigara et al., 2011].

Переломным этапом стали исследования 70–80-х годов XX века, которые выявили неоспоримые доказательства асимметричности функционирования нервной системы у нескольких видов позвоночных животных. Ф. Ноттебом и его коллеги [Nottebohm et al., 1976] обнаружили, что у канареек, *Serinus canaria* пение контролируется преимущественно левым полушарием мозга. Методом повреждения или временного блокирования одного из полушарий мозга было показано неравноценное участие левого и правого полушарий в осуществлении различных функций у домашней курицы, *Gallus gallus domesticus* [Rogers, Anson, 1979] и серой крысы, *Rattus norvegicus* [Denenberg, 1981]. В. Л. Бианки выделил основные закономерности проявления межполушарной асимметрии у животных. На основе результатов экспериментальных исследований им была предложена синтетическая индуктивно-дедуктивная гипотеза латеральной специализации мозга [Бианки, 1985]. Согласно этой гипотезе, правое полушарие главным образом осуществляет дедуктивную обработку информации (сначала синтезирует, а затем анализирует информацию), а левое полушарие осуществляет преимущественно процессы индукции (сначала анализирует, а затем синтезирует информацию). Синтетическая доминантная модель межполушарных отношений [Бианки, 1989] подводит морфофункциональную основу под индуктивно-дедуктивную гипотезу специализации полушарий, предполагая, что левое полушарие условно разрабатывает стратегию поведения с использованием индукции, а правое – применяет эту стратегию, используя дедукцию. В. Л. Бианки обобщил отличительные особенности функционирования левого и правого полушарий, а также сделал важный вывод о том, что функциональная специализация полушария не абсолютна, то есть функция может осуществляться обоими полушариями, но одно из них берет на себя доминирующую роль (в зависимости от выполняемого процесса доминировать может то одно, то другое полушарие) [Бианки, 1985; 1989]. Современные работы демонстрируют, что межполушарная асимметрия носит динамический характер [Фокин, 2007; Червяков,

Фокин, 2008]. Смена полушарного доминирования может происходить в связи с изменением функционального состояния, например, переходом из комфортного состояния в стрессовое [Фокин, Пономарева, 2004; Фокин, 2007].

Первые основополагающие исследования функциональной асимметрии мозга позвоночных дали толчок к интенсивному накоплению знаний в этой области в последующие десятилетия. К настоящему времени асимметрия мозга и обусловленное ею латерализованное поведение исследованы у многих видов позвоночных, принадлежащих к различным таксономическим группам [Vallortigara et al., 2011]. Под латерализацией поведения (или поведенческой латерализацией) принято обобщать 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]. Модельными таксонами, на которых асимметрия мозга и латерализации поведения изучена наиболее полно и разносторонне, стали костные рыбы, птицы и приматы [Halpern et al., 2005]. Многочисленные исследования, как с применением экспериментальных методов, так и основывающиеся на наблюдениях за естественным поведением животных, позволяют сделать вывод о том, что асимметрия мозга и поведения является фундаментальной чертой позвоночных животных [Andrew, Rogers, 2002; Vallortigara, Rogers, 2005]. Объём информации, накопленной на настоящий момент, суммируется в ряде обзорных статей, посвящённых широкой распространённости и многообразию форм проявления функциональной асимметрии мозга позвоночных [Bisazza et al., 1998; Rogers, 2002; MacNeilage et al., 2009; Tommasi, 2009; Vallortigara et al., 2011; Ströckens et al., 2013]. Современные исследования демонстрируют, что поведенческая латерализация и функциональная асимметрия нервной системы распространена также и в разных группах беспозвоночных животных [Malashichev, 2006a; Downes et al., 2012; Frasnelli

et al., 2012; Frasnelli et al., 2014].

Широкое распространение принципа асимметрии в функционировании мозга животных очевидно обусловлено выгодами, связанными с неравноценным вкладом полушарий в выполнение тех или иных функций [Regolin et al., 2013]. Предполагается, что специализация каждого из полушарий на выполнении определённых задач, позволяет частично избежать дублирования одних и тех же функций в полушариях [Levy, 1977]. Важным преимуществом латерализованного мозга является возможность параллельной обработки информации разного типа, что в свою очередь, позволяет выполнять нескольких задач одновременно [Vallortigara, Rogers, 2005]. Экспериментально доказано, что особи с латерализованным мозгом эффективнее, чем нелатерализованные особи, справляются с ситуациями, когда необходимо осуществлять одновременно два разных типа процессов, например поиск пищи и избегание хищника [Rogers et al., 2004; Dadda, Bisazza, 2006]. Функциональная асимметрия повышает эффективность работы мозга, обеспечивая одновременную обработку информации о разных стимулах путём разделения задач между полушариями. Согласно точке зрения А. С. Батуева [2002], межполушарная функциональная асимметрия также обеспечивает способность системы к саморегуляции: одно полушарие мозга может автономно контролировать работу другого. С точки зрения общих энергетических процессов организма, асимметрия мозга обеспечивает понижение общего роста уровня энтропии и регуляцию энергетического гомеостаза [Чернышёва, 2003; Chernisheva, 2006].

В современной литературе можно выделить два основных направления, в которых проводится большинство исследований проявления асимметрии мозга в поведении животных – латерализации сенсорного восприятия и латерализация моторных функций. Под сенсорной латерализацией понимают функциональную асимметрию органов чувств и связанную с ней неравноценную восприимчивость к стимулам правой и левой половин тела [Брагина, Доброхотова, 1981; Rogers, 2009].

Во многих случаях сенсорная латерализация, к примеру, зрительная, слуховая или обонятельная, проявляется в виде предпочтительного использования левого или правого парного органа чувств [Rogers, 2002]. Латерализация зрительного восприятия на настоящий момент изучена наиболее полно. Зрительная латерализация описана для костных рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих [Vallortigara et al., 2011] и наблюдается при восприятии различных типов стимулов: социальных партнёров [Salva et al., 2012], пищевых объектов [Robins, Rogers, 2006a], опасности [Lippolis et al., 2002], пространственных ориентиров [Rashid, Andrew, 1989].

Под латерализацией моторных функций в современной литературе понимают неравное участие правой и левой половин тела в движении, связанное с асимметрией функционирования нервной системы [Леутин, Николаева, 2005; Rogers, 2009]. Моторная латерализация характерна для многих видов позвоночных животных [Hook, 2004] и выражается в асимметрии поворотов тела [Крылов и др., 2008; Dodson et al., 1992] и асимметричном использовании парных конечностей [Ströckens et al., 2013]. Проявление латерализации моторных функций значительно варьирует не только между разными видами, но и у одних и тех же особей в зависимости от характеристик осуществляемого действия [MacNeillage, 2007].

1.2 Латерализация функций конечностей у позвоночных животных

1.2.1 Рукость человека и латерализованное использование конечностей у животных

Общеизвестным примером латерализации функций передних конечностей является рукость человека [Coren, Porac, 1977]. Предпочтение использовать правую руку характерно для значительного большинства людей [Perelle, Ehrman, 1994; Annett, 2002]. Доисторические свидетельства, такие как следы материальной

культуры и ископаемые останки, указывают на то, что помимо нашего вида значительное преобладание правшей существовало и у других видов рода *Homo* – например, *Homo neanderthalensis* и *Homo heidelbergensis* [Uomini, 2009]. Однако соотношение левшей и правшей в человеческой популяции подвержено географической вариабельности [Faurie et al., 2005]. Обзорное исследование, обобщающее результаты 81 научной работы, посвящённой проблеме рукости, показало, что в 14 странах Азии, Европы, Америки и Австралии доля левшей варьирует от 5 до 26% [Raymond, Pontier, 2004]. Выраженность праворукости человека также зависит от характера выполняемых моторных задач. Предпочтение правой руки проявляется наиболее сильно при выполнении сложных действий, требующих тонкой координации, тогда как в простых повседневных действиях правосторонний уклон выражен сравнительно слабо [Marchant et al., 1995].

У человека ведущая рука обладает большей силой, ловкостью, тонкостью двигательной координации, чем неведущая [Брагина, Доброхотова, 1981]. Тем не менее, ошибочно считать, что существует полное доминирование одной из передних конечностей в двигательной активности [Леутин, Николаева, 2005]. Использование рук обычно характеризуется комплементарным разделением ролей (англ.: «complementary role differentiation»), при котором одна рука выполняет действия, требующие точной пространственно-временной координации, а другая – комплементарные, вспомогательные действия [Corbetta, Thelen, 1996]. Примером такого разделения функций может служить использование рук при шитье, когда одна из рук выполняет тонкие движения (собственно, шьёт), а вторая берёт на себя вспомогательную роль (удерживает ткань в необходимом положении). Таким образом, речь идёт не о доминировании одной руки над другой, а о разделении функций между ними. Причём использование левой и правой рук для выполнения разных задач проявляется не только в бимануальных действиях, то есть действиях с одновременным участием обеих рук, но и в унимануальной деятельности, с участием

только одной из рук [Llaurens et al., 2009]. Наиболее распространённым является такой тип комплементарного разделения ролей между руками, при котором правая преимущественно выполняет тонкие манипулятивные движения, а левая используется для статичных усилий, например, выполняет функцию поддержки позы или статичного удерживания предметов [Лунева, 1976; Guiard, 1987]. Кроме того, известно, что у правшей левая рука точнее выполняет быстрые баллистические движения, которые не подвергаются корректировке со стороны сенсорного восприятия во время их выполнения, так как заканчиваются быстрее, чем происходит обработка сенсорной информации [Guiard et al., 1983]. Совокупность данных, накопленных на сегодняшний день, указывает на то, что рукость человека – комплексный, многомерный феномен, а взгляды на методы оценки, механизмы, и эволюцию рукоости в современной литературе крайне неоднозначны [Гутник и др., 2009].

Существует ли у других видов позвоночных асимметрия использования конечностей по силе и стабильности проявления аналогичная рукоости человека, уже долгое время остаётся поводом для научных диспутов [MacNeilage, 1993; Rogers, 2009]. Однако не подвергается сомнению, что в различной степени выраженная латерализация функций конечностей не уникальна для человека и является распространённой чертой позвоночных животных [Hook, 2004; Ströckens et al., 2013]. В исследованиях латерализации функций конечностей у животных обычно употребляются термины «предпочтение конечности» (англ.: «limb preference») или «мануальное предпочтение» (англ.: «manual preference»), под которыми понимается предпочтение использовать одну из парных конечностей для выполнения определённой задачи [Fagot, Vauclair, 1991]. Как и другие виды латерализации, латерализация функций конечностей может быть выражена на индивидуальном уровне, то есть проявляться у отдельных особей вида, и популяционном (групповом) уровне, когда одинаковая направленность предпочтения конечности (предпочтение

левой/правой конечности) наблюдается у значительного большинства особей популяции (исследованной группы) [Бианки, 1989; Rogers, 2002]. Исследование, обобщающее практически все известные на настоящий момент данные о латерализации использования конечностей у животных [Ströckens et al., 2013], показало, что из 119 изученных видов, около половины (51%) проявляют предпочтение конечности как на индивидуальном, так и на популяционном уровне. Среди оставшихся видов у 18% – обнаружены только индивидуальные мануальные предпочтения, а у 32% – латерализация функций конечностей в исследованных типах поведения не выражена вообще.

Латерализованное использование конечностей часто интерпретируют как проявление функциональной асимметрии мозга [Fagot, Vauclair, 1991; Rogers, 2009]. Связи между управляющими и подчинёнными системами организма могут быть организованы ипси- и контралатерально [Геодакян, 1993]. Контроль двигательной активности осуществляется по контралатеральной схеме, то есть правое полушарие управляет движениями левой половины тела, и наоборот. Для человека и других видов приматов неоднократно была показана взаимосвязь между межполушарной асимметрией и моторной латерализацией [Geschwind, Galaburda, 1987; White et al., 1994; Rogers, 2009]. У обыкновенных шимпанзе, *Pan troglodytes* [Hopkins et al., 2007], бурых черноголовых капуцинов, *Cebus apella* [Phillips et al., 2005] и беличьих саймири, *Saimiri sciureus* [Nudo et al., 1992] структурная асимметрия моторной коры коррелирует с латерализацией в использовании конечностей. К примеру, у беличьих саймири-правшей представительство передней конечности в левом полушарии крупнее и имеет более сложную пространственную организацию, чем в правом полушарии, тогда как у левшей наблюдается обратная картина [Nudo et al., 1992]. С применением магнитно-резонансной томографии было обнаружено, что у шимпанзе – вида, проявляющего предпочтение правой передней конечности на популяционном уровне [Hopkins et al., 2011; Llorente et al., 2011], область моторной коры,

отвечающая за координацию движений верхних конечностей, крупнее в левом полушарии мозга [Hopkins, Pilcher, 2001]. Кроме того, была выявлена положительная корреляция между выраженностью морфологической межполушарной асимметрии у особи и степенью предпочтения одной конечности [Dadda et al., 2006; Hopkins, Nir, 2010].

Вопрос о том, какие преимущества даёт животному предпочтительное использование одной конечности, крайне мало изучен. У кошек движения, выполняемые предпочитаемой конечностью, инициируются быстрее, характеризуются более высокой скоростью и точностью, чем движения другой конечности [Fabre-Thorpe et al., 1993; Lorincz, Fabre-Thorpe, 1996]. Среди приматов повышенная эффективность движений предпочитаемой руки (по сравнению с не предпочитаемой) была показана для человека [Flindall et al., 2013] и макак боннет, *Macaca radiata* [Mangalam et al., 2014]. Обыкновенные шимпанзе, проявляющие предпочтение конечности, эффективнее выполняют сложные действия одной конечностью, чем особи, не имеющие предпочтения [Marchant, McGrew, 1996]. Сходные результаты были показаны на нескольких видах попугаев: особи, асимметрично использующие задние конечности, успешнее справлялись с манипулятивными заданиями, чем особи без значимого предпочтения конечности [Magat, Brown, 2009]. Потенциальное адаптивное значение латерализации функций конечностей, складывающееся из повышения эффективности действий и понижения временных затрат на координацию и инициирование движения, может объяснять широкую распространённость этого феномена среди позвоночных животных [Papademetriou et al., 2005; Magat, Brown, 2009].

1.2.2 Распространённость латерализации функций конечностей среди позвоночных

Латерализация функций конечностей описана для костных рыб, амфибий,

рептилий, птиц и млекопитающих. Некоторые классы позвоночных, например птицы и млекопитающие, исследованы в аспекте предпочтений конечности очень детально, на многих видах, тогда как другие классы практически не затронуты исследованиями. Ниже будут описаны лишь наиболее значительные исследования в разных группах позвоночных, демонстрирующие распространённость латерализации функций конечностей и разнообразие проявлений данного феномена.

Костные рыбы (Osteichthyes). Односторонние предпочтения в использовании парных плавников известны для двух видов костных рыб. Канальные сомы, *Ictalurus punctatus*, способны издавать звуковые сигналы при помощи специализированных выростов на грудных плавниках [Ladich, Fine, 1994]. В исследованной выборке ровно половина особей достоверно чаще издавала сигналы одним из плавников, причём большинство латерализованных сомов предпочитало пользоваться правой конечностью [Fine et al., 1996]. У пятнистого гурами, *Trichogaster trichopterus* было исследовано асимметричные движения видоизменённых нитевидных плавников при тактильном обследовании пространства. При ощупывании незнакомых неживых объектов гурами проявляли предпочтение пользоваться левым плавником на популяционном уровне [Bisazza et al., 2001]. Остаётся неизвестным, сходные ли механизмы обуславливают описанные предпочтения в использовании плавников у рыб и латерализацию функций конечностей у тетрапод.

Амфибии (Amphibia). Среди амфибий латерализация функций конечностей исследована только у бесхвостых (Anura) [Ströckens et al., 2013]. Распространённым методом тестирования бесхвостых амфибий на предпочтение конечности является эксперимент, в котором регистрируется, какой из передних конечностей животное смахивает предмет (например, кусочек бумаги или пластика) с головы (англ.: «snout-wiping task») [Bisazza et al., 1996]. В таком эксперименте серые жабы, *Bufo bufo* [Bisazza et al., 1996] и австралийские голубые квакши, *Litoria caerulea* [Malashichev, 2006b] демонстрировали групповое предпочтение использовать правую переднюю

конечность, а зеленые жабы, *B. viridis* [Bisazza et al., 1996], обыкновенные чесночницы, *Pelobates fuscus*, украшенные рогатки, *Ceratophrys ornata* [Malashichev, 2006b], дальневосточные жерлянки, *Bombina orientalis* [Goree, Wassersug, 2001] и краснобрюхие жерлянки, *B. bombina* [Malashichev, Nikitina, 2002] не проявляли значимого группового предпочтения.

В другом эксперименте по исследованию латерализации функций конечностей у бесхвостых амфибий тестируемых животных переворачивали вентральной стороной тела вверх и регистрировали, какую из задних конечностей животные использовали для возвращения тела в нормальное положение (англ.: «righting task») [Bisazza et al., 1996; 1997]. При перевороте тела обыкновенные чесночницы [Malashichev, 2006b], серые жабы и жабы-аги, *B. marinus* [Robins et al., 1998] демонстрировали групповое предпочтение правой задней конечности, а зеленые жабы [Malashichev, Nikitina, 2002] и украшенные рогатки [Malashichev, 2006b] преимущественно пользовались левой. У австралийской голубой квакши при перевороте тела было обнаружено предпочтение правой передней конечности [Robins, Rogers, 2006b]. При заныкивании после вдоха на поверхности воды, гладкие шпорцевые лягушки, *Xenopus laevis* не проявляли латерализации в использовании конечностей для разворота тела [Костылев, Малашичев, 2007].

Таким образом, для некоторых видов бесхвостых амфибий характерно латерализованное использование передних и / или задних конечностей, тогда как у других видов латерализация в исследованных типах действий отсутствует. Направленность предпочтений может варьировать даже между видами одного рода.

Рептилии (Reptilia). Среди рептилий асимметричное использование конечностей исследовано только у черепах (Testudines). В эксперименте, после искусственного переворачивания вентральной стороной тела вверх, балканские черепахи, *Testudo hermanni* на групповом уровне предпочитали использовать правую переднюю и правую заднюю конечности для возвращения тела в нормальное

положение [Stancher et al., 2006].

У кожистых черепах, *Dermochelys coriacea* латерализация функций конечностей была исследована в природе. Было обнаружено, что после откладки яиц в углубление в песке, кожистые черепахи закапывают кладку преимущественно правой задней конечностью [Sieg et al., 2010]. Однако такое предпочтение наблюдалось только при анализе общего для всех исследованных черепах числа движений левой и правой конечностями, тогда как индивидуальные предпочтения были прослежены только у двух особей. Специфический метод сбора и обработки материала, применённый в данном исследовании, не позволяет сопоставить данные о латерализации конечностей у кожистых черепах и других исследованных видов позвоночных [Ströckens et al., 2013].

Птицы (Aves). Птицы – одна из наиболее исследованных с точки зрения предпочтений в использовании конечностей групп позвоночных животных. Распространённость латерализации функций конечностей в данной группе, а также эволюция научных взглядов на этот вопрос, подробно рассмотрены в обзорной статье, посвящённой истории изучения моторных асимметрий у птиц [Гилёв и др., 2011].

Первые исследования моторных предпочтений у птиц были проведены на попугаях (Psittaciformes) [Harris, 1989]. В течение последнего столетия именно эта группа птиц исследовалась в аспекте латерализации конечностей наиболее интенсивно [Гилёв и др., 2011]. Наблюдения Виллиама Огла [Ogle, 1871] за поведением нескольких видов попугаев в Лондонском зоопарке, показавшие, что эти птицы предпочитают манипулировать пищей при помощи левой задней конечности, дали толчок к последующему изучению латерализованного пищевого поведения у других видов попугаев. На настоящий момент латерализация функций задних конечностей исследована у 32 видов попугаев, из них семь видов – не проявляют латерализации, три вида – проявляют предпочтения конечности только на

индивидуальном уровне, а у 19-ти видов обнаружена ярко выраженная латерализация как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях [Ströckens et al., 2013]. Среди видов, проявляющих популяционную латерализацию, у 13-ти – большинство особей предпочитает манипулировать левой задней конечностью, а у шести видов – большинство особей является правшами. Было показано, что степень выраженности латерализации в использовании конечностей у попугаев связана с видовыми особенностями питания: латерализация более характерна для видов, питающихся крупными пищевыми объектами – плодами, орехами и т.п., чем для видов, питающихся мелкими семенами или цветками [Brown, Magat, 2011a]. Вероятно, это связано с тем, что попугаям, питающимся крупными пищевыми объектами, часто приходится манипулировать пищей, тогда как видам, использующим в пищу мелкие объекты, манипулирование пищей свойственно в меньшей степени.

Помимо попугаев, объектами исследования латерализации задних конечностей стали и представители некоторых других групп птиц. К примеру, среди воробьинообразных (Passeriformes) предпочтения в использовании конечностей были исследованы у большеклювых ворон, *Corvus macrorhynchos*. В эксперименте, значительное большинство особей проявляло стабильные индивидуальные предпочтения в использовании задних конечностей для того, чтобы снять с клюва повязку, но одностороннего группового тренда выявлено не было [Izawa et al., 2005]. Курообразные (Galliformes) исследованы с точки зрения предпочтений конечности на примере трёх видов. В экспериментальных условиях цыплята домашней курицы, *Gallus gallus* демонстрировали популяционное предпочтение использовать правую ногу для смахивания предмета с головы [Rogers, Workman, 1993] и инициации движения по прямой [Casey, Martino, 2000]. Правая нога также начинает движение первой при ходьбе у виргинской американской куропатки, *Colinus virginianus* [Casey, 2005]. В то же время у японского перепела, *Coturnix japonica* отсутствует

предпочтение одной из задних конечностей при начале движения по прямой [Casey, 2005]. Среди страусообразных (Struthioniformes) предпочтение начинать движение с правой ноги на популяционном уровне обнаружено у африканских страусов, *Struthio camelus* [Baciadonna et al., 2010]. Возможно, эта асимметрия связана с характерным для птенцов африканских страусов предпочтением пользоваться правой задней конечностью для того, чтобы разбить скорлупу во время вылупления [Cooper, 2001].

К. Рендлером [Randler, 2007] было проведено широкомасштабное исследование асимметрии у водоплавающих птиц, отдыхающих на одной ноге. Рендлер провёл наблюдения за 4646 птицами, принадлежащими к 25-ти видам, делавшими остановку во время миграции. Четыре вида птиц: шилоклювки, *Recurvirostra avosetta*, широконоски, *Anas clypeata*, кулики-сороки, *Haematopus ostralegus* и большие кроншнепы, *Numenius arquata* – предпочитали отдыхать, стоя на правой ноге, тогда как у 21-го вида латерализации в данном поведении не было обнаружено [Randler, 2007]. В неволе, у лесных ибисов, *Geronticus eremita* было обнаружено предпочтение стоять на правой ноге, а чиститься левой ногой на групповом уровне [Anderson, Robinson, 2012].

Исследование асимметрии использования задних конечностей во время охоты у соколообразных (Falconiformes) и совообразных (Strigiformes) показало, что обыкновенные пустельги, *Falco tinnunculus*, канюки, *Buteo buteo* и обыкновенные сипухи, *Tyto alba* схватывают добычу преимущественно правой ногой [Csermely, 2004].

В ряде исследований на птицах была продемонстрирована взаимосвязь между предпочтением одной конечности и функционированием мозга. Среди краснохвостых жако, *Psittacus erithacus* особи, преимущественно использующие при питании правую ногу, обучаются новым акустическим сигналам быстрее, чем особи-левши [Snyder, Harris, 1997]. Работа М. Магат и К. Брауна показала, что латерализация в использовании конечностей у попугаев взаимосвязана со

зрительной латерализацией, то есть предпочтение использовать левую или правую ногу скоррелировано с предпочтением осматривать объект, которым животное манипулирует, соответственно левым или правым глазом [Brown, Magat, 2011b]. Те же авторы выяснили, что у попугаев восьми разных видов латерализованные особи (левши и правши) успешнее справляются с экспериментальными заданиями по добыванию пищи, чем особи, не проявляющие асимметричного использования конечностей [Magat, Brown, 2009]. Предполагается, что у птиц выраженная межполушарная латерализация (проявлением которой является асимметричное использование конечностей) ведёт к повышению когнитивных возможностей мозга [Magat, Brown, 2009; Гилёв и др., 2011].

Млекопитающие (*Mammalia*). Латерализация функций конечностей известна для многих видов млекопитающих, однако, большинство из них – приматы. Другие группы млекопитающих не становились объектами детального и разностороннего исследования.

Первые исследования моторных предпочтений у грызунов (*Rodentia*) были проведены на домовых мышах, *Mus musculus*: были обнаружены индивидуальные, но не популяционные предпочтения в использовании одной передней конечности для того, чтобы достать корм в специально разработанной тестовой установке [Collins, 1968]. Такие результаты были впоследствии опровергнуты: в других экспериментальных условиях мыши продемонстрировали достоверное предпочтение правой передней конечности на популяционном уровне [Бианки, 1985; Waters, Denenberg, 1994]. Была показана доминирующая роль левого полушария в контроле двигательной активности мышей [Бианки, 1985], однако, в другом исследовании такой результат не был подтверждён [Михеев, Шабанов, 2009]. Предполагается, что некоторые различия между результатами исследований моторной асимметрии у мышей могут быть связаны с использованием в экспериментах разных линий мышей [Михеев, Шабанов, 2009].

Преобладание правой руки было обнаружено в двух изолированных городских популяциях полевой мыши, *Apodemus agrarius* [Агулова и др., 2010]. Для серых крыс, *Rattus norvegicus* также известно преимущественное использование правой передней конечности на популяционном уровне при манипулировании пищевыми объектами в условиях эксперимента [Güven et al., 2003]. Другие исследования указывают на то, что предпочтение в использовании одной конечности у крыс формируется в процессе обучения, тогда как при первоначальном выборе одной конечности для захвата пищи латерализация отсутствует [Сташкевич, 2009]. При извлечении пищи из узкого цилиндра самцы крысы, как правши, так и левши, более точно выполняют действия, используя предпочитаемую переднюю конечность [Сташкевич, 2013]. Кроме того, известны различия в характеристиках процесса обучения между крысами-правшами и крысами-левшами [Сташкевич, 2009]. У монгольских песчанок, *Meriones unguiculatus* направленность латерализации зависит от пола особи: находясь в «трипедальном положении» (то есть стоя на двух задних и одной передней конечностях), самцы предпочитают опираться на правую переднюю конечность, а самки - на левую [Clark et al., 1993]. Интересно отметить, что в тесте «открытое поле» самцы монгольских песчанок чаще делают повороты направо, а самки – налево [Моренков, 2004]. Взаимосвязаны ли предпочтения в использовании конечности при опоре с преобладающим направлением поворотов, остаётся невыясненным.

Данные о латерализованном использовании конечностей у хищных млекопитающих (Carnivora) во многом противоречивы. Используя разнообразные методики тестирования Г. М. Глумов [1984] пришёл к заключению, что большинство исследованных им кошек, *Felis silvestris catus* предпочитает пользоваться правой передней лапой. В другом исследовании у кошек было обнаружено групповое предпочтение использовать левую переднюю конечность при попытке схватить движущуюся мишень [Fabre-Thorpe et al., 1993]. Эксперимент, в котором кошкам

предоставлялась возможность доставать пищу из узкого цилиндра при помощи одной из передних конечностей, выявил ярко выраженные индивидуальные предпочтения, но группового тренда не наблюдалось [Pike, Maitland, 1997]. Другими авторами в сходном эксперименте по извлечению пищи из цилиндра, а также при схватывании движущегося объекта, было выявлено влияние пола кошки на проявление предпочтения конечности: самцы чаще пользовались левой лапой, а самки – правой [Wells, Millsopp, 2009]. Движения, которые кошка осуществляет предпочитаемой конечностью (вне зависимости от направленности предпочтения), быстрее и точнее движений другой конечности [Fabre-Thorpe et al., 1993; Lorincz, Fabre-Thorpe, 1996].

Функциональные предпочтения конечности были также исследованы у львов, *Panthera leo*. Наблюдения за поведением этих животных в неволе показали, что большинство особей преимущественно пользуется правой передней конечностью для манипулирования предметами (Zucca et al., 2011a). В этом же исследовании было выявлено влияние общего состояния здоровья особи на латерализацию в использовании конечностей: у здоровых животных степень латерализации (то есть выраженность лево-/правостороннего предпочтения вне зависимости от его направленности) была ниже.

Асимметричное использование передних конечностей у собак, *Canis familiaris* было исследовано в разнообразных типах поведения. В двух независимых исследованиях на больших выборках собак разных пород ($n = 53$ [Wells, 2003]; $n = 80$ [Quaranta et al., 2004]) было выявлено, что большинство особей проявляет индивидуальные предпочтения конечности, но однонаправленная латерализация на популяционном уровне отсутствует. Причём направленность предпочтений при смахивании предмета с головы [Quaranta et al., 2004], извлечении корма из ёмкости и выполнении команды «дай лапу» [Wells, 2003] связано с полом собаки: самки преимущественно используют правую переднюю конечность, а самцы – левую.

В природе латерализация функций конечностей у хищных млекопитающих была исследована у кермодских медведей, *Ursus americanus kermodei* [Reimchen, Spoljaric, 2011] и атлантических моржей, *Odobenus rosmarus rosmarus* [Levermann et al., 2003]. Оба вида проявляют предпочтение использовать правую переднюю конечность при пищевом поведении.

Функциональные предпочтения передних конечностей были исследованы у нескольких видов парнокопытных (Artiodactyla) и непарнокопытных (Perissodactyla) млекопитающих [Ströckens et al., 2013]. Раскапывая передними конечностями землю во время питания в зимний период, дикие овцебыки, *Ovibos moschatus* не проявляют индивидуальной и групповой латерализации [Schaeffer, Messier, 1997], тогда как большинство исследованных домашних северных оленей демонстрирует предпочтение пользоваться левой передней конечностью [Espmark, Kinderas, 2002]. У одичавших лошадей, *Equus ferus caballus* была исследована асимметрия положения передних конечностей при питании. Отдельные особи демонстрировали стабильное предпочтение ставить одну из передних конечностей перед другой, однако популяционной латерализации выявлено не было [Austin, Rogers, 2012].

Среди рукокрылых (*Chiroptera*) моторная латерализация исследована на обыкновенных длиннокрылах, *Miniopterus schreibersii*. Забираясь на вертикальную стенку цилиндрической ёмкости в эксперименте, большинство особей преимущественно пользовались левой передней конечностью [Zucca et al., 2010].

Асимметричное использование конечностей известно и для китообразных (Cetacea). Наблюдения за поведением горбатых китов, *Megaptera novaeangliae* показали, что правым грудным плавником эти животные хлопают по поверхности воды значительно чаще, чем левым [Clapham et al., 1995]. Индийские афалины, *Tursiops aduncus* предпочитают пользоваться левым грудным плавником при тактильных взаимодействиях с особями своего вида. При перемещении предметов с помощью грудных плавников животные этого вида не проявляют латерализации

[Sakai et al., 2006]. Обнаруженная латерализация в социальных контактах, по всей видимости, является побочным результатом предпочтения держать социального партнёра в поле зрения левого глаза, а не собственно моторной асимметрией.

Приматы (Primates) являются самой широко исследованной с точки зрения латерализации передних конечностей группой млекопитающих, из которых наиболее изученным в этом аспекте видом является человек. Асимметричное использование рук у людей было исследовано в разнообразных типах двигательной активности [Marchant et al., 1995], в разных этнических группах [Raymond, Pontier, 2004] и в разные исторические периоды [Harris, 1980; Annett, 2002; Uomini, 2009]. Во многих исследованиях степень выраженности праворукости у людей несколько переоценивалась [Perelle, Ehrman, 1994; Annett, 2002], что связано с использованием опросников и тестовых заданий, направленных на выявление предпочтения руки в действиях, требующих тонкой координации, например, письме [Vallortigara et al., 2011]. Исследование манипулятивной деятельности у африканских и южноамериканских традиционных сообществ, принадлежащих к дописьменным культурам, показало, что в повседневной активности предпочтение правой руки на индивидуальном уровне выражено слабо, а соотношение левшей к правшам приблизительно равно 45:55 [Marchant et al., 1995]. Исключением являлась инструментальная деятельность, большинство людей в этом типе поведения выполняли мелкие точные действия с использованием инструментов преимущественно или исключительно правой рукой.

Чаще всего предпочтения конечности у приматов оценивают при пищевом поведении: регистрируется частота использования животным левой или правой передней конечности для того, чтобы поднять и поднести ко рту пищевой объект. Асимметричное использование конечностей при питании исследовано у 15-ти видов мокроносых обезьян (Strepsirrhini) [Гилёв, 2010]. Преобладание левшей в исследованных выборках обнаружено у 11-ти видов, к примеру, у черно-белых вари,

Varecia variegata variegata [Nelson et al., 2009] и толстохвостых галаго *Otolemur garnettii* [Ward, Cantalupo, 1997]. У остальных исследованных видов мокроносых обезьян, например, серых мышинных лемуров, *Microcebus murinus* [Scheumann et al., 2011] и руконожек ай-ай, *Daubentonia madagascariensis* [Lhota et al., 2009], групповая латерализация отсутствовала, а наблюдались только индивидуальные предпочтения в использовании конечностей.

Среди сухоносых обезьян (Haplorhini) встречаются как виды с преобладанием левой (например, беличьи саймири, *Saimiri sciureus* [Laska, 1996]) или правой (например, бурые капуцины, *Cebus apella* [Westergaard, Suomi, 1993]), так и виды, не демонстрирующие популяционного тренда в предпочтении передней конечности при питании (например, обыкновенные игрунки, *Callithrix jacchus* [De Sousa et al., 2001]). Принципиальные различия в проявлении латерализации функций конечностей наблюдаются даже у представителей одного рода. К примеру, у японских макак, *Macaca fuscata* [Kubota, 1990], макак-резус, *M. mulatta* и макак-лапундеров, *M. nemestrina* [Westergaard et al., 2001] большинство особей предпочитает брать пищу левой передней конечностью, а другие представители этого рода, яванские макаки, *M. fascicularis* [Westergaard et al., 2001], макаки-маготы, *M. sylvanus* [Schmitt et al., 2008] и чёрные макаки-маги, *M. maura* [Watanabe, 2010] не проявляют групповой латерализации. Исследования на макаках-резусах показали, что использование предпочитаемой конечности в инструментальной задаче характеризуется меньшим латентным периодом двигательной реакции и большей максимальной скоростью движения [Терещенко и др., 2012].

В современных исследованиях распространённым методом оценки предпочтений в использовании конечностей у приматов является «tube task» (англ.) – экспериментальное задание, в котором животное достаёт пищу из узкого цилиндра [Hopkins, 1995]. В отличие от простого питания, «tube task» требует одновременного участия двух передних конечностей: одной конечностью животное держит трубку, а

второй – достаёт пищу. Такое бимануальное задание признано более точным тестом для оценки предпочтений конечности у приматов, чем простое питание [Canteloup et al., 2013; Meguerditchian et al., 2013]. В. Д. Хопкинс с соавторами [Hopkins et al., 2011] провёл крупномасштабное исследование латерализации при выполнении «tube task» у органгутанов, *Pongo pygmaeus* ($n = 47$), горилл, *Gorilla gorilla* ($n = 76$), шимпанзе, *Pan troglodytes* ($n = 536$) и бонобо, *Pan paniscus* ($n = 118$) в неволе. Значимое преобладание правой руки выявлено у горилл, шимпанзе и бонобо, тогда как среди орангутанов преобладали левши [Hopkins et al., 2011]. На одном виде приматов латерализация при выполнении бимануального задания была исследована в природе: диким рокселлановым ринопитекам, *Rhinopithecus roxellana* в местах регулярной подкормки предлагали цилиндры с кормом [Zhao et al., 2012]. Все исследованные особи демонстрировали преимущественное использование одной передней конечности, при этом большинство животных предпочитало доставать пищу левой конечностью.

Из-за противоречивости результатов некоторых ранних исследований руки у приматов, в научной среде возникло несколько недоверчивое отношение к работам, демонстрирующим ярко выраженные моторные предпочтения на популяционном уровне у каких-либо видов животных [Rogers, 2009; Vallortigara et al., 2011]. В связи с этим ряд исследований был посвящён репликации предыдущих работ, с целью проверки достоверности результатов. К примеру, латерализация в бимануальных действиях у шимпанзе и горилл была исследована по одной и той же методике двумя разными исследовательскими группами. Как у шимпанзе [Hopkins, 1995; Llorente et al., 2011], так и у горилл [Meguerditchian et al., 2010; Tabiowo, Forrester, 2013] предпочтение правой передней конечности на популяционном уровне было подтверждено в двух независимых исследованиях.

Латерализация при выполнении «tube task» и других бимануальных действий демонстрирует, что, по крайней мере, в сложных манипулятивных заданиях

проявление рукости не уникально для человека, а характерно также для других видов приматов [Hopkins et al., 2011]. Примечательно, что направленность популяционной латерализации в бимануальной активности у человека, шимпанзе, бонобо и горилл сходно [Meguerditchian et al., 2013]. Предполагается, что преимущественное использование правой руки в сложных манипуляциях связано с доминированием левого полушария в контроле структурированных последовательностей действий – чертой человека и остальных гоминин (*Homininae*), унаследованной от общего предка [Tabiowo, Forrester, 2013].

Типы действий, в которых исследована латерализация использования конечностей, не ограничиваются описанными выше манипуляциями при питании. Предпочтение конечности у приматов оценивали также при манипулировании непищевыми объектами, при тактильных контактах с особями своего вида, прикосновении к собственному телу, авто- и аллогруминге, переносе детёныша [Hopkins, 2006]. Особый интерес у приматологов вызывает латерализация жестовой коммуникации. Масштабные исследования приматов, содержащихся в группах в зоопарках и лабораториях Северной Америки и Европы, показали, что шимпанзе, бонобо, гориллы и орангутаны преимущественно пользуются правой передней конечностью для коммуникации при помощи жестов [Hopkins et al., 2012]. У всех перечисленных видов праворукость при жестикуляции была выражена сильнее, чем в движениях, не связанных с коммуникацией [Meguerditchian et al., 2013]. Кроме того, звуковые жесты (например, хлопанье) более латерализованы, чем визуальные и тактильные. Предполагается, что усиление предпочтения правой конечности при жестикуляции связано с доминированием левого полушария, преимущественно ответственного за коммуникативные функции [Hopkins et al., 2012]. Вероятно, у приматов латерализация звуковой жестикуляции предшествовала специализации левого полушария человека на осуществлении речевых функций [Meguerditchian et al., 2013].

Большинство работ по латерализации моторных функций у приматов посвящено предпочтениям в использовании передних конечностей, тогда как исследование Дапенга Жао [Zhao et al., 2008a] указывает на то, что для приматов также характерно латерализованное использование задних конечностей. У рокселлановых ринопитеков в природе были обнаружены индивидуальные предпочтения начинать движение с левой или правой задней конечности. Группового тренда не наблюдалось, однако, у всех особей бипедальная локомоция (на двух задних конечностях) была латерализована сильнее, чем квадропедальная [Zhao et al., 2008a]. Для человека характерна популяционная латерализация функций задних конечностей: правая нога у большинства людей выполняет активную роль – начинает движение [Seltzer et al., 1990] и используется для взаимодействия с предметами – толчков, ударов и т.п. [Carey et al., 2009], а левая – преимущественно используется для статичного поддержания позы [Seltzer et al., 1990].

Латерализация моторных функций у сумчатых млекопитающих (Marsupialia) была исследована только в условиях эксперимента. Доставая пищу через узкое отверстие, лисьи кузу, *Trichosurus vulpecula* демонстрировали индивидуальные предпочтения в использовании одной передней конечности [Megirian et al., 1977].

1.2.3 Основные подходы к изучению предпочтений в использовании конечностей

Подходы к изучению латерализации функций конечностей претерпевали принципиальные изменения в ходе развития этого направления науки [Harris, 1989; 1993]. Основные этапы истории изучения предпочтений в использовании конечностей можно проследить на примере исследования попугаев (Psittaciformes) – модельной группы в области моторной латерализации [Harris, 1989; Гилёв и др., 2011]. До конца первой половины XX века исследования носили преимущественно описательный характер. Целью этих исследований являлось определить, что

представляет собой предпочтение левой/ правой конечности у животных. На тот момент не существовало методов оценки предпочтений в использовании конечностей, поэтому выводы работ часто не были в достаточной степени основаны на эмпирических данных. К примеру, в первом научном исследовании «ногости» у попугаев врачом-неврологом В. Оглом [Ogle, 1871] был сделан вывод о том, что для этой группы птиц характерна левоногость. Анализируя собственные наблюдения за 86 попугаями, Огл не учитывал к какому именно виду принадлежит птица и сделал обобщённый вывод о левоногости попугаев вообще, который впоследствии был опровергнут [Ströckens et al., 2013].

На следующем этапе развития исследований в области латерализации функций конечностей у животных значительная часть работ была посвящена решению вопросов о том, как связана морфологическая асимметрия и предпочтение конечности [McNeil et al., 1971], и как предпочтение конечности проявляется в различных таксономических группах [Rogers, 1980]. Во второй половине XX века во главу угла встал вопрос о механизмах, обуславливающих латерализованное использование конечностей, а также продолжалось систематическое накопление информации о распространённости этого явления среди позвоночных [Harris, 1989; 1993]. Вместе с возрастанием числа лабораторий направленно изучающих латерализацию поведения животных постепенно вырабатывались общепринятые методы оценки предпочтений в использовании конечностей.

С конца XX века всё большую актуальность в исследованиях латерализации приобретают попытки оценить адаптивное значение предпочтений в использовании конечностей и влияние таких предпочтений на взаимодействие животного с окружающей средой [Rogers, 2009; Гилёв и др., 2011]. Предметом исследования стали различия в поведении правой и левой [Rogers, 2009], а также взаимосвязь между проявлением предпочтения конечности и когнитивными способностями особи [Magat, Brown, 2009]. Кроме того, всё большее внимание уделяется

исследованиям латерализации функций конечностей у животных в природе [Randler 2007; Randler et al., 2011; Reimchen, Spoljaric, 2011; Zhao et al., 2012].

1.2.4. Методы оценки предпочтений в использовании конечностей: эксперимент и наблюдения в неволе и в природе

Разнообразие методов, используемых в исследованиях моторной латерализации у позвоночных животных, постоянно растёт [Rogers, 2009]. Ниже будут рассмотрены лишь те из них, которые наиболее часто используются в современных исследованиях латерализации функций конечностей у млекопитающих.

Исследования предпочтений в использовании конечностей у млекопитающих могут включать в себя эксперимент или наблюдение. Экспериментальные исследования чаще всего проводятся на животных, содержащихся в неволе — лаборатории или зоопарке. Наиболее простым и распространённым методом оценки предпочтений в использовании передних конечностей у приматов является эксперимент, в котором животному предлагается небольшой пищевой объект, который оно берет левой или правой передней конечностью [Ward et al., 1990; Laska, 1996; Meunier, Vauclair, 2007]. При тестировании других млекопитающих (когда высока вероятность того, что животное возьмёт пищу двумя конечностями или без помощи конечностей) пищевой объект помещают в ёмкость с узким отверстием для того, чтобы животное могло достать пищу, используя только одну конечность [Collins, 1968; Pike, Maitland, 1997; Wells, 2003]. Для определения индивидуального предпочтения особи эксперимент с одним животным повторяют определённое число раз в течение нескольких дней.

Эксперименты такого типа часто модифицируются для исследования различных факторов, способных оказывать влияние на проявление предпочтения в

использовании конечности. Для оценки влияния положения тела эксперимент с участием одних и тех же особей проводят в двух вариантах [Westergaard et al., 1998]. В первом варианте – пищевые объекты располагают на уровне пола клетки, на котором находится животное. При таком расположении животное берёт пищу из квадропедального положения тела, то есть изначально стоя на всех четырёх конечностях. Во втором варианте эксперимента пищевые объекты располагают выше уровня тела животного. В этом случае, для того чтобы взять пищу, животному необходимо встать на две задние конечности, то есть находиться в бипедальном положении. Сравнение выраженности предпочтений у особей в квадропедальном и бипедальном положениях позволяет проверить наличие взаимосвязи между латерализацией и позными характеристиками субъектов [Braccini et al., 2010; Konerding et al., 2011].

Другим фактором, влияние которого часто оценивают в исследованиях асимметричного использования конечностей у млекопитающих, является сложность выполняемого манипулятивного задания. Для этого проводится сравнение предпочтения конечности у животных в двух типах действий: манипулировании неподвижным пищевым объектом, который животное может сразу же съесть, и ловле живой движущейся добычи, требующей точной и быстрой координации движений [Fagot, Vauclair, 1991]. Помимо движущегося пищевого объекта, в качестве сложного задания может выступать пища, которую нужно извлечь из оболочки, например орехи или лакомство, помещённое в небольшой цилиндр [Hopkins, 2006]. В редких случаях экспериментальный подход к исследованию латерализации функций конечностей применяют и на животных в природе. К примеру, для изучения предпочтения конечности в сложных манипулятивных задачах у диких приматов цилиндры с пищей раскладывают в местах подкормки в национальных парках [Zhao et al., 2012].

Незнакомая окружающая среда или ситуация оказывают влияние на

проявление латерализованного поведения у млекопитающих [Чуян, Горная, 2010; Rogers, 2010]. Предполагается, что стресс, связанный с помещением животного в экспериментальную среду, может влиять на показатели латерализованного поведения [Hopkins, 2006]. Известно, к примеру, что в природе краснолобые лемуры, *Eulemur rufifrons* проявляют более сильные индивидуальные предпочтения конечности при извлечении пищи из экспериментального контейнера (новая для животного ситуация), чем при питании обычной пищей (повседневная ситуация) [Schnoell et al., 2014]. Исследование на руконожках ай-ай в неволе показало, что одни и те же особи демонстрируют разные по направленности предпочтения в использовании конечностей в эксперименте и в обычной повседневной активности [Lhota et al., 2009]. В связи с этим, большое значение для изучения латерализованного использования конечностей у млекопитающих приобрели наблюдения за поведением животных. Поведенческие наблюдения с целью оценки предпочтений в использовании конечностей проводятся как на животных, содержащихся в неволе, так и в природе. Наблюдения в неволе, хоть и направлены, в отличие от экспериментальных работ, на минимизацию влияния исследователя или других искусственных факторов на поведение животного, всё же не позволяют полностью исключить вероятность искажения данных о «естественной» латерализации у исследуемых особей.

Общая схема исследования предпочтения в использовании конечностей на основе поведенческих наблюдений в природе обычно включает следующие этапы.

1. Предварительные наблюдения с целью определить наиболее распространённые дискретные двигательные акты, в которых животное использует одну конечность (унимануальные действия), а также в которых существует неравноценное участие обеих конечностей сразу (бимануальные действия).
2. Наблюдения с целью сбора данных: регистрация (обычно видеосъёмка) использования конечностей в исследуемых типах действий, идентификация индивидуальной принадлежности,

пола и возраста особи на основе визуально распознаваемых особенностей внешнего вида. 3. Обработка и анализ материала: объединение данных, полученных от одной и той же особи в разные дни (сессии) наблюдений, статистическое сравнение актов с участием левой и правой конечности для каждой особи в каждом типе действий, статистическое сравнение числа левшей и правшей в исследуемой выборке, статистическая оценка влияния различных факторов (пола, возраста, положения тела, типа действий и пр.) на предпочтение конечности. По такой схеме с некоторыми вариациями, связанными с особенностями объекта и цели исследования, оценка латерализации функций конечностей в природе проведена у многих видов приматов [Boesch, 1991; Marchant, McGrew, 1996; Lonsdorf, Hopkins, 2005; Rigamonti et al., 2005; Zhao et al., 2008b; Lhota et al., 2009; Smith, Thompson, 2011; Schnoell et al., 2014]. Разнообразие исследуемых в природе типов действий намного выше, чем в подобных работах на животных в неволе. У диких приматов исследованы предпочтения в использовании передних конечностей при аллогруминге, ловле муравьёв с помощью палочки, раскалывании орехов с использованием камней, сплёвывании пережёванной растительной массы в переднюю конечность [Lonsdorf, Hopkins, 2005], сборе воды в ладонь [Morino, 2011], пригибании веток деревьев [Smith, Thompson, 2011], опоре и поддержании положения тела [Rigamonti et al., 2005].

1.2.5 Классификация типов латерализации функций передних конечностей

Латерализация функций передних конечностей может проявляться на индивидуальном и популяционном уровнях [Rogers, 2002]. Под индивидуальной латерализацией понимают статистически значимое предпочтение особи использовать левую или правую конечность. В целом, индивидуальное предпочтение конечности проявляется стабильно, хотя и может претерпевать

некоторые отклонения, например, в связи с возрастными изменениями [Wells, Millsopp, 2012], болезнью [Zucca et al., 2011a] или стрессом [Rogers, 2009]. Для оценки латерализации на популяционном уровне проверяют наличие преобладания левшей/ правшей в популяции, а также существует ли значимый лево-/правосторонний тренд в средних значениях показателей латерализации, таких как индекс руконости (англ.: «handedness index») [Westergaard et al., 1998; Rogers, 2002; Meguerditchian et al., 2012]. Во многих работах, в особенности исследующих сравнительно небольшие выборки животных, содержащихся в неволе, используют термин «групповая латерализация» [Fagot, Vauclair, 1991].

Изначально для приматов, а впоследствии и для других млекопитающих, была принята система классификации латерализации в использовании передних конечностей на групповом уровне или просто «система латерализации» [McGrew, Marchant, 1996; 1997; Wells, 2003; Lhota et al., 2009; Leca et al., 2010]. Эта пятиуровневая система учитывает как соотношение латерализованных и нелатерализованных особей, так и однонаправленность предпочтений у особей одного вида. Использование этой системы подразумевает, что для рассматриваемого вида исследовано несколько (обычно более трёх) типов поведения с использованием одной конечности [McGrew, Marchant, 1996; 1997]. Для *первого* уровня латерализации, согласно данной системе, характерно преобладание нелатерализованных особей во всех типах поведения. В то же время, если число латерализованных особей значимо не отличается от числа латерализованных во всех типах поведения, то для вида характерен *второй* уровень латерализации. Для *третьего* уровня характерно преобладание латерализованных особей, однако число левшей значимо не отличается от числа правшей. *Четвертому* уровню латерализации соответствует преобладание латерализованных особей со значительным перевесом в числе левшей/ правшей в большинстве типов поведения. При этом направленность латерализации различается в зависимости от типа

поведения. *Пятый* уровень латерализации характерен для видов, у которых число левшей/ правшей преобладает, а латерализация имеет одинаковую направленность в большинстве типов поведения, то есть большинство особей предпочитают использовать одну и ту же конечность в различных типах поведения. Несмотря на то, что могут существовать и промежуточные уровни латерализации, подавляющее большинство исследованных видов млекопитающих демонстрируют латерализацию функций конечностей в соответствии с одним из перечисленных уровней [McGrew, Marchant, 1997; Ströckens et al., 2013]. Согласно системе латерализации [McGrew, Marchant, 1996; 1997] первый уровень отражает наиболее слабую выраженность асимметрии в использовании конечностей, тогда как пятый уровень описывает наиболее сильное проявление латерализации. Именно пятый уровень, согласно авторам, описывает рукость человека [McGrew, Marchant, 1997].

1.3 Пластичность проявления латерализации функций передних конечностей у млекопитающих

Проявление латерализации функций передних конечностей крайне вариабельно: выраженность предпочтений могут значительно различаться как между особями одного вида, так и между разными таксономическими группами [Hopkins, 2006; MacNeilage, 2007; Schnoell et al., 2014]. Ниже будут рассмотрены основные факторы, влияние которых на выраженность предпочтения конечности неоднократно подтверждалось на разных видах позвоночных.

1.3.1 Основные факторы, влияющие на проявление латерализации функций передних конечностей на внутривидовом уровне

Пол. Одним из наиболее часто исследуемых факторов, способных влиять на

проявление латерализации функций конечностей, является пол особи. Влияние пола животного на предпочтение конечности было обнаружено у многих видов позвоночных [Бианки, Филиппова, 1997; Pfannkuche et al., 2009]. Исследование, обобщающее результаты многочисленных работ по оценке половых различий в проявлении рукости у человека, показало, что среди мужчин чаще встречаются левши, чем среди женщин [Sommer et al., 2008]. Результаты работ на различных видах приматов указывают на то, что в целом праворукость более характерна для самок, чем для самцов [Ward, 1995; Corp, Byrne, 2004; Bennett et al., 2008; Llorente et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012]. Тем не менее, в нескольких исследованиях на приматах значительных половых различий не выявлено [Vauclair et al., 2005; Meunier, Vauclair, 2007; Lhota et al., 2009]. В других таксономических группах наблюдаются более контрастные различия в проявлении моторной латерализации между полами. У лошадей [McGreevy, Thomson, 2006], монгольских песчанок [Clark et al., 1993], домашних кошек [Wells, Millsopp, 2009] и собак [Wells, 2003; Quaranta et al., 2004] самцы и самки демонстрируют разнонаправленные предпочтения в использовании конечностей. Предполагается, что половые различия в выраженности латерализации у человека и животных могут быть связаны с дифференцированным гормональным влиянием на развитие и работу левого и правого полушарий мозга [Geschwind, Galaburda, 1987; Бианки, Филиппова, 1997]. Однако результаты современных исследований не подтверждают данную гипотезу [Pfannkuche et al., 2009]. Различия в проявлении моторных предпочтений у самцов и самок могут быть обусловлены половым диморфизмом в размере мозолистого тела (corpus callosum) – нервного пути соединяющего полушария мозга [De Lacoste, Woodward, 1988; Phillips et al., 2007].

Возраст. Возраст особи также может оказывать влияние на проявление латерализации функций конечностей. У человека преимущественное использование правой руки прослеживается ещё в пренатальный период [De Vries et al., 2001]. До

трёхлетнего возраста проявление рукости очень изменчиво, и стабильное предпочтение одной руки устанавливается только в возрасте трёх-семи лет [Corbetta, 2003; Леутин, Николаева, 2005]. С возрастом у людей наблюдается постепенное понижение предпочтения одной руки, движения становятся более симметричными [Kalisch et al., 2006]. У других млекопитающих, влияние возраста на латерализацию очень вариабельно. К примеру, у кошек, *Felis silvestris catus* [Wells, Millsopp, 2012], бурых капуцинов, *Cebus apella* [Westergaard, Suomi, 1993] и шимпанзе, *Pan troglodytes* [Hopkins, Fernández-Carriba, 2000] выраженность предпочтения одной конечности усиливается с возрастом особи. Тогда как у нескольких видов лемуров, *Lemur spp.* [Ward et al., 1995] и беличьих саймири, *Saimiri sciureus* [Laska, 1996] латерализация функций конечностей у особей старшего возраста проявляется слабее, чем у молодых. У мышинных лемуров, *Microcebus murinus* [Leliveld et al., 2008], павианов анубисов, *Papio anubis* [Vauclair et al., 2005] и горилл, *Gorilla gorilla* [Meguerditchian et al., 2010] не обнаружено влияния возраста на предпочтение конечности.

Характеристики действия. Влияние характеристик выполняемого действия на проявление предпочтения конечности показано для большинства исследованных в данном аспекте видов позвоночных [Hopkins, 2006; Schiffner, Srinivasan, 2013; Ströckens et al., 2013]. У некоторых приматов, включая человека, показано разделение функций между передними конечностями: одна рука преимущественно используется для манипулирования предметами, а вторая выполняет опорную функцию, поддерживает необходимое положение тела [Guiard, 1987; Milliken et al., 2005; Hopkins, 2008]. Широкое распространение имеет гипотеза о том, что специализация функций конечностей у приматов возникла в связи с древесным образом жизни: во время питания на ветке дерева животному необходимо одной передней конечностью поддерживать положение тела, а другой – манипулировать пищей [MacNeilage et al., 1987; MacNeilage, 1991].

Сложность действия также может влиять на выраженность латерализации при его выполнении. Согласно теории Фагота и Воуклера [Fagot, Vauclair, 1991] манипулятивные задания «высокого уровня» сложности (англ.: «high-level tasks») вызывают более сильное предпочтение одной конечности по сравнению с более простыми заданиями «низкого уровня» (англ.: «low-level tasks»). К заданиям «высокого уровня» относятся действия, требующие скорости, тонкой координации и (или) сложной последовательности действий, например ловля живой добычи, раскалывание ореха, инструментальная деятельность. Под заданиями «низкого уровня» понимают простые односложные действия, например поднесение ко рту пищи, не требующей обработки. У многих приматов выраженность индивидуальных и групповых предпочтений в использовании передних конечностей возрастает в заданиях «высокого уровня» сложности, по сравнению с заданиями «низкого уровня» [Boesch, 1991; Westergaard, Suomi, 1996; Lonsdorf, Hopkins, 2005; Hopkins, 2006; Zhao et al., 2012; Schnoell et al., 2014]. К примеру, беличьи саймири при ловле живой добычи преимущественно использовали левую лапу, а когда те же самые особи брали кусочки фруктов, группового предпочтения одной конечности не наблюдалось [King, Landau, 1993].

Положение тела. Влияние положения тела особи при выполнении действия на проявление предпочтения конечности показано на многих видах приматов [Westergaard et al., 1998; Гилёв, 2010]. Чаще всего проводится сравнение латерализации при питании из квадропедального (стоя на всех четырёх конечностях) и бипедального (стоя только на двух задних конечностях) положений. У большинства исследованных видов бипедальное положение тела вызывает усиление проявления латерализации на индивидуальном и (или) групповом уровнях [Hopkins, 1993; Ward et al., 1993; Westergaard et al., 1997; Westergaard et al., 1998; Blois-Heulin et al., 2007; Braccini et al., 2010]. Например, когда шимпанзе доставали пищу из квадропедального положения, распределение левшей, правшей и особей без

предпочтения конечности было случайным [Hopkins, 1993]. Однако когда те же шимпанзе брали пищу, стоя в бипедальном положении, большинство проявляло индивидуальные предпочтения, и среди таких особей было значительно больше правшей [Hopkins, 1993].

Причины усиления латерализации в бипедальном положении неизвестны. Предполагается, что различия в устойчивости бипедального и квадропедального положений вызывают различия в проявлении предпочтения конечности [Ward, 1995]. Согласно этой гипотезе, нестабильное бипедальное положение тела связано с повышенной активацией нервной системы, а в особенности моторных центров мозга. Такое возбуждение нервной системы, в свою очередь, может вести к более сильному проявлению моторной латерализации [Ward, 1995]. Данная гипотеза, однако, не объясняет отсутствия более сильного проявления предпочтения конечности в бипедальном положении у некоторых видов. У таких квадропедальных млекопитающих как кошки [Konerding et al., 2011], серые мышинные лемуры, *Microcebus murinus* [Scheumann et al., 2011] и малайские тупайи, *Tupaia belangeri* [Joly et al., 2012], искусственно вызванное принятие бипедального положения не приводило к каким-либо изменениям в проявлении латерализации функций конечностей по сравнению с типичным для них квадропедальным положением тела. В то же время, у человека – вида со сбалансированным бипедализмом [Skoyles, 2006; Niemitz, 2010], предпочтение одной руки проявлялось одинаково сильно в нетипичном квадропедальном положении тела и обычном бипедальном положении [Westergaard et al., 1998]. Таким образом, влияние положения тела на латерализацию проявляется неодинаково у разных видов млекопитающих.

Условия среды. Значительное большинство работ по исследованию предпочтений в использовании конечностей у млекопитающих выполнено на животных, содержащихся в неволе [Ströckens et al., 2013]. Неоднократно отмечалось, что искусственные условия среды обитания, создаваемые человеком при содержании

животных в неволе, могут оказывать значительное влияние на проявление латерализации функций конечностей [McGrew, Marchant, 1997]. Исследование предпочтений в использовании передних конечностей у ослов, *Equus asinus*, живущих в зоопарках, показало, что размер свободного пространства для перемещения оказывал влияние на проявление латерализации [Zucca et al., 2011b]. Обнаружено, что соотношение левшей и правшей среди горилл, рождённых в неволе и в природе (при этом содержащихся в неволе) достоверно различается [Hopkins, 2006]. Выраженность популяционной латерализации некоторых функций передних конечностей значительно различается у шимпанзе в природе и в неволе [Marchant, McGrew, 1996]. Кроме того, в неволе шимпанзе, выращенные матерью, проявляют более сильное предпочтение конечности, чем особи выращенные человеком [Hopkins, 1994]. У шимпанзе, изъятых из природы, праворукость выражена слабее, чем у рождённых в неволе [Hopkins et al., 2003], но в то же время, предпочтение правой конечности в некоторых заданиях сильнее у диких шимпанзе, по сравнению с особями в неволе [Hopkins et al., 2007].

В ряде исследований, однако, наблюдения за животными в природе выявляли более слабые предпочтения одной конечности, чем эксперименты или наблюдения в неволе [Marchant, McGrew, 1996; Mittra et al., 1997; Randler et al., 2011]. Возможно, это связано с тем, что в сложной, часто несимметричной природной среде животное не всегда имеет возможность использовать предпочитаемую конечность, тогда как в неволе, где животное чаще всего пользуется одной конечностью на ровной плоскости в относительно равномерной среде, окружающие условия обычно не препятствуют использованию предпочитаемой конечности [Randler et al., 2011].

1.3.2 Межвидовые различия в проявлении латерализации функций передних конечностей

Как видно из примеров, приведённых в данной главе (раздел 1.2.2.), проявление латерализованного использования конечностей сильно варьирует между разными видами млекопитающих. Филогенетические связи не объясняют сходства и различия между видами, так как близкие виды могут демонстрировать принципиально разные паттерны латерализации, а представители филогенетически отдалённых таксонов могут иметь сходные предпочтения в использовании конечностей [Scheumann et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012; Ströckens et al., 2013]. Возможные факторы, определяющие эволюцию латерализации функций конечностей у млекопитающих, были исследованы только на примере приматов. Образ жизни и способ локомоции наиболее часто рассматриваются в качестве ключевых характеристик вида, связанных с выраженностью латерализации в использовании конечностей [MacNeilage, 1991; Ward, 1995; Meguerditchian et al., 2012].

Теория «позного происхождения руконости» (англ.: «postural origins theory of handedness»). Данная теория, сформулированная в первоначальном виде в 1987 году, даёт объяснение межвидовым различиям в проявлении руконости у приматов [MacNeilage et al., 1987]. Теория «позного происхождения руконости» была впоследствии дополнена новыми данными, и до сих пор именно она лежит в основе понимания механизмов эволюции моторной латерализации у приматов [MacNeilage, 1991; MacNeilage, 2007]. Согласно данной теории, популяционная латерализация в использовании передних конечностей изначально возникла у древесных приматов: левая передняя конечность преимущественно использовалась для ловли добычи, а правая – для поддержания тела в нужном положении. Предпочтение левой конечности при питании объясняется доминирующей ролью правого полушария в

контроле пространственно-временной координации движений [MacNeilage, 1991]. Правая конечность, таким образом, взяла на себя комплементарную, вспомогательную функцию опоры. Смена пищевой ниши и переход к наземному образу жизни в ходе эволюции привели к изменениям в распределении ролей между конечностями у приматов. У преимущественно растительноядных наземных видов более устойчивая к силовой нагрузке (из-за предшествующего участия в поддержании тела) правая передняя конечность стала использоваться для обработки пищи: раскалывания орехов, снятия кожуры с фруктов и т. п. [MacNeilage, 1991]. Теория «позного происхождения руконости» подтверждается некоторыми современными данными. Большинство исследованных древесных приматов использует левую переднюю конечность для питания, а правую – для опоры [Ward, 1995; Milliken et al., 2005; Rigamonti et al., 2005]. В манипуляциях «высокого уровня» сложности [Fagot, Vauclair, 1991] большинство древесных видов приматов демонстрирует групповое предпочтение левой конечности, а большинство наземных – правой [Morino, 2011; Meguerditchian et al., 2012].

Теория бипедализма (англ.: «*bipedalism theory*»). Данная теория связывает возникновение ярко выраженной руконости у приматов с освоением бипедальной локомоции. Сравнительное исследование шести видов мокроносых обезьян показало, что чем более для вида характерна бипедальность позы и локомоции, тем сильнее у него выражена латерализация в использовании передних конечностей при питании [Dodson et al., 1992, Ward et al., 1993]. Такие результаты позволили предположить, что бипедализм ведёт к усилению латерализации моторных функций, а способ локомоции является ключевым фактором в эволюции руконости у приматов [Ward, 1995]. Существует гипотеза о том, что ярко выраженная рукость у людей возникла именно в связи с бипедализмом [Westergaard et al., 1998; Corbetta, 2003]. Предполагается, что освоение бипедальной локомоции и связанная с ним проблема поддержания равновесия могли привести к повышению латерализации моторных

функций мозга [Cashmore et al., 2008; Westergaard et al., 1998]. В пользу данного предположения говорят результаты исследования становления рукости в онтогенезе человека. До трёхлетнего возраста дети проявляют нестабильные предпочтения в использовании конечностей, причём смена выраженности латерализации в использовании рук у ребёнка совпадает во времени с формированием новых форм локомоции [Corbetta, 2003]. На стадии перемещения на руках и коленях, что, по сути, является квадропедальной локомоцией, дети не проявляют стабильного предпочтения одной руки, а вскоре после освоения «хождения», то есть бипедальной локомоции, устанавливается выраженное предпочтение руки.

1.4 Особенности образа жизни и локомоции объектов исследования

Объекты настоящей работы относятся к сумчатым млекопитающим (Mammalia: Marsupialia). Как и плацентарные (Mammalia: Placentalia), сумчатые – очень разнообразная группа млекопитающих. Существуют наземные, древесные, подземные и полуводные виды сумчатых [Garland et al., 1988; Karlen, Krubitzer, 2007]. Среди сумчатых встречаются растительноядные, хищные и всеядные, высоко социальные и ведущие одиночный образ жизни виды. У сумчатых и плацентарных существует множество сходных адаптаций к определённому образу жизни, возникших в результате параллельной эволюции [Karlen, Krubitzer, 2007]. Особенно часто параллелизмы в морфологических и поведенческих специализациях обнаруживаются между сумчатыми и приматами (Primates) [Schmitt, Lemelin, 2002; Weisbecker, Warton, 2006; Rassmussen, Sussman, 2007]. К примеру, локомоторные адаптации к наземному и древесному образу жизни имеют значительное сходство у сумчатых и приматов [Garland et al., 1988; Schmitt, Lemelin, 2002; Weisbecker, Warton, 2006].

Для сумчатых характерно высокое разнообразие локомоторных

характеристик, однако в целом все виды можно разделить на две группы: передвигающихся исключительно квадропедально и способных как к квадропедальной, так и к бипедальной локомоции [Windsor, Dagg, 1971; Kear et al., 2008]. По всей видимости, передвижение скачками на двух задних конечностях возникло у сумчатых однократно в надсемействе Macropodoidea [Burk et al., 1998; Webster, Dawson, 2003]. Это надсемейство включает в себя три современных семейства: Hypsiprymodontidae, Potoroidae и Macropodidae. Единственный ныне живущий представитель семейства Hypsiprymodontidae не имеет морфологических адаптаций к бипедализму и использует исключительно квадропедальную локомоцию [Burk et al., 1998]. Развитие бипедализма происходило независимо в двух семействах – Potoroidae и Macropodidae, достигая своего наиболее выраженного проявления у видов рода *Bettongia* (Potoroidae), крупных представителей рода *Macropus* (Macropodidae), а также ряда вымерших форм, таких как *Sthenurus* и *Procoptodon* (Macropodidae) [Webster, Dawson, 2003; Kear et al., 2008]. Род *Macropus*, к которому относят кенгуру и валлаби, по мнению многих исследователей, является парафилетичным, и согласно современной классификации род *Macropus* разделяют на три подрода: *Notamacropus*, *Macropus* и *Osphranter* [Meredith et al., 2009; Dawson, 2012].

Далее будут упомянуты некоторые, ключевые с точки зрения задач работы, особенности образа жизни и локомоции выбранных видов.

1.4.1 Домовый опоссум, *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842)

Домовые опоссумы, *M. domestica* (Didelphimorphia, Didelphidae) – обитают в Южной Америке в лесах, зарослях травы или кустарника и ведут одиночный, ночной, преимущественно наземный образ жизни [Eisenberg, Redford, 1999]. Основная пища этих животных – насекомые, мелкие грызуны, фрукты. Для домовых

опоссумов известно гнездостроительное поведение [Fadem, Corbett, 1997]. Для этого вида характерна квадроциклевая локомоция [Pridmore, 1992].

1.4.2 Карликовая сумчатая летяга, *Petaurus breviceps* (Waterhouse, 1838)

Карликовые сумчатые летяги, *P. breviceps* (Diprotodontia, Petauridae) обитают в открытых лиственных лесах Австралии, Новой Гвинеи и прилежащих островов [Nowak, 1999]. Практически всё светлое время суток животные проводят в гнездах, расположенных в дуплах деревьев, а активность начинается с наступлением темноты. Основу рациона составляют беспозвоночные и разнообразная растительная пища, в том числе сок и пыльца деревьев [Smith, 1982]. Сумчатые летяги, являясь высоко социальным видом, обитают группами до 12 особей. Для карликовой сумчатой летяги характерна квадроциклевая локомоция, однако отмечено, что животные этого вида часто поднимаются на задние конечности, принимая вертикальное положение, например, перед прыжком [Shapiro, Young, 2010].

1.4.3 Кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi* (Thomas, 1908)

Кенгуру Гудфеллоу, *D. goodfellowi* (Diprotodontia, Macropodidae) относится к древесным кенгуру (род *Dendrolagus*), приспособленных к жизни в кронах деревьев (Flannery et al., 1996). Обитают во влажных тропических лесах Новой Гвинеи. Могут быть активны как ночью, так и в светлое время суток. Как и другие древесные кенгуру, кенгуру Гудфеллоу питаются преимущественно листвой деревьев и фруктами, иногда цветами [Flannery et al., 1996].

Древесные кенгуру произошли от наземных кенгуровых (Macropodidae), по всей видимости, от скальных валлаби рода *Petrogale*, однако в ходе эволюции приобрели ряд локомоторных адаптаций к древесному образу жизни [Martin, 2005].

Например, в отличие от всех прочих представителей семейства Macropodidae, древесные кенгуру способны к попеременному переставлению конечностей при локомоции и могут двигаться назад (пятиться) [Flannery et al., 1996]. По ветвям деревьев древесные кенгуру перемещаются в основном квадропедально, а по земле преимущественно бипедально – прыжками или в редких случаях шагами [Flannery et al., 1996; Martin, 2005]. Так как в природе эти животные большую часть жизни проводят на деревьях и редко спускаются на землю, то квадропедальная локомоция является преимущественным способом передвижения. Несмотря на способность к бипедальной локомоции, диспропорция между передними и задними конечностями у древесных кенгуру выражена слабо по сравнению с другими представителями семейства Macropodidae [Kear et al., 2008]. Передние конечности этих кенгуру более подвижны, чем у всех других кенгуровых [Martin, 2005], а удлинённые когти не только не ограничивают возможность к манипуляции, но и позволяют кенгуру совершать такие тонкие манипуляции, на которые другие представители семейства Macropodidae не способны [Iwaniuk et al., 1998].

1.4.4 Рыже-серый валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* (Desmarest, 1817)

Рыже-серый валлаби, *M. (N.) rufogriseus* (Diprotodontia, Macropodidae) населяет как леса и заросли кустарника, так и разнообразные открытые ландшафты Австралии и о. Тасмания [Frith, Calaby, 1969]. Активность преимущественно сумеречная и ночная. Основу рациона этих животных составляют травы, молодые побеги и листья деревьев и кустарников (*Allocasuarina* spp., *Banksia* spp. и пр.), а в период засухи валлаби могут кормиться также корнями растений. Валлаби этого вида живут небольшими группами, но при питании иногда формируют более крупные скопления [Frith, Calaby, 1969]. Для валлаби бипедальное передвижение скачками является преимущественным способом локомоции на высоких и средних

скоростях, однако при медленном перемещении и при питании травами квадропедальное положение более характерно [Hume et al., 1989]. Для того чтобы достать молодые побеги и листья с деревьев, валлаби переходят в вертикальное положение [Hume et al., 1989].

1.4.5 Серый кенгуру, *Macropus (Macropus) giganteus* (Shaw, 1790)

Серый кенгуру, *M. (M.) giganteus* (Diprotodontia, Macropodidae) населяет разнообразные биотопы от горных лесов и редколесий до прибрежных лугов, степей и полупустынь материковой Австралии и Тасмании [Frith, Calaby, 1969]. Активность преимущественно сумеречная и ночная. В зависимости от сезона и местообитания питаются серые кенгуру различными злаками, а также изредка молодыми побегами кустарников и кустарничков [Dawson, 1995; Dawson, 2012]. Наиболее крупную социальную ячейку кенгуру называют моб – это особи, использующие одну территорию во время питания [Dawson, 2012]. Внутри моба серых кенгуру существуют стабильные группировки, включающие около шести, обычно близкородственных особей, которые перемещаются вместе. Молодые особи и иногда взрослые самцы могут перемещаться между мобами [Dawson, 2012].

Локомоция серых кенгуру является примером одной из наиболее выраженных форм бипедализма среди Macropodidae и сумчатых вообще. Диспропорция костей задних конечностей, а также другие адаптации к бипедализму среди современных представителей Macropodidae развиты сильнее только у рыжих кенгуру, *Macropus (Osphranter) rufus* [Kear et al., 2008]. Бипедальные прыжки являются для серых кенгуру основным типом передвижения и квадропедальную (или, как её принято называть у крупных видов кенгуровых из-за дополнительной опоры на хвост, пентапедальную) локомоцию используют только при очень медленном передвижении [Seebeck, Rose, 1989; Webster, Dawson, 2003; Dawson, 2012].

1.4.6 Рыжий кенгуру, *Macropus (Osphranter) rufus* (Desmarest, 1822)

Рыжие кенгуру, *Macropus (O.) rufus* (Diprotodontia, Macropodidae) населяют степи, полупустыни и пустыни Австралии [Dawson, 2012]. Питаются эти животные травами (*Eragrostis* sp.), а также молодыми побегами кустарников и кустарничков (преимущественно родов *Chenopodium*, *Atriplex* и *Maireana*) [Tyndale-Biscoe, 2005]. Группировки рыжих кенгуру (мобы) включают около 10–20 родственных особей. Этот вид один из наиболее территориальных среди кенгуру, а дисперсия происходит почти исключительно за счет взрослых самцов и молодняка [Dawson, 2012]. Для этого вида характерна наиболее выраженная среди всех современных сумчатых диспропорция костей задних конечностей и другие ярко выраженные адаптации к бипедализму [Kear et al., 2008]. Для рыжих кенгуру предпочитаемый тип локомоции – бипедальные прыжки, а квадропедальная (пентопедальная) локомоция используется только при очень медленном перемещении [Dawson, 2012].

1.4.7 Гребнехвостый кенгуру, *Bettongia penicillata* (Gray, 1837)

Гребнехвостый кенгуру, *B. penicillata* (Diprotodontia, Potoroidae) обитает в засушливых лесистых местностях Австралии, избегает густых зарослей травы и кустарника. Питаются эти ночные животные различными частями растений, грибами и беспозвоночными [Claridge et al., 2007]. Для этого вида характерно строительство гнёзд из травы, веток и коры деревьев. Гребнехвостые кенгуру ведут преимущественно одиночный образ жизни [Nowak, 1999].

Представители семейства Potoroidae различаются по степени бипедальности. В отличие от видов рода *Potorous*, для которых в основном характерна квадропедальная локомоция, представители рода *Bettongia* передвигаются преимущественно бипедальными прыжками. Гребнехвостые кенгуру, *B. penicillata*

используют квадропедальную локомоцию крайне редко, при очень медленном передвижении [Seebeck, Rose, 1989; Webster, Dawson, 2003].

1.5 Заключение

На сегодняшний день исследования латерализации функций конечностей у животных носят разносторонний характер. В современных работах рассматриваются вопросы развития, эволюции и адаптивного значения данного типа латерализации, изучаются нервные механизмы, лежащие в основе предпочтений в использовании конечностей. Многочисленность видов, для которых известно асимметричное использование конечностей [Ströckens et al., 2013], указывает на то, что латерализация моторных функций является фундаментальной, широко распространённой чертой позвоночных животных. Тем не менее, многие таксономические группы остаются практически или полностью неизученными с точки зрения латерализации функций конечностей. Среди млекопитающих модельной группой для изучения предпочтений в использовании конечностей стали приматы [Hopkins, 2006], тогда как другие крупные таксоны не подвергались детальным исследованиям. Работы на приматах привели к возникновению ряда гипотез, объясняющих внутри- и межвидовую пластичность в проявлении латерализации функций конечностей. Недостаток данных не позволяет оценить, применимы ли данные гипотезы к другим млекопитающим. Разностороннее изучение латерализации функций конечностей на примере другой таксономической группы млекопитающих позволит проверить универсальность закономерностей, выявленных на приматах. Сумчатые – группа филогенетически удаленная от приматов и при этом имеющая с ними множество морфологических и поведенческих сходств [Schmitt, Lemelin, 2002; Weisbecker, Warton, 2006; Rassmussen, Sussman, 2007] – могут служить удобной моделью для дальнейшего изучения эволюции латерализации функций конечностей.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описание материала и методики частично было приведено в предыдущих работах автора [Гилёв, 2010; Гилёв и др., 2011; Гилёв и др., 2012а; б; Гилёв, Каренина, 2012; Гилёв, 2014; Giljov et al., 2012а; b; Giljov et al., 2013].

2.1 Объекты исследования и места сбора материала

2.1.1 Домовый опоссум, *Monodelphis domestica*

Данные по домовым опоссумам, *M. domestica* (число исследованных особей $n = 26$: 12♂ и 14♀) были собраны в научном отделе Московского зоопарка в марте 2009 года [Гилёв, 2010, Гилёв и др., 2012а]. Возраст исследованных животных был от двух до 39 месяцев. Домовых опоссумов содержали одиночно в клетках размером 75×50×50 см с обогащённой средой (несколькими укрытиями, ветками и т.п.). Искусственное освещение (лампы «дневного света») автоматически включалось на 15 ч каждые сутки. Основу питания опоссумов составляли живые насекомые (сверчки *Gryllus* sp. и личинки зофобаса, *Zophobas morio*), мелко нарезанная сырая говядина, варёные яйца, каша. Животным ежедневно предоставлялся свежий гнездовой материал – сено и полоски бумаги.

2.1.2 Карликовая сумчатая летяга, *Petaurus breviceps*

Наблюдения за карликовыми сумчатыми летягами, *P. breviceps* ($n = 23$: 12♂ и 11♀) были проведены в научном отделе Московского зоопарка в марте 2009 года. Исследованные особи были в возрасте от пяти до 66 месяцев. Животных содержали в разнополых социальных группах в клетках 77×37×130 см с обогащённой средой

(несколькими укрытиями, ветками, натянутыми веревками для лазанья и т.п.). Искусственное освещение (лампы «дневного света») автоматически включалось на 12 в сутки. Рацион летяг состоял преимущественно из мелко нарезанных разнообразных фруктов и живых насекомых (сверчков *Gryllus* sp. и личинок зофобаса, *Zophobas morio*). Животным ежедневно предоставляли свежий гнездовой материал – сено и полоски бумаги.

2.1.3 Кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi*

Наблюдения за кенгуру Гудфеллоу, *D. goodfellowi* ($n = 14$) проводили в трёх зоопарках Германии: зоопарке г. Крефельд (1♂ и 5♀), зоопарке г. Дортмунд (1♂ и 1♀) и зоопарке г. Франкфурт (2♂ и 1♀) в сентябре–октябре 2011 года, а также в зоопарке «Таронга» г. Сидней, Австралия (1♂ и 2♀) в августе 2013 года. Исследованные кенгуру Гудфеллоу были в возрасте от десяти месяцев до 17 лет. Большинство особей родилось в разных зоопарках Австралии, США и Европы. Животные содержались либо одиночно (Крефельдский, Дортмундский и Сиднейский зоопарки), либо в паре (Франкфуртский зоопарк) в клетках размером около 200×100×300 см с которыми соединялись открытые вольеры размером площадью около 50 кв. м. В клетках поддерживался 12-ти часовой световой день (лампы «дневного света»), а в вольерах освещение было естественным. Рацион кенгуру в основном состоял из нарезанных фруктов, овощей, а также свежих веток с листвой.

2.1.4 Рыже-серый валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus*

Сбор данных по рыже-серым валлаби, *M. (N.) rufogriseus* в неволе ($n = 27$) проводили в Ленинградском (1♂), Московском (7♂ и 2♀), Берлинском (2♀),

Калининградском (3♂ и 6♀) и Хересском (2♂ и 4♀) зоопарках. Наблюдения проводили в весенне-летний период, когда животные наиболее активны вне укрытий: в Ленинградском зоопарке – в августе 2008 г., в Московском – в августе 2009 г., в Берлинском – в июне 2010 г., в Калининградском – в июле 2010 г. и Хересском – в марте 2011 г. Точный возраст особей был неизвестен, однако все особи были половозрелыми (2 года и старше). В Калининградском зоопарке были также проведены наблюдения за детёнышами рыже-серых валлаби в возрасте от 6 до 12 месяцев, уже окончательно покинувшими сумку матери, но еще продолжавшими питаться молоком (англ.: «young-at-foot» [Southwell, 1984]; $n = 6$). В Ленинградском зоопарке валлаби содержали одиночно в уличном вольере площадью 35 кв. м. В Берлинском, Московском, Калининградском и Хересском зоопарках животных содержали в разнополых группах в уличных вольерах площадью около 200, 100, 60 и 50 кв. м соответственно. Во всех зоопарках к вольерам был присоединён домик-укрытие. Основу питания животных составляла скошенная свежая трава и сено. Также животным ежедневно давали фрукты, овощи и зерно.

Наблюдения за рыже-серыми валлаби **в природе** проводили в ходе экспедиций в национальный парк «Остров Мария» (42°38' ю. ш. 148°05' в. д., Тасмания, Австралия) с 16 мая по 16 июня 2012 года и с 17 октября по 2 ноября 2013 года [Гилёв, Каренина, 2012; Гилёв, 2014]. Были собраны данные как по взрослым особям ($n = 24$: 9♂ и 15♀), так и по детёнышам, ещё постоянно находившимся в материнской сумке, но уже начавшим питаться растительной пищей (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]; $n = 11$). Численность рыже-серых валлаби на территории острова достигает 5 000 особей (около 460 особей/км²) [Ingram, 2013]. Как и для большинства других кенгуровых (Macropodidae) для этого вида характерна ночная и сумеречная активность [Hume et al., 1989], однако на Тасмании и прилежащих островах зимой и весной Южного полушария (в период сбора данных) животные регулярно кормятся и в светлое время суток [Dawson, 2012].

2.1.5 Серый кенгуру, *Macropus (Macropus) giganteus*

Наблюдения за серыми кенгуру, *M. (M.) giganteus* в неволе проводили в парке дикой природы «Боноронг» (Тасмания, Австралия) в июне–июле 2012 года [Гилёв, Каренина, 2012; Гилёв, 2014]. Были собраны данные как по взрослым особям ($n = 34$: 13♂ и 21♀), так и по детенышам на двух разных стадиях развития: уже окончательно покинувшим сумку матери, но еще продолжавшим питаться молоком (англ.: «young-at-foot» [Southwell, 1984]; $n = 12$), и находившимся в материнской сумке, но уже начавшим питаться растительной пищей (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]; $n = 8$). Разнополая группа (110-130 особей) серых кенгуру содержалась на огороженной открытой территории около 2 га с естественной растительностью и искусственным водоемом. В качестве укрытий кенгуру использовали деревья и кустарники, растущие в зоне покоя, занимавшей около трети площади вольера, где посетители парка не могли приближаться к животным. Так как корм кенгуру получали днём, животные были активны преимущественно в светлое время суток. Основу питания составляла свежескошенная трава, сено, а в качестве периодической подкормки использовались специальные кормовые гранулы для кенгуровых.

В природе наблюдения за серыми кенгуру ($n = 38$: 12♂ и 26♀) проводили в ходе экспедиций в национальный парк «Остров Мария» (42°38' ю. ш. 148°05' в. д., Тасмания, Австралия) с 16 мая по 16 июня 2012 года и с 17 октября по 2 ноября 2013 года. Численность серых кенгуру на территории острова достигает 2 000 особей (около 180 особей/кв.км) [Ingram, 2013]. Для серых кенгуру характерна сумеречная и ночная активность [Hume et al., 1989], однако на Тасмании и прилежащих островах зимой и весной Южного полушария (в период сбора данных) животные также кормятся и в светлое время суток [Dawson, 2012].

2.1.6 Рыжий кенгуру, *Macropus (Osphranter) rufus*

Наблюдения за рыжими кенгуру, *M. (O.) rufus* ($n = 41$: 15♂ и 26♀) проводили на территории исследовательской станции аридной зоны «Фаулерс Гэп» университета Нового Южного Уэльса (University of New South Wales Arid Zone Research Station «Fowlers Gap»; 31°21' ю. ш. 141°39' в. д., Новый Южный Уэльс, Австралия) с 14 августа по 24 сентября 2013 года. Численность рыжих кенгуру на территории станции площадью около 40 га в зимние и весенние месяцы колеблется от 5 до 8 тысяч особей в зависимости от температуры воздуха и количества осадков [Dawson, 2012].

2.1.7 Гребнехвостый кенгуру, *Bettongia penicillata*

Наблюдения за гребнехвостыми кенгуру, *B. penicillata* ($n = 15$) проводили в двух зоопарках Германии: Берлинском (5♂ и 5♀) в июне 2010 года, Дортмундском (2♂) в октябре 2011 года, а также в научном отделе Московского зоопарка (2♂ и 1♀) в апреле 2012 года. В Берлинском зоопарке животных содержали в разнополой группе в крытом застеклённом вольере размером 400×250×250 см. В Дортмундском зоопарке двух кенгуру содержали вместе также в крытом застеклённом вольере размером 400×350×250 см. В научном отделе Московского зоопарка кенгуру содержались одиночно в клетках размером около 300×100×200 см. Во всех местах сбора материала животные содержались в обогащённой среде с искусственными норами, камнями, ветками и пр., а светлая фаза дня длилась 12 ч. Гребнехвостые кенгуру питались преимущественно орехами, нарезанными фруктами и овощами, а также живыми насекомыми (саранчой, *Locusta migratoria* и личинками зофобаса, *Zophobas morio*). Гнездовым материалом для животных служило сено.

2.2 Сбор материала

2.2.1. Типы поведения с использованием одной передней конечности

На начальных этапах исследования латерализации функций передних конечностей, основанных на наблюдениях за поведением животных, выявляют типы поведения, в которых животные пользуются одной передней конечностью (унимануальные действия) [Boesch, 1991; Marchant, McGrew, 1996; Lonsdorf, Hopkins, 2005; Rigamonti et al., 2005; Zhao et al., 2008b; Lhota et al., 2009; Smith, Thompson, 2011]. В ходе предварительного исследования [Гилёв, 2010] были выделены наиболее часто проявляемые типы унимануальных действий у всех исследуемых в настоящей работе видов, кроме кенгуру Гудфеллоу, серого и рыжего кенгуру, у которых латерализацию исследовали в тех же типах действий, что и у рыже-серого валлаби. Типы унимануальных действий у сумчатых были выделены по аналогии с исследованиями на приматах [Boesch, 1991; Marchant, McGrew, 1996; Zhao et al., 2008b; Smith, Thompson, 2011]. У сумчатых были исследованы типы поведения, наиболее часто исследуемые с точки зрения латерализации функций конечностей у приматов: манипулирование пищей и непищевыми объектами, использование конечности для опоры и для груминга (чистки) [Rigamonti et al., 2005; Hopkins, 2006]. Как и во многих исследованиях на приматах [Hopkins, 1993; Westergaard et al., 1998; Blois-Heulin et al., 2007; Braccini et al., 2010], у сумчатых отдельно регистрировали действия, выполняемые из квадропедального положения тела, когда перед началом действия животное стояло ровно на всех четырёх конечностях, и из бипедального положения, когда перед началом действия животное стояло на двух задних конечностях, а обе передние были свободны и не соприкасались с землей. Кроме того, отдельно рассматривалось использование конечностей при питании неживой пищей и ловле живой добычи, так как в

исследованиях на приматах действия, выполняемые животными в этих двух типах поведения, принято считать разными по уровню сложности [Fagot, Vauclair, 1991; King, Landau, 1993].

Использование одной конечности **при питании** включало в себя использование животным одной передней конечности для того, чтобы взять пищевой объект. Положение тела (бипедальное или квадропедальное) и конкретные пищевые объекты (сено, мясо, фрукты и т.д.) различались у исследованных видов сумчатых. При **ловле живых насекомых** регистрировали использование животным одной передней конечности для того, чтобы схватить насекомое.

Опора в трипедальном положении – это положение, при котором животное стоит на двух задних конечностях и одной передней [Clark et al., 1993]. Для анализа предпочтений в данном типе поведения учитывали ту переднюю конечность, на которую животное опиралось. Домовые опоссумы и гребнехвостые кенгуру, принимая такое положение, поднимали одну переднюю конечность из первоначального квадропедального положения тела. В отличие от этих видов, кенгуру Гудфеллоу, рыже-серые валлаби, серые и рыжие кенгуру, изначально стояли на двух задних конечностях, а затем опускали одну переднюю конечность на землю. **Поддержание трипедального положения** у карликовых сумчатых летяг заключалось в повисании на горизонтальной поверхности (верхней стенке клетки) вниз головой на трёх конечностях – двух задних и одной передней. Чтобы занять такое положение, животное повисало на всех четырёх конечностях, а затем отпускало одну из передних лап. Учитывалась та передняя конечность, которой животное поддерживало положение тела, а именно, держалось за стенку клетки.

Манипулирование гнездовым материалом включало подтягивание к себе сена или полоски бумаги одной передней конечностью. При **аутогруминге** учитывали унимануальные движения, направленные на чистку носа – части тела, равноудалённой от обеих передних конечностей.

У детёнышей рыже-серых валлаби и серых кенгуру на стадии постоянного нахождения в сумке матери (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]) регистрировали использование одной конечности при **манипулировании пищей из сумки** матери. Учитывали только те случаи, когда перед манипулированием пищей из сумки были высвобождены обе передние конечности. Также регистрировали случаи, когда детёныши **высвобождали одну переднюю конечность из сумки**. У детёнышей рыже-серых валлаби и серых кенгуру, уже окончательно покинувших сумку матери, но ещё питавшихся молоком (англ.: «young-at-foot» [Southwell, 1984]), регистрировали использование одной конечности при **оттягивании края сумки матери** во время питания молоком.

Типы поведения с использованием одной передней конечности различались у семи исследованных видов сумчатых. Более детальное описание исследованных типов действий для каждого из видов приведено в Главе 3 и 4.

Для регистрации типов поведения с использованием одной передней конечности проводилась видеосъёмка поведения животных (обычно нескольких особей одновременно) в периоды их наибольшей суточной активности. При просмотре видеоматериала для каждой особи отмечали использование левой и правой передней конечности отдельно в каждом типе поведения. За один акт принимали однократное использование конечности. После регистрации одного акта, следующий – учитывался только после того, как животное перемещалось в другое место (делало более трёх шагов квадропедально). Таким образом, от каждой особи были получены дискретные акты использования одной конечности.

2.2.2 Особенности исследования животных в неволе

Сбор материала по каждому виду, исследованному в неволе, включал в себя наблюдения и видеосъёмку поведения животных по 6–8 часов в день во время их наибольшей активности. Наблюдатель с видеокамерой находился снаружи клеток (вольеров). Наблюдения за домовыми опоссумами и карликовыми сумчатыми летягами вели в тёмное время суток в течение 14 дней (всего 104 и 96 ч наблюдений соответственно), а за серыми кенгуру – в светлое время суток в течение 15 дней (всего 118 ч наблюдений). Сбор данных в каждом из зоопарков проводили: по кенгуру Гудфеллоу – в светлое время суток в течение четырёх – восьми дней (всего 153 ч наблюдений), по рыже-серым валлаби – в светлое время суток в течение 8–12 дней (всего 290 ч наблюдений), по гребнехвостым кенгуру – в темное время суток в течение 4–10 дней (всего 139 ч наблюдений). Наблюдения в зоопарках, где животные содержали группами, проводились в течение большего числа дней, чем в тех, где животные содержались одиночно.

Для съёмки использовали цифровую видеокамеру Sony DCR-SR-220E. Съёмку видов с ночной активностью проводили в ночном режиме (NightShot mode) камеры со встроенной инфракрасной подсветкой. Для индивидуального распознавания особей у карликовых сумчатых летяг были выстрижены небольшие участки шерсти на спине и (или) хвосте за два дня до начала сбора материала. Индивидуальная идентификация животных других видов, содержащихся в группах, проводилась по индивидуальным особенностям окраса, и формы тела.

2.2.3 Особенности исследования животных в природе

Сбор материала по сумчатым в природе включал в себя наблюдения и видеосъёмку поведения животных и продолжался в течение 32 дней в 2012 году и 17

дней в 2013 году в случае рыже-серых валлаби (всего 192 ч наблюдений) и серых кенгуру (всего 239 ч наблюдений), а в случае рыжих кенгуру в течение 42 дней в 2013 году (всего 254 ч наблюдений). Во время наблюдений мы посещали места наибольшей концентрации животных: в случае рыже-серых валлаби – лесные поляны и опушки, в случае серых кенгуру – лесные опушки и приморские луга, наблюдения же за рыжими кенгуру проводили преимущественно в низинах, на участках с наибольшим количеством молодой растительности. За рыже-серыми валлаби и серыми кенгуру проводились как дневные, так и ночные наблюдения. Сбор материала по рыжим кенгуру осуществлялся только в светлое время суток.

Дневные наблюдения. Во время дневных наблюдений мы приближались к животным на расстояние около 30-60 м. Приближение к животным осуществлялось в соответствии с рекомендованной методикой наблюдения за кенгуровым рода *Macropus* с причинением минимального беспокойства животным [Wolf, Croft, 2010]. В случае если животное замечало наше приближение, регистрация поведения начиналась только после того, как животное прекращало смотреть в сторону наблюдателя. Параллельно с наблюдениями и видеосъёмкой велась фотосъёмка животных. Видеосъёмку осуществляли цифровой камерой Sony DCR-SR-220E. Фотосъёмку проводили при помощи камеры Canon EOS 500D и объектива Sigma AF18-250 мм F3.5-6.3 HSM. В результате был составлен фотокаталог исследованных особей каждого вида. Индивидуальная идентификация осуществлялась путем сравнения окраса и других индивидуальных особенностей внешнего вида особей, преимущественно головы и ушей (Рисунок А.1). Для каждой особи регистрировали использование одной передней конечности в каждом типе поведения, возрастная категория, пол, место наблюдения.

Наблюдения за рыже-серыми валлаби и серыми кенгуру на о. Мария (Тасмания, Австралия) проводились в течение всего светового дня. Сбор материала был приурочен к районам с наибольшей плотностью животных, а именно, местам

свободным от древесного покрова на севере острова (район «Darlington») и в центральной части острова (район «French's Farm») [Ingram, 2013]. Ближайшие границы двух районов исследования разделяло 6 км. В полевой сезон 2012 года наблюдения проводились по схеме: восемь дней в районе «Darlington» – восемь дней в районе «French's Farm» – восемь дней в районе «Darlington» – восемь дней в районе «French's Farm». В полевой сезон 2013 года сбор материала проходил в течение семи дней в районе «Darlington» и десяти дней в районе «French's Farm».

Сбор материала по рыжим кенгуру на территории исследовательской станции Фаулерс Гэп (Новый Южный Уэльс, Австралия) проводился в утренние и вечерние часы. В связи с тем, что на территории станции запрещена охота, расстояние, на которое наблюдатель может приблизиться к животным, существенно меньше, чем в большинстве других регионов Австралии [Dawson, 2012].

Ночные наблюдения. В полевом сезоне 2012 года сбор материала по серым кенгуру и валлаби на о. Мария проводился также в тёмное время суток, что исключало возможность проведения точной индивидуальной идентификации, однако позволяло получить данные по большему числу особей, чем в дневное время. В данном случае применялся метод маршрутного учета, адаптированный для проведения поведенческих наблюдений и учёта кенгуровых (Macropodidae) [Nielsen, 2009; Ingram, 2013]. В каждом из районов сбора материала («Darlington» и «French's Farm») было выбрано по шесть маршрутов (Рисунок А.2, А.3). Поиск кенгуру и валлаби осуществлялся при помощи фонарей с красными фильтрами, свет которых вызывает меньше беспокойства у кенгуровых, по сравнению со светом обычных фонарей [Nielsen, 2009]. После того, как животное было обнаружено, красный фонарь выключался, и наблюдения проводились с помощью видеокамеры в ночном режиме (NightShot mode) и инфракрасного осветителя (Барс ИК-К3) с расстояния 15-30 м. Использование такого оборудования позволяло свести к минимуму влияние наблюдателя на поведение животных. В связи с тем, что на

острове с 1994 года три раза в год проводится ночной учет численности кенгуровых с использованием искусственных осветителей, рыже-серые валлаби и серые кенгуру проявляют сравнительно низкий уровень беспокойства при приближении наблюдателя с фонарём [Ingram, 2013].

В ходе прохождения маршрута регистрировали по одному акту использования конечности в одном типе поведения от каждой встреченной особи. Как только от одной особи было получено по одному акту каждого типа, наблюдатель переходил к следующему животному. Для того чтобы охватить максимальное число особей, наблюдение за одним животным продолжалось не дольше 10 минут, даже если использование одной конечности не было отмечено. Наблюдения за серыми кенгуру и валлаби на каждом из 12 маршрутов проводили по два раза, с интервалом в восемь дней, причем первый раз сбор материала производился в начале ночи (сразу после заката), а второй раз – в конце (перед рассветом). Так как для кенгуровых характерно постоянное перемещение в пределах индивидуального участка в течение одного периода активности [Dawson, 2012], такая схема позволяла минимизировать вероятность повторного учёта одних и тех же особей.

2.3 Статистический анализ материала

Статистический анализ был выполнен с помощью средств статистического пакета GraphPad Prism ver. 6.03, 2013 (GraphPad Software, Inc., США). Различия считали значимыми при $p < 0,05$.

2.3.1 Оценка индивидуальных предпочтений в использовании передних конечностей

Для оценки предпочтения в использовании передних конечностей у каждой особи проводили сравнение частоты использования правой и левой конечности

раздельно в каждом типе унимануального поведения. Индивидуальные предпочтения в каждом типе поведения оценивались только у особей, для которых было получено как минимум 15 актов использования одной конечности. При статистическом анализе данных по животным, содержащимся в зоопарках, в каждом типе поведения использовали единое для всех особей одного вида число актов, равное наименьшему среди всех особей числу полученных актов. Таким образом, достигалась стандартизация числа анализируемых моторных актов для всех особей исследуемой выборки в каждом конкретном типе поведения. Такая стандартизация применялась в связи со значительным разбросом числа полученных для каждой особи актов, который обусловлен особенностями сбора данных в неволе. Так как в ограниченном пространстве клетки (вольера) в поле зрения видеокамеры попадают все или несколько животных, а периоды активности синхронизированы (например, в связи со временем кормления), в ходе наблюдений продолжался сбор данных по особям, для которых уже было получено достаточное число актов. В случае сбора данных в природе, или в условиях, приближенных к естественным (парк дикой природы «Боноронг», Тасмания), для статистического анализа использовали все акты, полученные от особи, ввиду ценности таких данных и меньшего разброса числа полученных от каждой особи актов по сравнению с условиями неволи.

Для определения индивидуальных предпочтений особей в каждом типе поведения число актов использования левой и правой конечности сравнивали с использованием биномиального критерия z [Siegel, 1956]. На основе результатов этого теста каждую особь в каждом поведении классифицировали как латерализованную, то есть имеющую предпочтение использовать одну конечность чаще другой, или нелатерализованную, то есть не имеющую предпочтения одной из конечностей. Латерализованных особей определяли как левшей – особей значительно чаще использующих левую конечность, или правшей – особей чаще использующих

правую конечность. Отличается ли число латерализованных особей от числа нелатерализованных, а также число левшей от числа правшей определяли также с помощью биномиального критерия z .

2.3.2 Оценка групповой латерализации в использовании передних конечностей

Оценка предпочтения в использовании передней конечности на групповом уровне проводилась по широко принятому индексу рукости (в англоязычной литературе – «handedness index») [Strauss, Wada, 1983; Westergaard et al., 1998; Wells, 2003; Braccini et al., 2010; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012]. Индекс рукости (ИР) для каждой особи в каждом типе поведения вычисляли по формуле

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

где $Л$ – число актов использования левой конечности;

$П$ – число актов использования правой конечности.

Значения ИР варьируют от минус 1 до плюс 1 и отражают направленность асимметрии: положительные значения индекса отражают левостороннюю асимметрию, отрицательные – правостороннюю, а значения близкие к нулю указывают на отсутствие предпочтения одной конечности [Meguerditchian et al., 2012].

Проверку нормальности распределения ИР в каждом типе поведения проводили с помощью критерия Шапиро-Уилка [Shapiro, Wilk, 1965]. Так как данные были распределены ненормально, для анализа были использованы непараметрические критерии. Оценку групповой латерализации в использовании конечностей у каждого вида проводили с помощью одновыборочного критерия знаковых рангов Уилкоксона [Wilcoxon, 1945].

При анализе данных по диким рыже-серым валлаби и серым кенгуру, полученных методом маршрутного учёта, учитывали первый акт использования конечности в одном типе поведения от каждой встреченной особи. Латерализацию оценивали на групповом уровне посредством сравнения числа актов использования левой и правой конечностей в каждом типе поведения с помощью биномиального критерия z [Siegel, 1956]. Сравнение моторных предпочтений между двумя районами сбора данных производили с использованием z -критерия для пропорций [Fleiss, 1981].

2.3.3 Оценка влияния пола, возраста и типа поведения на направленность и степень латерализации в использовании передних конечностей

Для оценки проявления латерализации функций конечностей принято использовать два показателя: направленность, отражающую лево-/правосторонний уклон в латерализации, и степень, отражающую насколько сильно выражен односторонний уклон вне зависимости от его направленности [Rogers, 2002; Wells, 2003; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012]. При определении влияния таких факторов как пол, возраст и тип поведения на направленность латерализации (направленность предпочтения конечности) использовались значения индекса рукости (ИР). Тогда как для оценки влияния данных факторов на степень латерализации (степень предпочтения конечности) использовали абсолютные значения индекса рукости (Абс-ИР), то есть значения ИР без учета знака плюс/минус (в англоязычной литературе – «absolute handedness index») [Westergaard et al., 1998; Wells, 2003; Braccini et al., 2010; Hopkins et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012]. С помощью критерия Шапиро-Уилка [Shapiro, Wilk, 1965] было определено, что распределение подавляющего большинства данных отличается от нормального, поэтому все последующие сравнения проводили с использованием

непараметрических критериев.

Половые различия в проявлении латерализации оценивались с помощью *U*-критерия Манна-Уитни [Mann, Whitney, 1947]. Для оценки связи между проявлением предпочтением конечности и возрастом особей использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена [Caruso, Cliff, 1997]. Такой анализ проводился для домовых опоссумов, карликовых сумчатых летяг и кенгуру Гудфеллоу. В связи с отсутствием информации о точном возрасте конкретных особей и различиями в типах унимануального поведения между взрослыми и детёнышами, в случае с рыже-серыми валлаби и серыми кенгуру анализ латерализации проводили отдельно в трёх возрастных группах: взрослые особи, детёныши, окончательно покинувшие сумку матери, но продолжающие питаться молоком (англ.: «young-at-foot» [Southwell, 1984]), и детёныши на стадии постоянного нахождения в сумке матери (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]). Данные о возрасте гребнехвостых и рыжих кенгуру отсутствовали.

Влияние типа поведения на проявление предпочтения конечности оценивали с использованием критерия Фридмана и последующим попарным сравнением типов поведения при помощи апостериорного теста Бонферрони-Данна (Bonferroni–Dunn test) [Dunn, 1961]. Множественные сравнения с использованием теста Бонферрони-Данна широко применяются в исследованиях поведенческой асимметрии [Gagliardo, et al., 2001; Domenici et al., 2012; Cormier, Tremblay, 2013].

У рыже-серых валлаби и серых кенгуру также проводилось сравнение проявления латерализации между особями в неволе и в природе. Сравнение как степени, так и направленности латерализации в использовании передних конечностей в каждом отдельном типе поведения проводили с помощью *U*-критерия Манна-Уитни [Mann, Whitney, 1947].

ГЛАВА 3. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СУМЧАТЫХ В НЕВОЛЕ

В данной главе использованы результаты научных работ автора [Гилёв, 2010; Гилёв и др., 2012а; б; Гилёв, Каренина, 2012; Giljov et al., 2012а; b; Giljov et al., 2013].

3.1 Латерализация функций передних конечностей у домового опоссума, *Monodelphis domestica*

3.1.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Использование одной передней конечности было исследовано у 26 особей домового опоссума в четырёх типах поведения: питании неживой пищей (нарезанным мясом), ловле живых насекомых, опоре в трипедальном положении и манипулировании гнездовым материалом (Рисунок Б.1). Все перечисленные типы унимануальных действий домовые опоссуны осуществляли из квадропедального положения тела. Принятие бипедального положения у домовых опоссунов наблюдалось крайне редко. Для каждой особи было получено по 45 актов питания неживой пищей и по 31 акту схватывания живого насекомого. Было получено по 40 актов использования одной передней конечности для опоры в трипедальном положении для каждой особи. Для каждого опоссума было получено по 34 акта использования одной конечности для манипулирования материалом.

3.1.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

При питании неживой пищей восемь особей (31%) демонстрировали предпочтение использовать левую переднюю конечность, восемь особей (31%) – правую конечность, а 10 особей (38%) не демонстрировали индивидуальной латерализации (Рисунок 1; Таблица В.1). Число латерализованных особей не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 0,98$, $p = 0,327$), а число левшей и правшей было одинаковым.

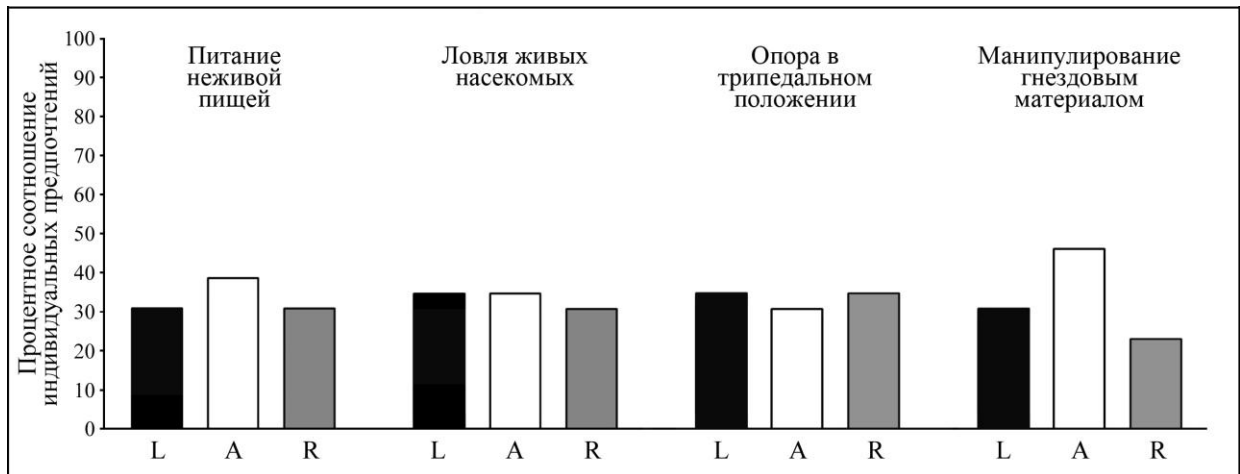


Рисунок 1 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у домового опоссума. Процент особей, демонстрировавших предпочтение ($p < 0,05$): L – левой конечности, R – правой конечности; A – без предпочтения.

При ловле живых насекомых девять опоссумов (35%) предпочитали использовать левую переднюю конечность, восемь (30%) – правую конечность, а девять особей (35%) не демонстрировали индивидуальное предпочтение одной конечности (Рисунок 1; Таблица В.1). Не было выявлено различий между числом латерализованных и числом нелатерализованных особей (биномиальный критерий, z

$= 1,38, p = 0,169$), как и между числом левшей и правшей ($z = 0,00, p = 1,000$).

Предпочтение опираться на левую переднюю конечность в трипедальном положении было выявлено у девяти опоссумов (35%). Столько же особей (35%) значительно чаще опирались на правую лапу, а восемь особей (30%) не имели предпочтения (Рисунок 1; Таблица В.2). Число латерализованных особей не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 1,78, p = 0,076$), а число левшей и правшей было одинаковым.

Предпочтительное использование левой передней конечности при манипулировании гнездовым материалом наблюдалось у восьми домовых опоссумов (31%). У шести особей (23%) было обнаружено предпочтение использовать правую конечность, а 12 особей (46%) не демонстрировали предпочтения (Рисунок 1; Таблица В.2). Не было обнаружено различий между числом латерализованных и числом нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 0,20, p = 0,845$), как и между числом левшей и числом правшей ($z = 0,27, p = 0,791$).

У домового опоссума не было выявлено групповой латерализации в использовании передних конечностей (Рисунок 2) при питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,03 \pm 0,07$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 18, p = 0,827, n = 26$), ловле живых насекомых (средний ИР $\pm m = 0,02 \pm 0,09$; $W = 10, p = 0,905, n = 26$), опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = 0,02 \pm 0,09$; $W = -1, p = 0,995, n = 26$) и манипулировании гнездовым материалом (средний ИР $\pm m = 0,05 \pm 0,09$; $W = 40, p = 0,601, n = 26$).

3.1.3 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

У домовых опоссумов были обнаружены значимые половые различия в

направленности предпочтений конечности во всех исследованных типах поведения: при питании неживой пищей (U -критерий Манна-Уитни, $U = 28,0$, $p = 0,004$), при питании насекомыми ($U = 20,0$, $p = 0,001$), при опоре в трипедальном положении ($U = 18,0$, $p < 0,001$) и при манипулировании гнездовым материалом ($U = 32,5$, $p = 0,009$). В связи с этим, далее данные по самцам и самкам были проанализированы отдельно.

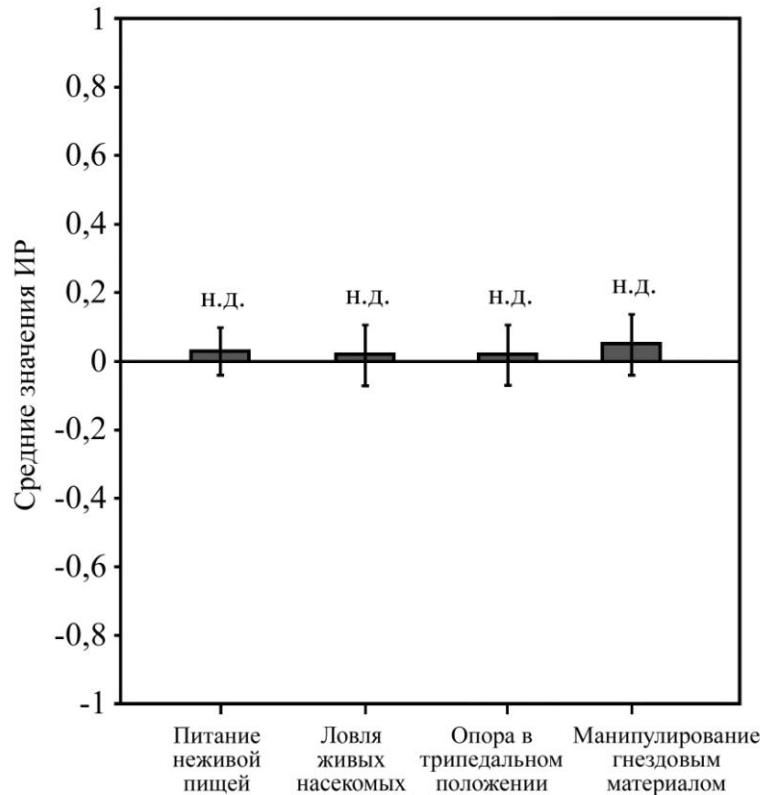


Рисунок 2 – Отсутствие латерализации на групповом уровне у домового опоссума. ИР – индекс рукости: положительные значения – левосторонний уклон, отрицательные значения – правосторонний уклон; н.д. – не достоверно.

Самцы домового опоссума проявляли предпочтение в использовании правой конечности в трёх типах поведения: при питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $-0,21 \pm 0,08$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = -53$, $p = 0,041$, $n = 12$), при питании насекомыми (средний ИР $\pm m = -0,32 \pm 0,10$; $W = -61$, $p = 0,018$, $n = 12$) и при опоре в

трипедальном положении (средний ИР $\pm m = -0,33 \pm 0,09$; $W = -66$, $p = 0,011$, $n = 12$). При манипулировании гнездовым материалом самцы домового опоссума, как подгруппа, не демонстрировали значимого предпочтения (средний ИР $\pm m = -0,22 \pm 0,13$; $W = -42$, $p = 0,107$, $n = 12$).

Самки домового опоссума проявляли предпочтение в использовании левой передней конечности во всех исследованных типах поведения: при питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,23 \pm 0,08$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 66$, $p = 0,041$, $n = 14$), при питании насекомыми (средний ИР $\pm m = 0,32 \pm 0,10$; $W = 78$, $p = 0,016$, $n = 14$), при манипулировании гнездовым материалом (средний ИР $\pm m = 0,28 \pm 0,10$; $W = 65$, $p = 0,025$, $n = 14$) и при опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = 0,31 \pm 0,08$; $W = 83$, $p = 0,010$, $n = 14$).

Корреляции между направленностью латерализации и возрастом особей отсутствовала у самцов во всех исследованных типах поведения: при питании неживой пищей (коэффициент корреляции Спирмена, $r = -0,12$, $p = 0,712$), при питании насекомыми ($r = 0,09$, $p = 0,778$), при опоре в трипедальном положении ($r = -0,17$, $p = 0,594$) и при манипулировании гнездовым материалом ($r = -0,48$, $p = 0,116$). У самок опоссумов также не было выявлено значимой корреляции между направленностью латерализации и возрастом особей ни в одном из типов поведения: ни при питании неживой пищей (коэффициент корреляции Спирмена, $r = -0,37$, $p = 0,190$), ни при питании насекомыми ($r = 0,05$, $p = 0,852$), ни при опоре в трипедальном положении ($r = 0,07$, $p = 0,814$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($r = -0,31$, $p = 0,281$).

Тип поведения, в котором домовые опоссумы использовали одну конечность, не оказывал влияния на направленность предпочтений как у самцов (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)} = 6,90$, $p = 0,075$), так и у самок ($\chi^2_{(3)} = 0,28$, $p = 0,964$). Попарное сравнение между типами поведения также не выявило значимых различий в

направленности латерализации в использовании конечностей у обоих полов ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.1.4 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

В отличие от направленности, степень латерализации в использовании передних конечностей у опоссумов не различалась между полами ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании неживой пищей (U -критерий Манна-Уитни, $U = 73,5$, $p = 0,605$), ни при питании насекомыми ($U = 47,5$, $p = 0,266$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 76,0$, $p = 0,699$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($U = 80,0$, $p = 0,857$).

Не было обнаружено значимой корреляции между возрастом животных и степенью предпочтения в использовании конечности ни при питании неживой пищей (коэффициент корреляции Спирмена, $r = -0,07$, $p = 0,722$), ни при питании насекомыми ($r = 0,18$, $p = 0,377$), ни при опоре в трипедальном положении ($r = -0,04$, $p = 0,859$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($r = 0,04$, $p = 0,859$).

Степень латерализации в использовании конечностей значимо не различалась между исследованными типами поведения (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)} = 4,11$, $p = 0,250$). Значимых различий в степени моторной латерализации не было обнаружено и при последующем попарном сравнении между типами поведения ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.2 Латерализация функций передних конечностей у карликовой сумчатой летяги, *Petaurus breviceps*

3.2.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Предпочтения в использовании передних конечностей были исследованы у 23 особей карликовой сумчатой летяги при питании неживой пищей (нарезанными фруктами), ловле живых насекомых и поддержании трипедального положения тела (Рисунок Б.2). У 19 особей помимо перечисленных типов поведения, также были исследованы предпочтения конечности при манипулировании гнездовым материалом. Все исследованные типы действий выполнялись животными из квадропедального положения. Тем не менее, карликовые сумчатые летяги периодически принимали бипедальное положение, манипулируя объектами двумя конечностями или исследуя что-либо, находящееся над ними.

Для каждой особи было получено по 28 актов использования одной передней конечности при питании неживой пищей. Для определения предпочтений в ловле живых насекомых от каждой особи было получено по 36 актов схватывания насекомого. Поддерживая трипедальное положение, карликовые сумчатые летяги повисали на горизонтальной поверхности (верхней стенке клетки) на трёх конечностях – двух задних и одной передней. Для каждой особи было получено по 47 актов повисания на одной из передних конечностей при поддержании трипедального положения. В случае манипулирования гнездовым материалом от каждого исследованного животного было получено по 25 актов использования одной конечности.

3.2.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

При питании неживой пищей 11 особей (48%) демонстрировали предпочтение использовать левую переднюю конечность, пять особей (22%) – правую, а семь особей (30%) не демонстрировали предпочтения (Рисунок 3; Таблица В.3). Число латерализованных особей значимо не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 1,67$, $p = 0,093$), также как и число левшей от числа правшей ($z = 1,25$, $p = 0,210$).

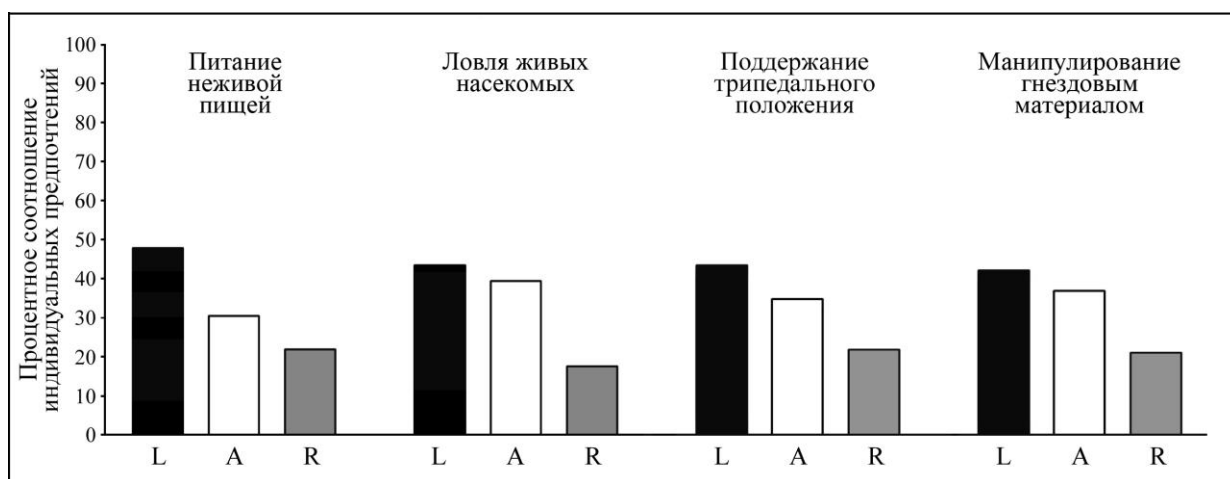


Рисунок 3 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у карликовой сумчатой летяги. Обозначения как на Рисунке 1.

При ловле живых насекомых 10 особей (44%) проявляли предпочтение использовать левую переднюю конечность, четыре особи (17%) – правую конечность, а девять особей (39%) не имели предпочтения (Рисунок 3; Таблица В.3). Не было выявлено значимых различий между числом латерализованных и числом нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 0,83$, $p = 0,845$). Числа левшей и число правшей также значимо не различались ($z = 1,34$, $p = 0,180$).

Предпочтение поддерживать тело в трипедальном положении левой передней

конечностью было выявлено у 10 особей (43%), правую лапу предпочитало использовать пять особей (22%), а у восьми летяг (35%) не было обнаружено предпочтения (Рисунок 3; Таблица В.4). Число латерализованных особей значимо не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 1,25$, $p = 0,210$), а число левшей не отличалось от числа правшей ($z = 1,03$, $p = 0,302$).

При манипулировании гнездовым материалом предпочтение в использовании левой передней конечности было обнаружено у восьми особей (42%), предпочтение правой – у четырёх особей (21%), а у семи животных (37%) предпочтения выявлено не было (Рисунок 3; Таблица В.4). Не было выявлено значимых различий между числом латерализованных и числом нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 0,92$, $p = 0,359$). Также не было значимых различий между числом левшей и числом правшей ($z = 0,87$, $p = 0,388$).

Карликовые сумчатые летяги не демонстрировали групповой латерализации в использовании передних конечностей (Рисунок 4) ни в питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,15 \pm 0,11$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 85$, $p = 0,202$, $n = 23$), ни в ловле живых насекомых (средний ИР $\pm m = 0,10 \pm 0,10$; $W = 77$, $p = 0,249$, $n = 23$), ни в поддержании трипедального положения (средний ИР $\pm m = 0,13 \pm 0,12$; $W = 75$, $p = 0,263$, $n = 23$), ни в манипулировании гнездовым материалом (средний ИР $\pm m = 0,16 \pm 0,13$; $W = 61$, $p = 0,229$, $n = 19$).

3.2.3 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения особей на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Также как и у домовых опоссумов, у карликовых сумчатых летяг во всех исследованных типах поведения были обнаружены достоверные половые различия в направленности моторных предпочтений: при питании неживой пищей (U -критерий

Манна-Уитни, $U = 33,0$, $p = 0,045$), при питании насекомыми ($U = 20,0$, $p = 0,001$), при поддержании трипедального положения ($U = 31,0$, $p = 0,034$) и при манипулировании гнездовым материалом ($U = 18,5$, $p = 0,034$). В связи с этим самцы и самки в дальнейшем анализировались отдельно.

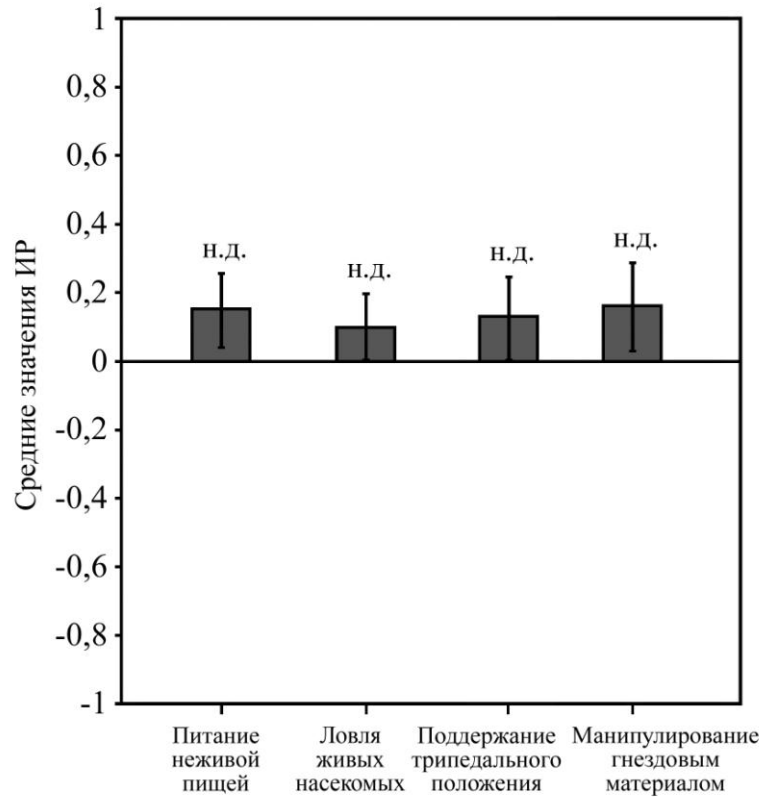


Рисунок 4 – Отсутствие латерализации на групповом уровне у карликовой сумчатой летяги. Обозначения как на Рисунке 2; н.д. – не достоверно.

Однонаправленной тенденции в использовании одной конечности у самцов не было обнаружено ни в одном из типов поведения: ни при питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $-0,07 \pm 0,14$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = -12$, $p = 0,666$, $n = 12$), ни при питании насекомыми (средний ИР $\pm m = -0,09 \pm 0,13$; $W = -17$, $p = 0,530$, $n = 12$), ни при поддержании трипедального положения (средний ИР $\pm m = -0,11 \pm 0,15$; $W = -18$, $p = 0,505$, $n = 12$), ни при манипулировании гнездовым материалом (средний ИР $\pm m$

$= -0,16 \pm 0,14$; $W = -21$, $p = 0,250$, $n = 9$).

Самки карликовой сумчатой летяги проявляли предпочтение в использовании левой передней конечности во всех типах поведения: при питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,38 \pm 0,15$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 53$, $p = 0,008$, $n = 11$), при питании насекомыми (средний ИР $\pm$ m = $0,32 \pm 0,12$; $W = 49$, $p = 0,014$, $n = 11$), при поддержании трипедального положения (средний ИР $\pm$ m = $0,40 \pm 0,16$; $W = 49$, $p = 0,010$, $n = 11$) и при манипулировании гнездовым материалом (средний ИР $\pm$ m = $0,45 \pm 0,18$; $W = 36$, $p = 0,038$, $n = 10$).

У самцов карликовой летяги отсутствовала корреляция между направленностью латерализации и возрастом особи при питании неживой пищей (коэффициент корреляции Спирмена, $r = -0,06$, $p = 0,845$), при ловле живых насекомых ($r = 0,33$, $p = 0,297$), при поддержании трипедального положения ($r = 0,06$, $p = 0,861$) и при манипулировании гнездовым материалом ($r = -0,08$, $p = 0,830$). У самок сумчатых летяг также не было выявлено значимой корреляции между направленностью латерализации и возрастом особей ни в одном из типов поведения: ни при питании неживой пищей (коэффициент корреляции Спирмена, $r = -0,38$, $p = 0,243$), ни при ловле насекомых ($r = 0,13$, $p = 0,706$), ни при поддержании трипедального положения ($r = -0,06$, $p = 0,854$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($r = 0,11$, $p = 0,742$).

Тип поведения, в котором животными использовалась одна передняя конечность, не оказывал влияния на направленность моторных предпочтений ни у самцов (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)} = 1,93$, $p = 0,586$), ни у самок ($\chi^2_{(3)} = 4,44$, $p = 0,218$). Значимых различий в направленности латерализации не было выявлено и при попарном сравнении типов поведения у обоих полов ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.2.4 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Пол особи не оказывал влияния на степень латерализации у карликовых сумчатых летяг при питании неживой пищей (U -критерий Манна-Уитни, $U=47,5$, $p=0,266$), при ловле живых насекомыми ($U=47,0$, $p=0,253$) и при поддержании трипедального положения ($U=49,0$, $p=0,309$). При манипулировании гнездовым материалом предпочтение в использовании конечности у самок было выражено сильнее, чем у самцов ($U=19,5$, $p=0,041$).

Значимой корреляции между возрастом животных и степенью предпочтения в использовании конечности не было обнаружено ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании неживой пищей (коэффициент корреляции Спирмена, $r=-0,06$, $p=0,782$), ни при питании насекомыми ($r=0,07$, $p=0,737$), ни при поддержании трипедального положения ($r=-0,07$, $p=0,752$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($r=0,36$, $p=0,135$).

Анализ не выявил значимых различий в степени латерализации между исследованными типами поведения (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)}=4,20$, $p=0,241$). Значимых различий также не было обнаружено при последующем попарном сравнении между типами поведения ($p>0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.3 Латерализация функций передних конечностей у кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi*

3.3.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Использование одной передней конечности было исследовано у 14 особей кенгуру Гудфеллоу в четырёх типах поведения: питании из квадропедального

положения тела, питания из бипедального положения тела, опоре в трипедальном положении и аутогруминге (Рисунок Б.3). Для анализа предпочтений конечности при питании от каждой особи было получено по 46 актов использования одной конечности для того, чтобы взять пищу (нарезанные фрукты и овощи) из бипедального положения, и по 72 акта использования одной конечности для того, чтобы взять пищу из квадропедального положения. При опоре на одну переднюю конечность в трипедальном положении было использовано по 39 актов от каждой особи. Для оценки латерализации при аутогруминге учитывали унимануальные движения направленные на чистку носа, осуществлявшиеся кенгуру из бипедального положения тела. Использование одной конечности регистрировали, только если перед началом аутогруминга животное свободно держало обе передние конечности над поверхностью земли и не использовало их для выполнения каких-либо действий. Было получено по 25 актов использования одной конечности для аутогруминга от каждой особи.

3.3.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

В двух типах поведения – питании из бипедального и квадропедального положений, кенгуру Гудфеллоу демонстрировали одинаковое распределение индивидуальных предпочтений. Предпочтение использовать левую конечность было выявлено у четырёх особей (29%), у шести особей (42%) наблюдалось предпочтение использовать правую лапу, а у четырёх кенгуру (29%) индивидуальной латерализации обнаружено не было (Рисунок 5; Таблица В.5). Число латерализованных особей значимо не отличалось от числа нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 1,34$, $p = 0,180$). Также не было значимых различий между числом левшей и числом правшей ($z = -0,32$, $p = 0,754$).

В трипедальном положении три особи (21%) кенгуру Гудфеллоу предпочитали опираться на левую переднюю конечность, семь особей (50%) – на правую, а у четырёх особей (29%) значимого предпочтения выявлено не было (Рисунок 5; Таблица В.6). Число латерализованных особей значимо не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 1,34$, $p = 0,180$), а число левшей не отличалось от числа правшей ($z = -0,95$, $p = 0,344$).

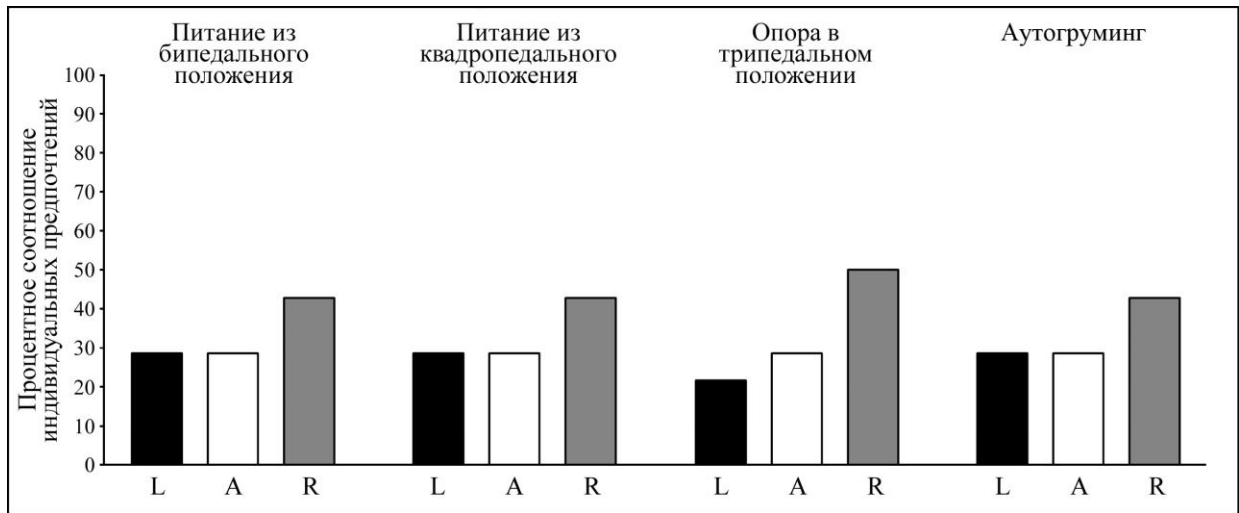


Рисунок 5 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у кенгуру Гудфеллоу. Обозначения как на Рисунке 1.

При аутогруминге предпочтение в использовании левой конечности обнаружено у четырёх кенгуру (29%), шесть особей (42%) значительно чаще пользовались правой лапой, а у четырёх особей (29%) предпочтение отсутствовало (Рисунок 5; Таблица В.6). Не было обнаружено значимых различий между числом латерализованных и числом нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 1,34$, $p = 0,180$), а число правшей значимо не отличалось от числа левшей ($z = -0,32$, $p = 0,754$).

Ни в одном из исследованных типов поведения кенгуру Гудфеллоу не проявляли предпочтения в использовании левой передней конечности на групповом уровне (Рисунок 6): ни при питании из бипедального положения (средний ИР $\pm$

стандартная ошибка (m) составляет $-0,22 \pm 0,18$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = -35$, $p = 0,288$, $n = 14$), ни при питании из квадропедального положения (средний ИР $\pm m = -0,16 \pm 0,18$; $W = -33$, $p = 0,326$, $n = 14$), ни при опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = -0,25 \pm 0,16$; $W = -49$, $p = 0,131$, $n = 14$), ни при аутогрумминге (средний ИР $\pm m = -0,14 \pm 0,18$; $W = -26$, $p = 0,434$, $n = 14$).

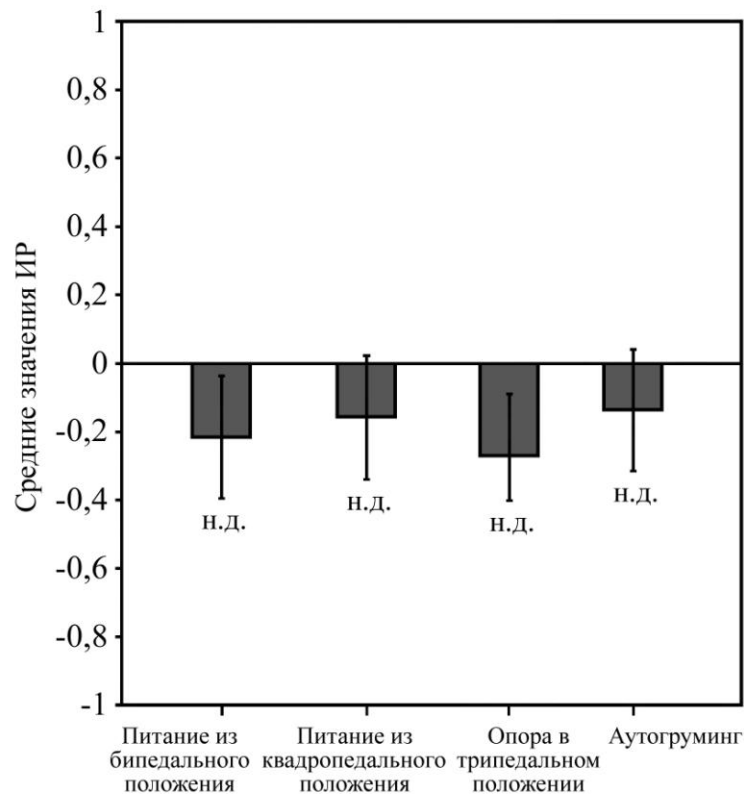


Рисунок 6 – Отсутствие латерализации на групповом уровне у кенгуру Гудфеллоу. Обозначения как на Рисунке 2; н.д. – не достоверно.

3.3.3 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Значимых половых различий в направленности предпочтений конечности не было обнаружено ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании из

бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U=17,5$, $p=0,541$), ни при питании из квадропедального положения ($U=15,0$, $p=0,343$), ни при опоре в трипедальном положении ($U=17,5$, $p=0,541$), ни при аутогруминге ($U=13,0$, $p=0,223$).

Значимой корреляции между возрастом особей и направленностью латерализации не было выявлено ни в одном из типов поведения (коэффициент корреляции Спирмена, $r=0,13$, $p=0,655$, при питании из бипедального положения; $r=0,09$, $p=0,762$, при питании из квадропедального положения; $r=0,18$, $p=0,544$, при опоре в трипедальном положении; $r=0,15$, $p=0,616$, при аутогруминге).

Анализ не выявил влияния типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей у кенгуру Гудфеллоу (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)}=2,31$, $p=0,510$). Последующее попарное сравнение типов поведения также показало отсутствие достоверных различий в направленности латерализации ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.3.4 Анализ влияния пола, возраста и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Пол особей не оказывал влияния на степень латерализации в использовании передних конечностей у кенгуру Гудфеллоу ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U=22,0$, $p=0,976$), ни при питании из квадропедального положения ($U=18,0$, $p=0,603$), ни при опоре в трипедальном положении ($U=17,5$, $p=0,536$), ни при аутогруминге ($U=17,0$, $p=0,492$).

Корреляция между возрастом животных и степенью предпочтения отсутствовала во всех исследованных типах поведения (коэффициент корреляции Спирмена, $r=-0,06$, $p=0,828$, при питании из бипедального положения; $r=-0,08$,

$p = 0,797$, при питании из квадропедального положения; $r = -0,25$, $p = 0,370$, при опоре в трипедальном положении; $r = -0,01$, $p = 0,961$, при аутогруминге)

Значимых различий в степени латерализации между исследованными типами поведения не было обнаружено (критерий Фридмана $\chi^2_{(3)} = 0,86$, $p = 0,836$). При последующем попарном сравнении типов поведения также не было выявлено различий в степени латерализации ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.4 Латерализация функций передних конечностей у рыже-серых валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus*

3.4.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Взрослые особи. Использование одной передней конечности было исследовано у 27 взрослых особей при питании из бипедального положения, питании из квадропедального положения и опоре в трипедальном положении (Рисунок Б.4А–В). Кроме того у девяти особей были также изучены предпочтения в использовании конечностей при аутогруминге (Рисунок Б.4Г). Для каждой особи было получено по 24 акта использования конечности для того, чтобы взять пищу (свежескошенную траву и сено) из бипедального положения и столько же актов – из квадропедального положения. Было получено по 53 акта опоры на одну переднюю конечность от каждой особи. В случае аутогруминга от каждой исследованной особи было получено по 10 актов использования одной конечности для чистки носа из бипедального положения тела.

Детёныши. Были исследованы шесть детёнышей рыже-серых валлаби на этапе развития, когда, уже окончательно покинув сумку матери, детёныш всё ещё преимущественно питается молоком (англ.: «young-at-foot») [Southwell, 1984]. Для того чтобы добраться до соска, детёныши просовывали голову в материнскую сумку,

при этом расширяя отверстие сумки с помощью обеих передних конечностей. Просунув голову в сумку и начав сосать молоко, детёныши часто опускали одну из передних конечностей на землю, а второй – продолжали оттягивать край сумки в течение всего времени кормления (Рисунок Б.4Д). Кормление детёнышей у рыже-серых валлаби осуществляется скрытно и происходит в основном в темное время суток [Johnson, 1987], поэтому данное поведение наблюдали редко. Учитывали каждый случай асимметричного использования конечностей при питании молоком, но только у двух из шести детёнышей было получено хотя бы по 10 актов использования одной конечности.

3.4.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

Взрослые особи. При питании из бипедального положения 20 особей (74%) предпочитали использовать левую конечность, две особи (7%) – правую конечность, а пять особей (19%) не демонстрировали предпочтения (Рисунок 7; Таблица В.7). Большинство особей было латерализовано (биномиальный критерий, $z = 3,08$, $p = 0,002$), причем среди латерализованных особей большинство являлось левшами ($z = 3,62$, $p < 0,001$).

При анализе данных по питанию из квадропедального положения было обнаружено, что 24 особи (89%) не проявляли значимого предпочтения, тогда как три особи (11%) предпочитали использовать левую лапу (Рисунок 7; Таблица В.7). В данном типе поведения значительное большинство исследованных особей было нелатерализовано (биномиальный критерий, $z = -3,85$, $p < 0,001$).

Предпочтение опираться на левую переднюю конечность в трипедальном положении было выявлено у трёх особей (11%), на правую лапу значительно чаще опирались 14 особей (52%), а 10 особей (37%) не имели предпочтения (Рисунок 7;

Таблица В.8). Число латерализованных особей не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 1,15$, $p = 0,248$), однако среди латерализованных особей большинство валлаби предпочитало опираться на правую лапу ($z = 2,43$, $p = 0,013$). При аутогруминге пять особей (56%) предпочитали пользоваться левой передней конечностью, а четыре (44%) не проявляли предпочтения (Таблица В.8).

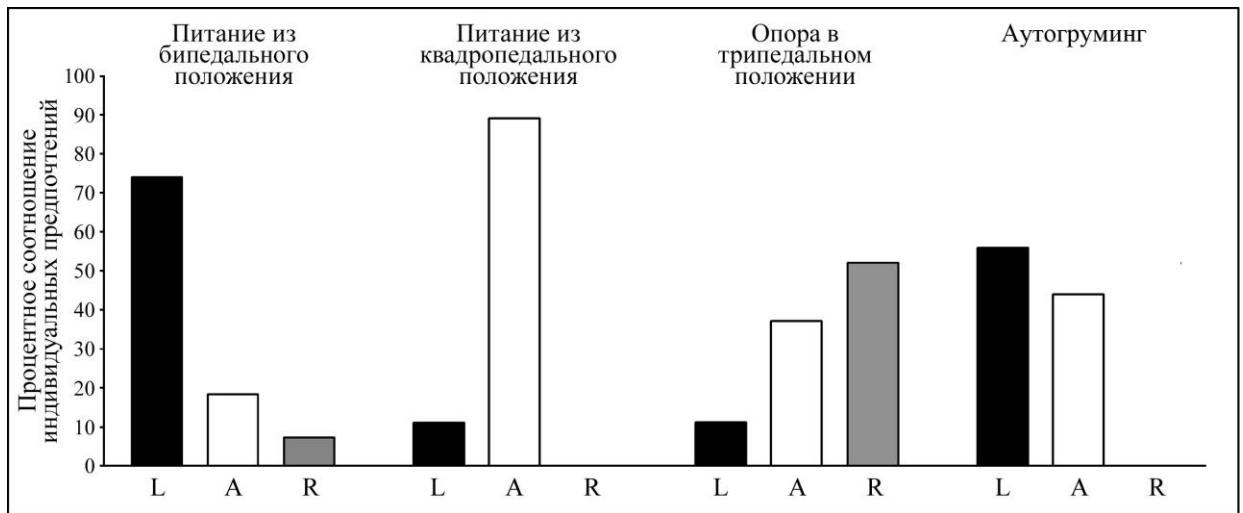


Рисунок 7 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у рыже-серого валлаби. Обозначения как на Рисунке 1.

Рыже-серые валлаби демонстрировали предпочтение в использовании левой передней конечности на групповом уровне при питании из бипедального положения (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,45 \pm 0,07$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 302$, $p < 0,001$, $n = 27$) и при аутогруминге (средний ИР $\pm$ m = $0,71 \pm 0,09$; $W = 45$, $p = 0,009$, $n = 9$). Было обнаружено групповое предпочтение использовать правую переднюю конечность для опоры в трипедальном положении (средний ИР $\pm$ m = $-0,27 \pm 0,08$; $W = -232$, $p = 0,006$, $n = 27$). При питании из квадропедального положения групповая латерализация отсутствовала (средний ИР $\pm$ m = $0,08 \pm 0,04$; $W = 109$, $p = 0,120$, $n = 27$; Рисунок 8).

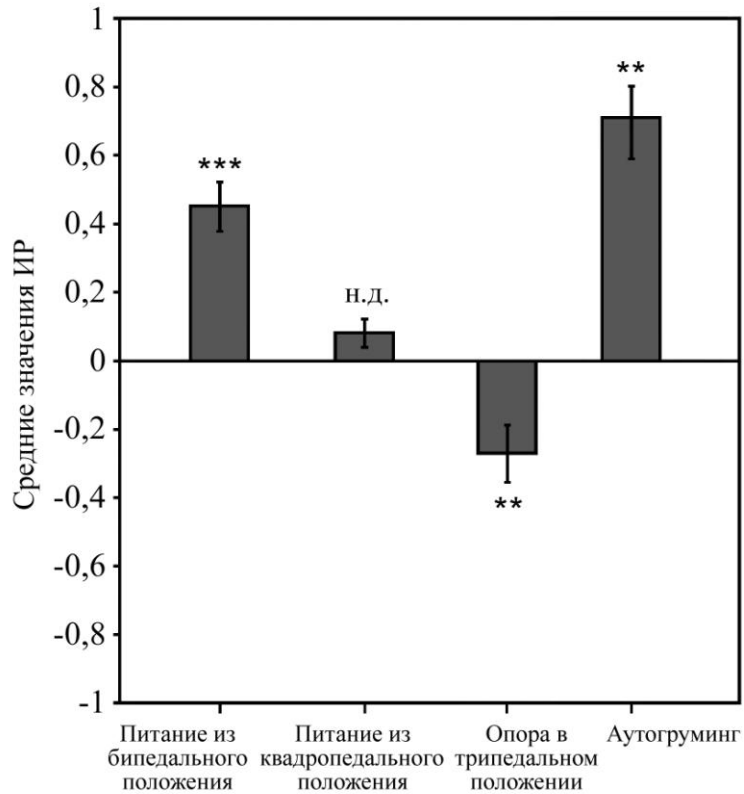


Рисунок 8 – Латерализация на групповом уровне у рыже-серого валлаби. Обозначения как на Рисунке 2; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; н.д. – не достоверно.

Детёныши. При питании молоком в 42 из 47 наблюдавшихся случаев детёныш, расширив отверстие материнской сумки двумя передними конечностями, опускал на землю правую переднюю конечность, а левой – продолжал оттягивать сумку. Оба детёныша, для которых была проведена оценка индивидуальной латерализации, предпочитали ставить на землю правую лапу, а оттягивать сумку матери – левой (10 из 10 актов, биномиальный критерий, $z = 2,85$, $p = 0,002$ и 11 из 12 актов, $z = 2,60$, $p = 0,006$). Остальные четыре детёныша использовали передние конечности таким же образом в 8 из 8, 4 из 7, 5 из 5 и 4 из 5 зафиксированных случаях.

3.4.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Значимые различия в направленности латерализации в использовании конечностей между полами отсутствовали при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 82,0$, $p = 0,678$), питании из квадропедального положения ($U = 86,5$, $p = 0,845$) и при опоре в трипедальном положении ($U = 74,0$, $p = 0,423$). В случае аутогруминга, число исследованных особей не позволило провести анализ влияния пола на направленность латерализации.

Было обнаружено значимое влияние типа поведения на направленность предпочтений (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)} = 30,52$, $p < 0,001$). Последующее попарное сравнение между типами поведения выявило наличие достоверных различий в направленности латерализации между питанием из бипедального и квадропедального положения, между питанием из бипедального положения и опорой в трипедальном положении, между аутогрумингом и питанием из квадропедального положения, а также между аутогрумингом и опорой ($p < 0,05$, тест Бонферрони-Данна). Направленность латерализации между питанием из квадропедального положения и опорой в трипедальном положении, а также между аутогрумингом и питанием из бипедального положения значимо не различалась ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.4.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Пол рыже-серых валлаби не оказывал влияния и на степень латерализации при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 79,0$, $p = 0,574$), питании из квадропедального положения ($U = 89,0$, $p = 0,940$) и при опоре в

трипедальном положении ($U=55,0$, $p=0,085$). В случае аутогруминга, число исследованных особей не позволяло провести анализ влияния пола на направленность латерализации.

Тип поведения, напротив, оказывал значительное влияние на степень латерализации (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)}=18,30$, $p < 0,001$). При попарном сравнении было обнаружено, что степень латерализации выше при питании из бипедального положения и при опоре в трипедальном положении по сравнению с питанием из квадропедального положения ($p < 0,05$, тест Бонферрони-Данна). Латерализации в использовании конечностей при аутогруминге была выражена сильнее, чем при питании из квадропедального положения ($p < 0,05$, тест Бонферрони-Данна), тогда как между питанием из бипедального положения и опорой в трипедальном положении, между аутогрумингом и питанием из бипедального положения, а также между аутогрумингом и опорой в трипедальном положении значимых различий выявлено не было ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.5 Латерализация функций передних конечностей у серых кенгуру, *Macropus* (*Macropus*) *giganteus*

3.5.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Взрослые особи. Предпочтение конечности у взрослых серых кенгуру было исследовано при питании из би- и квадропедального положения, опоре в трипедальном положении и аутогруминге (Рисунок Б.5А–В). Характеристики исследованных типов поведения совпадают с таковыми у рыже-серых валлаби. Для анализа предпочтения конечности при питании из бипедального положения от 33 исследованных особей было получено в среднем по 42 акта использования одной

конечности (от 31 до 65 актов от особи). Для оценки предпочтений при питании из квадропедального положения от 34 особей было получено в среднем по 44 акта (от 32 до 61 акта для каждой особи). В случае опоры в трипедальном положении, для 28 особей было зарегистрировано в среднем по 48 актов использования одной конечности (от 32 до 74 актов от особи; $n = 28$). В аутогрумминге для 15 особей было получено в среднем по 40 актов использования конечности (от 32 до 54 акта для каждой особи).

Детёныши. У серых кенгуру было исследовано 12 детёнышей в возрасте, когда, окончательно покинув сумку матери, детёныш продолжает питаться молоком (англ.: «young-at-foot» [Southwell, 1984]). Детёныши проявляли асимметричное использование передних конечностей при питании молоком: после того как расширить отверстие сумки двумя лапами, детёныши часто вытаскивали одну лапу из сумки, а второй продолжали оттягивать её край. В отличие от рыже-серых валлаби, детёныши серых кенгуру не опирались на высвобожденную из сумки конечность, а оставляли её висеть, не касаясь земли (Рисунок Б.5Г). Такое различие между видами, очевидно, связано с более выраженной диспропорцией передних и задних конечностей у кенгуру по сравнению с валлаби [Hume et al., 1989]: передняя конечность, высвобожденная детёнышем из сумки, не доставала до земли у серых кенгуру. От 12 детёнышей было получено в среднем по 23 акта использования одной конечности при питании молоком (от 32 до 74 актов от особи).

Ранние проявления асимметричного использования передних конечностей были прослежены у восьми других детёнышей серого кенгуру, на стадии постоянного нахождения в сумке матери (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]). Типичным поведением для детёнышей кенгуру, начиная с пяти месяцев жизни, является высвобождение из сумки матери головы и передних конечностей, при этом детёныши часто пробуют пищевые объекты, оказавшиеся в их досягаемости [Dawson, 2012]. Для анализа латерализации при манипулировании пищей у

детёнышей, находившихся в сумке, для восьми особей было получено в среднем по 21 акту (от 15 до 28 актов от особи) использования одной передней конечности для того, чтобы взять с земли скошенную траву. Учитывали только те случаи, когда перед манипулированием пищей из сумки детёныш высвобождал обе передние конечности (Рисунок Б.5Д).

Кроме того, у детёнышей было исследовано асимметричное высвобождение передних конечностей из сумки матери (Рисунок Б.5Е). Высовывая голову из сумки, детёныши часто высвобождают также и одну из передних конечностей [Southwell, 1984]. Для восьми особей было получено в среднем по 27 актов высвобождения одной конечности из материнской сумки (от 16 до 36 актов от особи).

3.5.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

Взрослые особи. При питании из бипедального положения предпочтение использовать левую переднюю конечность было выявлено у 26 особей (79%), три особи (9%) преимущественно использовали правую, а четыре кенгуру (12%) не проявляли предпочтения (Рисунок 9; Таблица В.9). Латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 4,18$, $p < 0,001$), а число левшей значительно превосходило число правшей ($z = 4,04$, $p < 0,001$)

При питании из квадропедального положения 21 особь (62%) проявляла предпочтение использовать левую переднюю конечность, две особи (6%) – предпочитали использовать правую лапу, тогда как 11 кенгуру (32%) не демонстрировали предпочтения конечности (Рисунок 9; Таблица В.9). Число латерализованных и число нелатерализованных особей значимо не различались (биномиальный критерий, $z = 1,89$, $p = 0,058$), однако среди латерализованных особей

левшей было значительно больше, чем правшей ($z = 3,75, p < 0,001$).

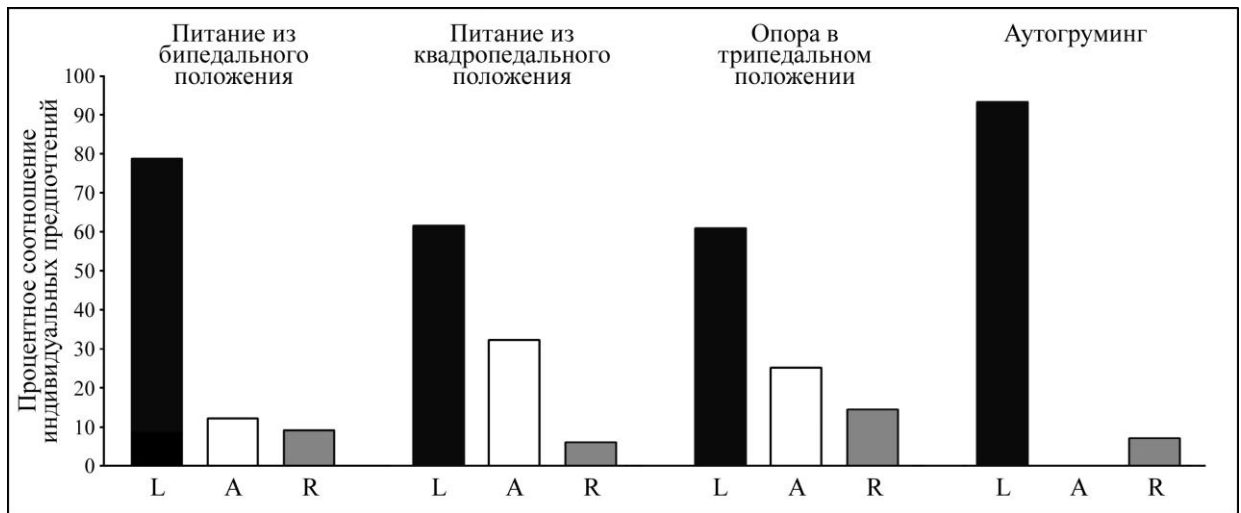


Рисунок 9 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у серого кенгуру. Обозначения как на Рисунке 1.

В трипедальном положении тела 17 особей предпочитали опираться на левую переднюю конечность (61%), четыре особи (14%) значительно чаще опирались на правую лапу, а у семи кенгуру (25%) не было выявлено предпочтения одной конечности (Рисунок 9; Таблица В.10). Число латерализованных особей было больше числа нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 2,46, p = 0,013$), а число левшей значительно превосходило число правшей ($z = 2,62, p = 0,007$).

При аутогруминге использовать левую конечность предпочитало 14 особей (93%), а правую – только одна особь (7%). (Таблица В.10). Все особи были латерализованы (биномиальный критерий, $z = 3,61, p < 0,001$), число же левшей значительно превышало число правшей ($z = 3,10, p < 0,001$).

Серые кенгуру проявляли предпочтение использовать левую переднюю конечность на групповом уровне во всех исследованных типах поведения: при питании из бипедального положения (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,50 \pm 0,06$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W =$

513, $p < 0,001$, $n = 33$), при питании из квадропедального положения (средний ИР $\pm m = 0,31 \pm 0,06$; $W = 449$, $p < 0,001$, $n = 34$), при опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = 0,22 \pm 0,07$; $W = 250$, $p = 0,005$, $n = 28$) и при аутогруминге (средний ИР $\pm m = 0,51 \pm 0,10$; $W = 94$, $p = 0,008$, $n = 15$; Рисунок 10).

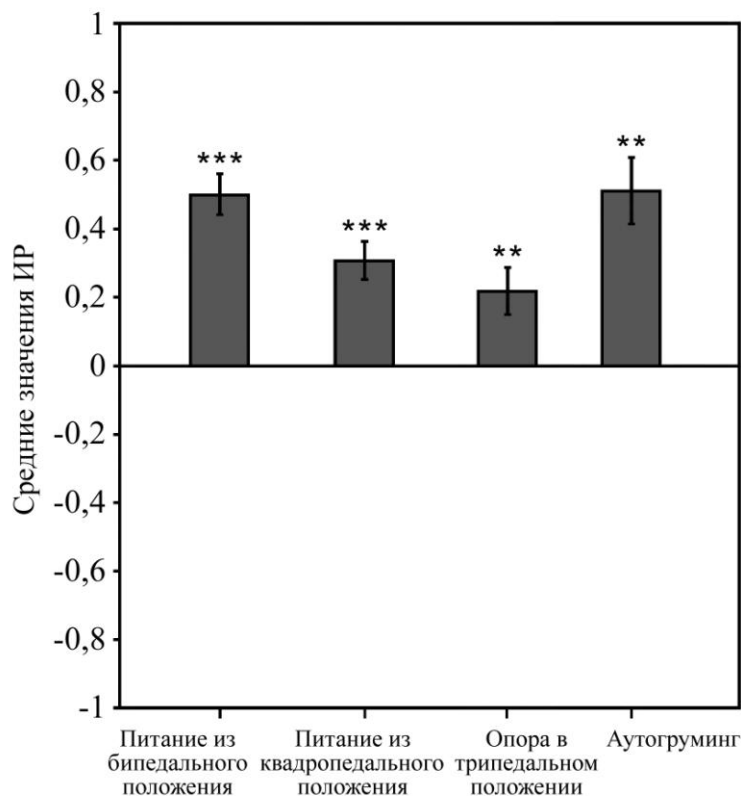


Рисунок 10 – Латерализация на групповом уровне у серого кенгуру. Обозначения как на Рисунке 2; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Детёныши. Анализ данных по детёнышам, уже покинувшим сумку матери, но еще продолжавшим питаться молоком матери, показал, что при оттягивании края сумки во время питания молоком 10 детёнышей (83%) чаще пользовались левой лапой, а остальные две особи (7%) не проявляли предпочтения (Таблица В.11). Латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,02$, $p = 0,039$), а число левшей значительно превосходило число правшей ($z = 2,85$, $p = 0,002$). Предпочтение использовать левую

лапу было обнаружено у детёнышей и на групповом уровне (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,53 \pm 0,10$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 73$, $p = 0,005$, $n = 12$; Рисунок 11).

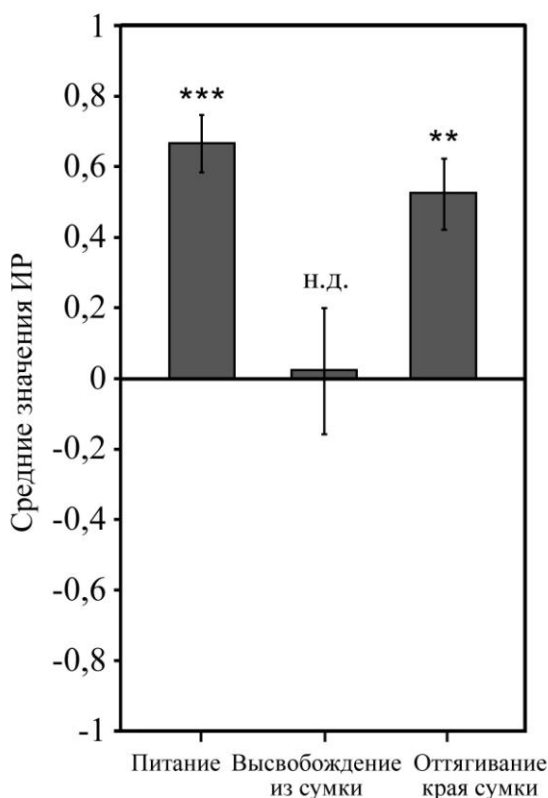


Рисунок 11 – Латерализация на групповом уровне у детёнышей серого кенгуру. Манипулирование пищей (питание) и высвобождение одной конечности из сумки исследовано у детёнышей на стадии постоянного нахождения в сумке матери, а оттягивание края сумки во время питания молоком – у детёнышей, уже покинувших сумку матери. Обозначения как на Рисунке 2; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; н.д. – не достоверно.

Среди исследованных детёнышей кенгуру, ещё постоянно находящихся в сумке матери, семь особей (87%) предпочитали пользоваться левой передней конечностью при манипулировании пищей, а одна особь (13%) не проявляла предпочтения. Анализ случаев, когда детёныши высвобождали из материнской сумки одну переднюю конечность, показал, что две особи (25%) значительно чаще высвобождали левую лапу, тогда как оставшиеся шесть (75%) – не проявляли предпочтения (Таблица В.12).

На групповом уровне было обнаружено предпочтение использовать левую лапу при манипулировании пищевыми объектами (средний ИР $\pm$ стандартная

ошибка (m) составляет $0,67 \pm 0,08$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 36$, $p = 0,008$, $n = 8$; Рисунок 11), тогда как при простом высвобождении из материнской сумки одной передней конечности групповой латерализации выявлено не было (средний ИР $\pm m = 0,02 \pm 0,18$; $W = 3$, $p = 0,844$, $n = 8$; Рисунок 11).

3.5.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Значимых половых различий в направленности латерализации не было обнаружено ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 129,0$, $p = 0,985$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 110,0$, $p = 0,357$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 95,5$, $p = 1,00$), ни при аутогруминге ($U = 24,5$, $p = 0,814$).

Тип поведения, в котором кенгуру использовали одну переднюю конечность, значительно влиял на направленность предпочтений (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)} = 13,96$, $p = 0,003$). Попарное сравнение между типами поведения выявило наличие достоверных различий в направленности латерализации между питанием из бипедального и квадропедального положений, а также между аутогрумингом и питанием из квадропедального положения ($p < 0,05$, тест Бонферрони-Данна). Направленность латерализации между остальными типами поведения значимо не различалась ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.5.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Пол серых кенгуру не оказывал влияния на степень моторных предпочтений ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 127,0$, $p = 0,927$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 122,0$, $p = 0,620$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 95,5$, $p = 1$), ни при аутогруминге ($U = 24,5$, $p = 0,814$).

Анализ выявил значимые различия в степени латерализации между исследованными типами поведения (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)} = 18,36$, $p < 0,001$). В питании из бипедального положения и аутогруминге предпочтение конечности было выражено сильнее, чем в питании из квадропедального положения ($p < 0,05$, тест Бонферрони-Данна). Степень латерализации между остальными типами поведения значимо не различалась ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.6 Латерализация функций передних конечностей у гребнехвостого кенгуру, *Bettongia penicillata*

3.6.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

У гребнехвостого кенгуру латерализация в использовании передних конечностей была исследована при питании неживой пищей, ловле живых насекомых, опоре в трипедальном положении и манипулировании гнездовым материалом (Рисунок Б.6). Было получено по 31 акту использования конечности для того, чтобы взять неживую пищу (орехи, нарезанные фрукты и овощи), для каждой из 15 исследованных особей. В случае ловли живых насекомых для 13 особей было получено по 36 актов использования одной конечности. Для оценки предпочтений

при манипулировании гнездовым материалом у 13 особей было проанализировано по 29 актов использования одной конечности. Использование конечностей при питании неживой пищей, ловле живых насекомых и манипулировании материалом осуществлялось гребнехвостыми кенгуру только из бипедального положения.

Для анализа латерализации при опоре в трипедальном положении для 14 особей. Было получено по 44 акта использования одной конечности для опоры в трипедальном положении. В отличие от рыже-серых валлаби и серых кенгуру, гребнехвостые кенгуру начинали такую опору, поднимая одну переднюю конечность в квадропедальном положении.

3.6.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

При питании неживой пищей предпочтение использовать левую переднюю конечность было обнаружено у 13 особей (86%), у одной особи (7%) наблюдалось предпочтение использовать правую конечность, и также у одной особи (7%) не было выявлено предпочтения конечности (Рисунок 12; Таблица В.13). Латерализованных особей в исследованной выборке было значительно больше, чем нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 3,10$, $p < 0,001$), а число левшей значительно превосходило число правшей ($z = 2,94$, $p = 0,002$).

В случае ловли живых насекомых, 12 особей (92%) проявляли предпочтение использовать левую лапу, а одна особь (8%) предпочитала использовать правую лапу (Рисунок 12; Таблица В.13). Все 13 особей были латерализованы (биномиальный критерий, $z = 3,33$, $p < 0,001$), причем левшей было значительно больше, чем правшей ($z = 2,77$, $p = 0,003$).

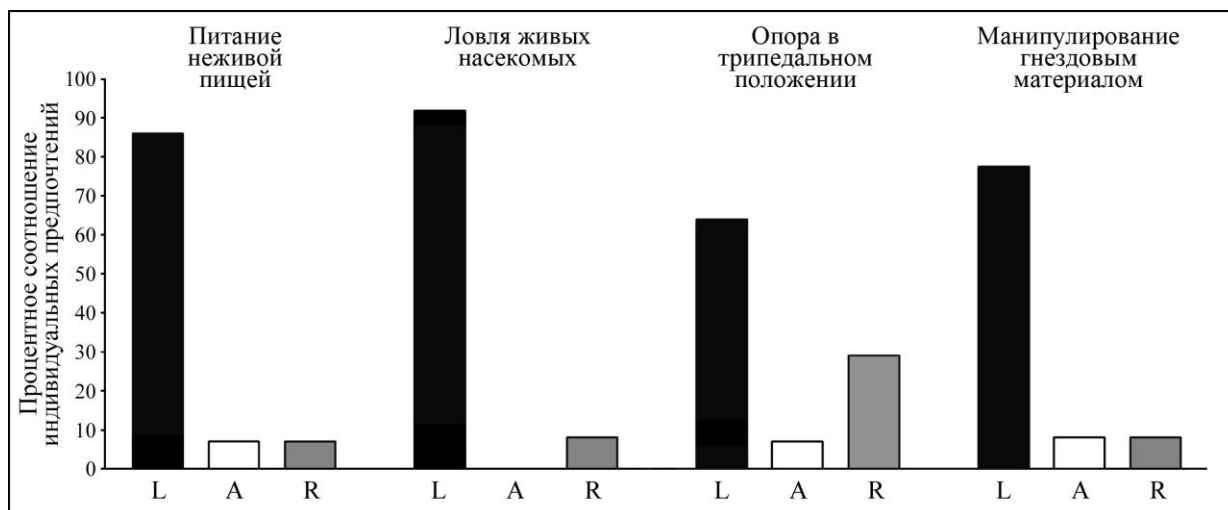


Рисунок 12 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у гребнехвостого кенгуру. Обозначения как на Рисунке 1.

В трипедальном положении девять гребнехвостых кенгуру (64%) предпочитали опираться на левую переднюю конечность, одна особь (7%) преимущественно опиралась на правую, а у четырёх особей (29%) не было обнаружено предпочтения конечности (Рисунок 12; Таблица В.14). Число латерализованных особей не отличалось от числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 1,34$, $p = 0,180$), однако среди латерализованных кенгуру число левшей значимо превосходило число правшей ($z = 2,21$, $p = 0,021$).

При манипулировании гнездовым материалом предпочтение в использовании левой лапы наблюдалось у 11 гребнехвостых кенгуру (84%), правой лапой чаще пользовалась одна особь (8%), и так же одна особь (8%) не имела предпочтения (Рисунок 12; Таблица В.14). Число латерализованных особей значительно превышало число нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,77$, $p = 0,003$), а среди латерализованных животных число левшей превышало число правшей ($z = 2,60$, $p = 0,006$).

Во всех четырёх исследованных типах поведения гребнехвостые кенгуру проявляли предпочтение в использовании левой передней конечности на групповом уровне: при питании неживой пищей (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,54 \pm 0,08$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 112$, $p = 0,002$, $n = 15$), при ловле живых насекомых (средний ИР $\pm m = 0,59 \pm 0,10$; $W = 87$, $p = 0,003$, $n = 13$), при опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = 0,41 \pm 0,11$; $W = 83$, $p = 0,010$, $n = 14$) и при манипулировании гнездовым материалом (средний ИР $\pm m = 0,54 \pm 0,13$; $W = 79$, $p = 0,006$, $n = 13$; Рисунок 13).

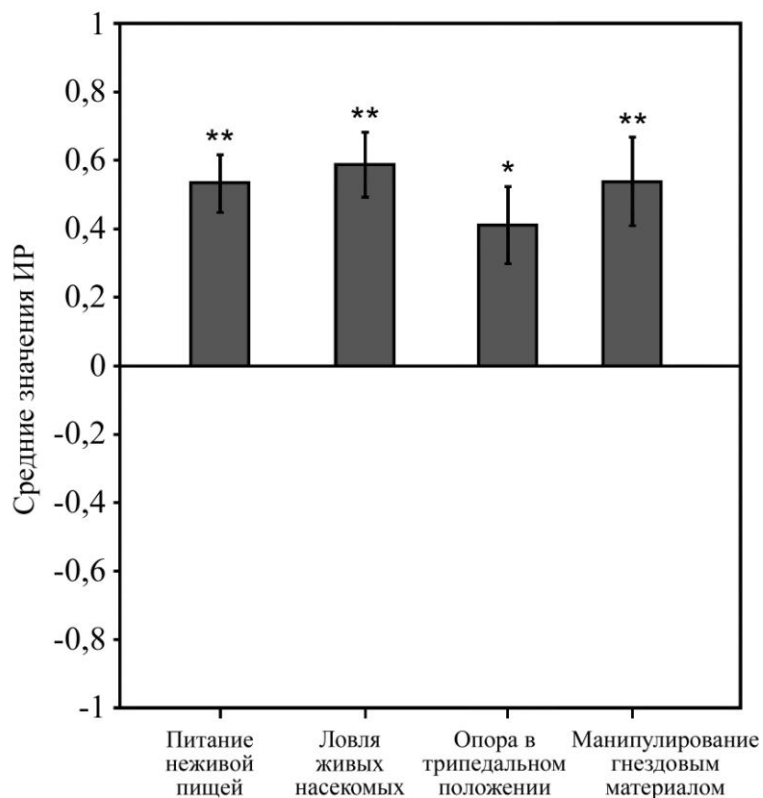


Рисунок 13 – Латерализация на групповом уровне у гребнехвостого кенгуру. Обозначения как на Рисунке 2; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

3.6.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Значимых половых различий в направленности моторных предпочтений не было обнаружено ни при питании неживой пищей (U -критерий Манна-Уитни, $U=24,0$, $p=0,767$), ни при ловле живых насекомых ($U=18,5$, $p=0,774$), ни при опоре в трипедальном положении ($U=18,5$, $p=0,883$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($U=19,5$, $p=0,605$).

Тип поведения, в котором гребнехвостые кенгуру использовали одну конечность, также не оказывал влияния на направленность моторных предпочтений (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)}=3,33$, $p=0,344$). Последующее попарное сравнение между типами поведения также показало отсутствие достоверных различий в направленности латерализации ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.6.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Степень латерализации в использовании передних конечностей у гребнехвостых кенгуру не различалась между полами ни при питании неживой пищей (U -критерий Манна-Уитни, $U=20,5$, $p=0,476$), ни при ловле живых насекомых ($U=18,0$, $p=0,718$), ни при опоре в трипедальном положении ($U=22,5$, $p=0,897$), ни при манипулировании гнездовым материалом ($U=18,0$, $p=0,825$).

Значимые различия в степени латерализации между исследованными типами поведения отсутствовали (критерий Фридмана, $\chi^2_{(3)}=2,24$, $p=0,525$). Попарное сравнение между типами поведения также не выявило различий в степени латерализации ($p > 0,05$, тест Бонферрони-Данна).

3.7 Заключение

Латерализация функций передних конечностей была исследована у шести видов сумчатых млекопитающих в неволе. Выраженность индивидуальной и групповой латерализации у исследованных видов была различной. У трёх видов: домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и кенгуру Гудфеллоу – число особей, проявлявших индивидуальное предпочтение в использовании одной из передних конечностей, значимо не отличалось от числа особей, не имевших предпочтения конечности, во всех исследованных типах поведения. Данный показатель свидетельствует о низкой выраженности моторной латерализации у этих видов [McGrew, Marchant, 1997]. У остальных исследованных видов распределение латерализованных и нелатерализованных особей зависело от типа поведения. Большинство особей (81-100%) проявляло предпочтение одной конечности у рыже-серых валлаби – при питании из бипедального положения тела, у взрослых серых кенгуру – при питании из бипедального положения, опоре в трипедальном положении и аутогруминге, у детёнышей серых кенгуру – при оттягивании сумки матери во время питания молоком и манипулировании пищей, у гребнехвостых кенгуру – при питании неживой пищей, ловле живых насекомых и манипулировании гнездовым материалом. У этих видов число латерализованных особей значимо не отличалось от числа нелатерализованных в тех типах поведения, в которых использование одной конечности происходило из квадропедального положения тела.

Сходные различия между видами наблюдались и в распределении особей, предпочитавших использовать левую или правую конечности. У домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и кенгуру Гудфеллоу число левшей и правшей в исследованных выборках значимо не различалось во всех типах поведения. В то же время у рыже-серых валлаби, серых и гребнехвостых кенгуру различия в числе левшей и правшей были значимы в большинстве типов поведения. Анализ

групповой латерализации в каждом типе поведения, основанный на средних значениях индекса рукости для всех особей вида, показал, что домовые опоссумы, карликовые сумчатые летяги и кенгуру Гудфеллоу не проявляли предпочтений конечности на групповом уровне. У рыже-серых валлаби групповая латерализация варьировала в зависимости от поведения: предпочтение левой передней конечности было обнаружено при питании из бипедального положения, предпочтение правой конечности – при опоре, и отсутствие группой латерализации – при питании из квадропедального положения. У взрослых серых кенгуру и гребнехвостых кенгуру групповое предпочтение использовать левую переднюю конечность наблюдалось во всех типах поведения. В целом, результаты указывают на то, что среди исследованных видов латерализация выражена наиболее сильно у серых и гребнехвостых кенгуру.

Влияние пола особи на проявление латерализации функций конечностей было обнаружено только у двух видов. У домовых опоссумов и карликовых сумчатых летяг были обнаружены значимые различия в направленности латерализации использования конечностей. Самки обоих видов предпочитали использовать левую конечность, а самцы, как подгруппа, предпочитали пользоваться правой (у опоссума) или не проявляли латерализации (у летяги). В большинстве типов поведения пол животных не оказывал влияния на степень латерализации в использовании конечностей.

При анализе влияния возраста на проявление моторных предпочтений у домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и кенгуру Гудфеллоу не было обнаружено зависимости между возрастом особей и направленностью или степенью латерализации. У остальных видов такая зависимость не была исследована, однако у рыже-серых валлаби и серых кенгуру отдельно были изучены предпочтения конечностей у детёнышей. Детёныши серых кенгуру, уже окончательно покинувшие сумку матери, проявляли групповое предпочтение в использовании левой передней

конечности при оттягивании края материнской сумки во время питания молоком. В большинстве зарегистрированных случаев такого поведения, детёныши рыже-серых валлаби также расширяли отверстие сумки матери левой конечностью. Детёныши серых кенгуру на стадии постоянного нахождения в сумке предпочитали использовать левую конечность для манипулирования пищей. Таким образом, детёныши демонстрировали латерализацию в использовании конечностей, а её направленность совпадала с таковой у взрослых особей. У детёнышей серых кенгуру отсутствовала групповая латерализация при высвобождении одной передней конечности из материнской сумки. Так как высвобожденная конечность не использовалась детёнышами для каких-либо дальнейших действий, такое унимануальное поведение, вероятно, не имело функционального значения, и высвобождение конечности происходило случайно.

ГЛАВА 4. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СУМЧАТЫХ В ПРИРОДЕ

В данной главе использованы результаты научных работ автора [Гилёв, Каренина, 2012; Гилёв, 2014].

4.1 Латерализация функций передних конечностей у рыже-серых валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus*

4.1.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Взрослые особи. В природе асимметрия в использовании передних конечностей у рыже-серых валлаби была исследована при питании из бипедального и квадропедального положений, опоре в трипедальном положении и аутогруминге (Рисунок Г.1А–В). Одну конечность при питании валлаби использовали, кормясь травой, папоротниками и побегами кустарников и деревьев. Для оценки латерализации при питании из бипедального положения от 20 особей было получено в среднем по 27 актов использования одной конечности (от 15 до 42 актов от особи). При питании из квадропедального положения для 17 особей было получено в среднем по 24 акта (от 15 до 34 актов от особи). Отдельно было исследовано питание листвой кустарников и деревьев с участием двух передних конечностей. При таком бимануальном питании валлаби используют одну переднюю конечность для того, чтобы удерживать ветку на необходимой высоте, а вторую – для того, чтобы манипулировать листвой и побегами, направляя их ко рту (Рисунок Г.1Д, Е). При наблюдении учитывали функции, которые выполняют каждая из конечностей. Так как такое поведение редко наблюдали повторно у одной и той же особи, индивидуальные предпочтения в данном случае не исследовали. Было

зарегистрировано 42 случая бимануального питания от 42 разных особей (один акт для одной особи).

Использование конечностей при опоре в трипедальном положении и аутогруминге (чистке носа) у рыже-серых валлаби в природе регистрировали сходно с особями, содержащимися в неволе (Раздел 3.4.1.). Для анализа предпочтений конечности при опоре на одну переднюю конечность в трипедальном положении было получено в среднем по 28 актов использования одной передней конечности у 18 особей (от 17 до 42 актов для особи). Латерализация при аутогруминге была исследована у 14 рыже-серых валлаби; в среднем для особи было получено по 20 актов использования одной конечности (от 15 до 33 актов для особи).

Детёныши. Ранние проявления моторной латерализации были исследованы у детёнышей рыже-серых валлаби на стадии постоянного нахождения в сумке матери (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]). Для 11 детёнышей было получено в среднем по 22 акта использования одной конечности для манипулирования растительной пищей из сумки матери (от 15 до 37 актов для особи). Учитывали только те случаи, когда перед манипулированием пищей из сумки были высвобождены обе передние конечности. Также регистрировали случаи, когда детёныши вместе с головой высвобождали из материнской сумки одну из передних конечностей (Рисунок Г.1Г). Для 10 особей было получено в среднем по 28 актов высвобождения одной конечности (от 15 до 46 актов для особи).

4.1.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

Взрослые особи. При питании из бипедального положения 15 особей (75%) предпочитали использовать левую конечность, две особи (10%) – правую, а у трёх особей (15%) предпочтения выявлено не было (Рисунок 14; Таблица Д.1).

Большинство особей было латерализовано (биномиальный критерий, $z = 2,91$, $p = 0,003$), причем среди латерализованных особей левшей было значительно больше, чем правшей ($z = 2,91$, $p = 0,002$).

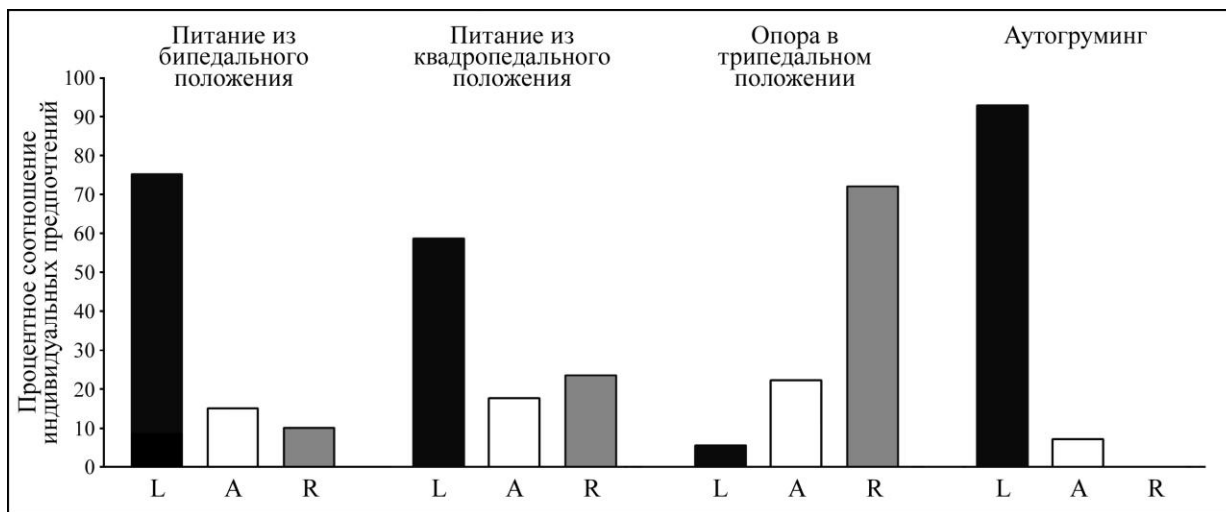


Рисунок 14 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у рыже-серого валлаби в природе. Процент особей, демонстрировавших предпочтение ($p < 0,05$): L – левой конечности, R – правой конечности; A – без предпочтения.

Предпочтение использовать левую конечность при питании из квадропедального положения было обнаружено у 10 особей (59%), четыре валлаби (24%) чаще использовали правую конечность, а три особи (18%) не проявляли значимого предпочтения (Рисунок 14; Таблица Д.1). Большинство исследованных особей было латерализовано (биномиальный критерий, $z = 2,43$, $p = 0,013$), однако число левшей значимо не отличалось от числа правшей ($z = 1,34$, $p = 0,180$).

Большинство особей рыже-серых валлаби, для которых было отмечено бимануальное питание кустарниками и деревьями, удерживали ветку на необходимой высоте правой передней конечностью, а направляло побеги ко рту – левой (35 наблюдений из 42; $z = 4,17$, $p < 0,001$).

В трипедальном положении тела предпочтение опираться на левую переднюю конечность было выявлено только у одной особи (6%), тогда как на правую лапу значительно чаще опирались 13 животных (72%), а четыре особи (22%) не имели предпочтения (Рисунок 14; Таблица Д.2). Число латерализованных особей значимо превосходило число нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,12$, $p = 0,031$), причем большинство латерализованных животных предпочитало опираться на правую конечность ($z = -2,94$, $p = 0,002$).

При аутогруминге 13 особей (93%) предпочитали пользоваться левой передней конечностью, а одна особь (7%) не демонстрировала предпочтения (Таблица Д.2). Большинство особей было латерализовано (биномиальный критерий, $z = 2,94$, $p = 0,002$). Среди латерализованных животных преобладали левши ($z = 3,33$, $p < 0,001$).

Рыже-серые валлаби проявляли предпочтение в использовании левой конечности на групповом уровне при питании из бипедального положения (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,47 \pm 0,10$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 168$, $p < 0,001$, $n = 20$) и при аутогруминге (средний ИР $\pm m = 0,70 \pm 0,05$; $W = 105$, $p < 0,001$, $n = 14$). При опоре в трипедальном положении было обнаружено предпочтение использовать правую переднюю конечность (средний ИР $\pm m = -0,39 \pm 0,10$; $W = -139$, $p = 0,001$, $n = 18$), а при питании из квадропедального положения группового предпочтения обнаружено не было (средний ИР $\pm m = 0,21 \pm 0,14$; $W = 58$, $p = 0,178$, $n = 17$; Рисунок 15).

Детёныши. При манипулировании пищевыми объектами семь детёнышей (64%) преимущественно использовали левую переднюю конечность, один (9%) – правую конечность, а у трёх детёнышей (27%) предпочтения выявлено не было. У восьми особей не было выявлено предпочтения (80%) при высвобождении одной конечности из сумки матери, и только два детёныша были латерализованы: один (10%) чаще высвобождал левую лапу, а второй (10%) – правую (Таблица Д.3).

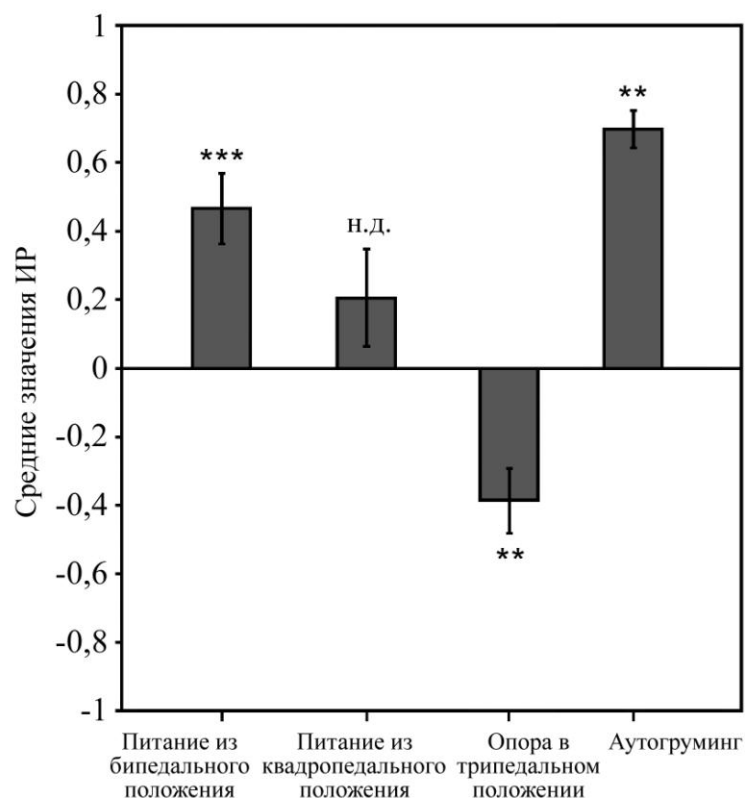


Рисунок 15 – Латерализация на групповом уровне у рыже-серого валлаби в природе. ИР – индекс рукости: положительные значения – левосторонний уклон, отрицательные значения – правосторонний уклон; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; н.д. – не достоверно.

Детёныши рыже-серых валлаби предпочитали использовать левую переднюю конечность на групповом уровне при манипулировании пищевыми объектами (средний ИР $\pm m = 0,40 \pm 0,14$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 48$, $p = 0,032$, $n = 11$), тогда как при высвобождении одной лапы из сумки матери группового предпочтения обнаружено не было (средний ИР $\pm m = 0,05 \pm 0,10$; $W = 14$, $p = 0,426$, $n = 10$; Рисунок 16).

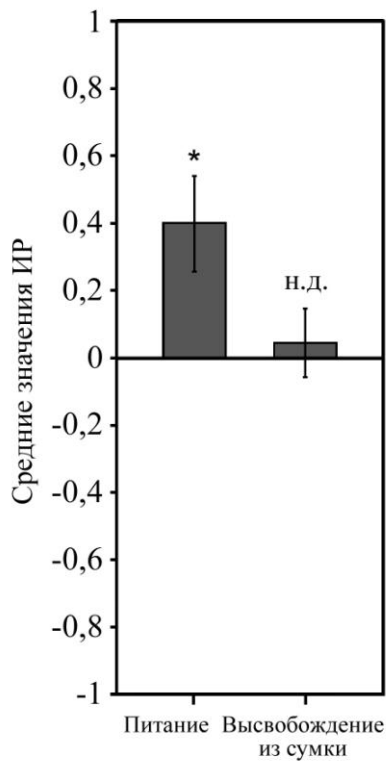


Рисунок 16 – Латерализация на групповом уровне у детёнышей рыже-серого валлаби в природе. Манипулирование пищей (питание) и высвобождение одной конечности из сумки исследовано у детёнышей на стадии постоянного нахождения в сумке матери. Обозначения как на Рисунке 2; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; н.д. – не достоверно.

4.1.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Значимых половых различий в направленности латерализации не было выявлено ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 40,5$, $p = 0,586$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 29,0$, $p = 0,578$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 33,0$, $p = 0,633$), ни при аутогруминге ($U = 13,0$, $p = 0,237$).

На направленность латерализации в использовании конечностей, однако, влиял тип поведения, в котором валлаби использовали одну конечность. Значимые различия в направленности латерализации были обнаружены между питанием из бипедального и квадропедального положения (критерий Уилкоксона для связанных

выборок, $W = -59$, $p = 0,040$; $n_1 = n_2 = 13$), между питанием из бипедального положения и опорой в трипедальном положении ($W = -108$, $p < 0,001$; $n_1 = n_2 = 15$), между питанием из квадропедального положения и опорой ($W = -56$, $p = 0,027$; $n_1 = n_2 = 12$), между аутогрумингом и питанием из квадропедального положения ($W = 11$, $p = 0,007$; $n_1 = n_2 = 11$), а также между аутогрумингом и опорой ($W = 10$, $p = 0,002$; $n_1 = n_2 = 10$). Направленность латерализации при питании из бипедального положения и аутогруминге значимо не различалась (критерий Уилкоксона для связанных выборок, $W = 48$, $p = 0,064$; $n_1 = n_2 = 13$).

4.1.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Пол особей не оказывал влияния на степень латерализации в использовании передних конечностей ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 32,5$, $p = 0,245$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 18,0$, $p = 0,103$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 28,0$, $p = 0,373$), ни при аутогруминге ($U = 13,0$, $p = 0,237$).

Сравнение степени латерализации между типами поведения показало, что при аутогруминге предпочтения конечности выражены сильнее, чем при опоре в трипедальном положении (критерий Уилкоксона для связанных выборок, $W = 53$, $p = 0,004$, $n_1 = n_2 = 10$). Различия между остальными типами поведения обнаружены не были ($p > 0,05$, критерий Уилкоксона для связанных выборок).

4.1.5 Оценка латерализации в использовании передних конечностей методом маршрутного учета

В случае анализа данных, полученных методом маршрутного учёта, от каждой

встреченной на маршруте особи учитывался только один акт использования конечности в каждом типе поведения. Сравнение данных между двумя районами сбора материала на острове Мария – «Darlington» и «French's Farm» (Рисунок А.2, А.3) не выявило достоверных различий ни по одному из исследованных типов поведения ($p > 0,05$, z -критерий для пропорций), поэтому данные были объединены. Преимущественное использование левой передней конечности было обнаружено при питании из бипедального положения (56 наблюдений использования левой лапы из 80; биномиальный критерий, $z = 3,47$, $p < 0,001$) и при аутогруминге (25 наблюдений использования левой лапы из 37; $z = 1,97$, $p = 0,047$). В трипедальном положении валлаби в большинстве случаев опирались на правую конечность (82 наблюдения использования правой лапы из 121; биномиальный критерий, $z = 3,82$, $p < 0,001$). При питании из квадропедального положения число зарегистрированных актов, выполненных левой или правой конечностью, значимо не различалось (79 наблюдений использования левой лапы из 145; биномиальный критерий, $z = 1,00$, $p = 0,319$).

4.1.6 Сравнение латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе

При сравнении направленности латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе не было обнаружено достоверных различий ни в одном из типов поведения: ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 232,0$, $p = 0,419$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 150,5$, $p = 0,057$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 200,0$, $p = 0,325$), ни при аутогруминге ($U = 55,5$, $p = 0,652$; Рисунок 17).

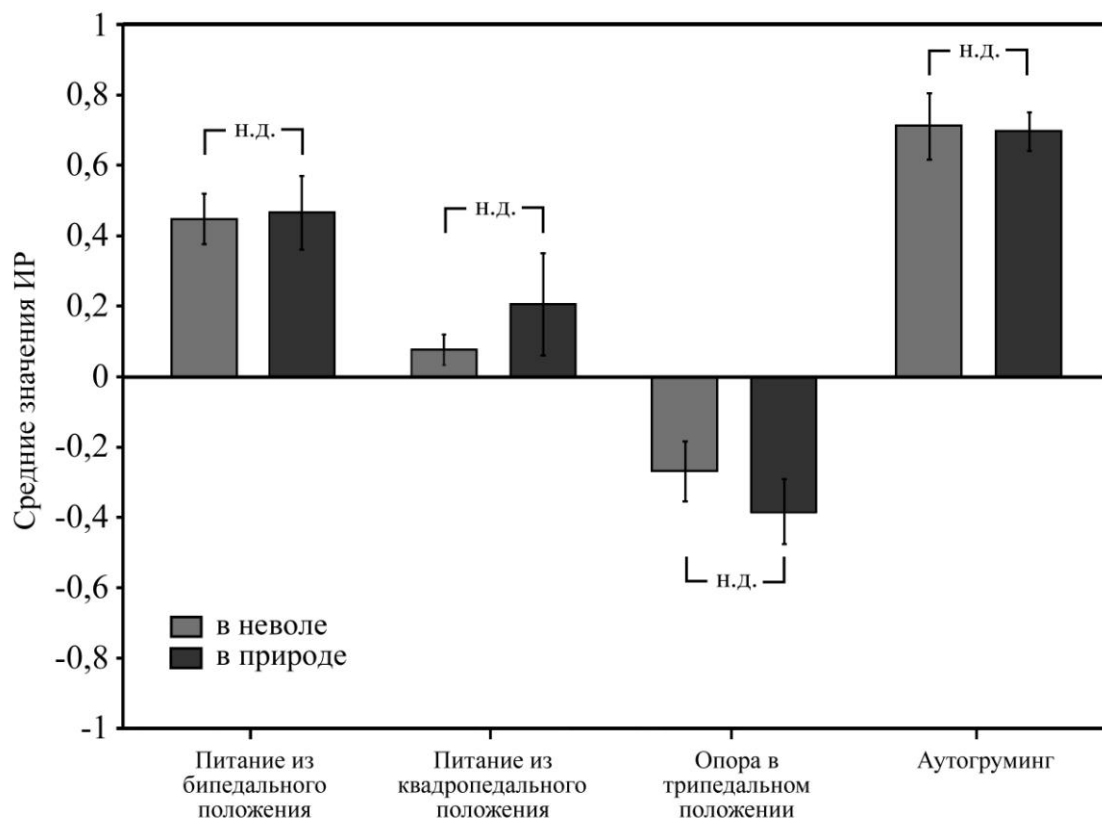


Рисунок 17 – Сравнение направленности латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у рыже-серого валлаби. ИР – индекс рукости: положительные значения – левосторонний уклон, отрицательные значения – правосторонний уклон; н.д. – не достоверно.

Степень латерализации в использовании передних конечностей при питании из квадропедального положения была выше у особей в природе, чем у особей, содержащихся в неволе ($U=18,0$, $p<0,001$). В трёх других типах поведения различий обнаружено не было (питание из бипедального положения: $U=212,5$, $p=0,219$; опора в трипедальном положении: $U=200,0$, $p=0,325$; аутогруминг: $U=55,5$, $p=0,652$; Рисунок 18).

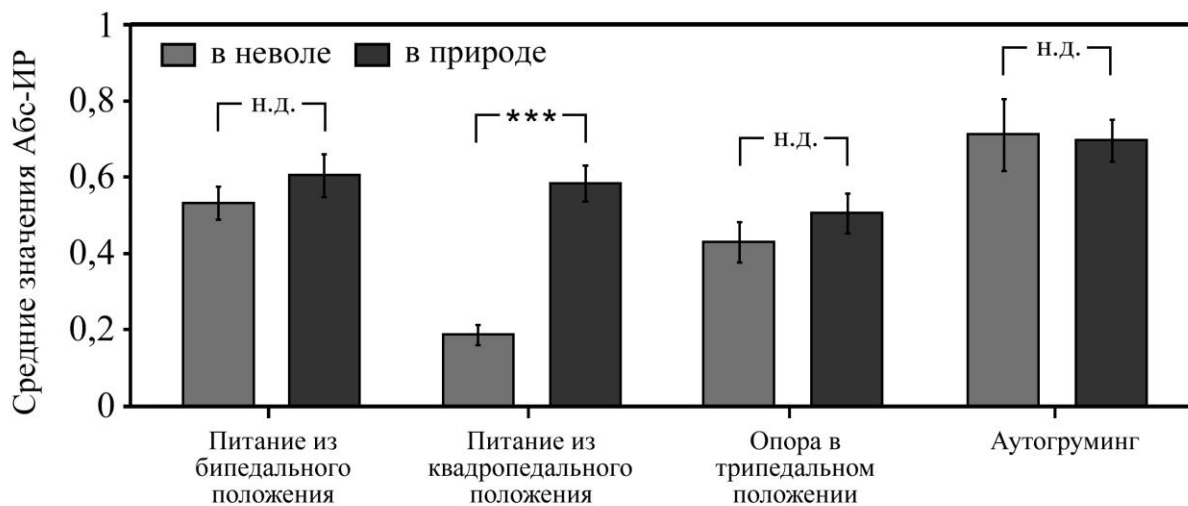


Рисунок 18 – Сравнение степени латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у рыже-серого валлаби. Обозначения как на Рисунке 16; *** $p < 0,001$; н.д. – не достоверно.

4.2 Латерализация функций передних конечностей у серого кенгуру, *Macropus (Macropus) giganteus*

4.2.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

В природе у взрослых серых кенгуру были исследованы те же типы поведения, что и у особей этого вида в неволе (Рисунок Г.2). Для оценки латерализации при питании травой было получено в среднем по 22 акта использования конечности из бипедального положения от 19 особей (от 15 до 33 актов для особи) и по 24 акта использования конечности из квадропедального положения от 22 особей (от 15 до 39 актов для особи).

При опоре в трипедальном положении для анализа предпочтений конечности у 25 особей было получено в среднем по 25 актов использования одной конечности (от 16 до 39 актов для особи). В случае аутогруминга, для 29 особей было получено в

среднем по 24 акта (от 15 до 37 актов для особи; $n = 29$).

4.2.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

При питании из бипедального положения предпочтение использовать левую переднюю конечность было выявлено у 15 серых кенгуру (79%), у одной особи (5%) наблюдалось предпочтение правой конечности, а у трёх особей (16%) индивидуальной латерализации обнаружено не было (Рисунок 19; Таблица Д.4). Латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,75$, $p = 0,004$), а число левшей превосходило число правшей ($z = 3,25$, $p < 0,001$). При питании из квадропедального положения 14 особей (64%) чаще использовали левую конечность, три особи (13%) предпочитали использовать правую, а у пяти (23%) – не было выявлено предпочтения конечности (Рисунок 19; Таблица Д.4). Число латерализованных особей значительно превосходило число нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,35$, $p = 0,017$), а левшей было больше, чем правшей ($z = 2,43$, $p = 0,013$).

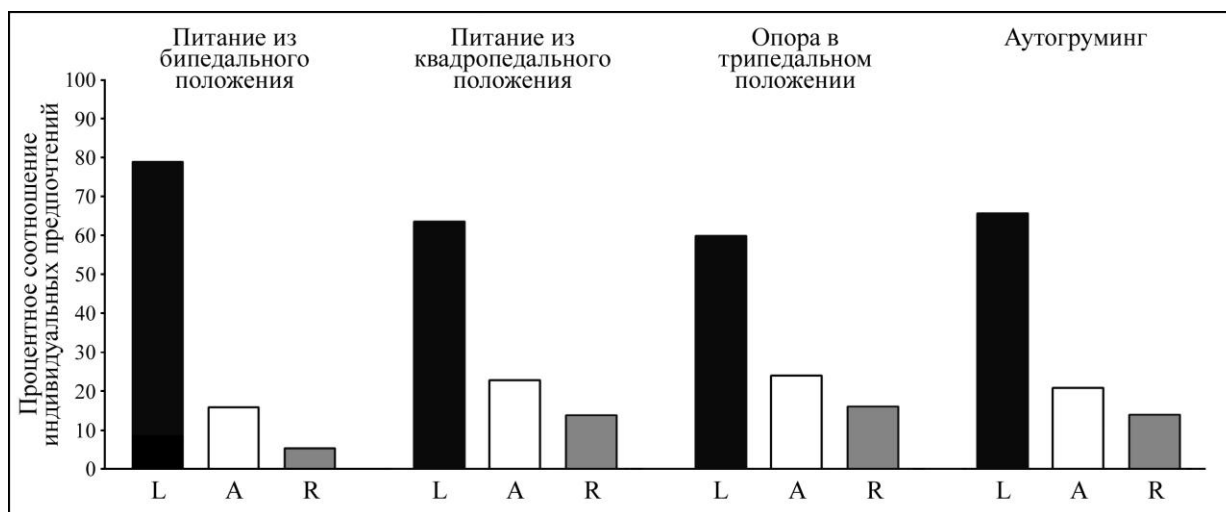


Рисунок 19 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у серого кенгуру в природе. Обозначения как на Рисунке 14.

В трипедальном положении тела опираться на левую переднюю конечность предпочитали 15 серых кенгуру (60%), на правую – четыре особи (16%), а шесть особей (24%) не имели предпочтения (Рисунок 19; Таблица Д.5). Число латерализованных особей значительно превосходило число нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,40$, $p = 0,015$), а левшей было значительно больше, чем правшей ($z = 2,29$, $p = 0,019$).

При аутогруминге предпочтение в использовании левой конечности наблюдалось у 19 особей (66%), правой конечности – у четырёх особей (14%), а у шести животных (20%) предпочтения выявлено не было (Рисунок 19; Таблица Д.5). Латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных особей (биномиальный критерий, $z = 2,97$, $p = 0,002$), а число левшей значительно превышало число правшей ($z = 2,92$, $p = 0,003$).

Предпочтение использовать левую переднюю конечность на групповом уровне было обнаружено во всех исследованных типах поведения: при питании из бипедального положения (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,47 \pm 0,10$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 152$, $p = 0,001$, $n = 19$), при питании из квадропедального положения (средний ИР $\pm m = 0,26 \pm 0,10$; $W = 138$, $p = 0,023$, $n = 22$), при опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = 0,27 \pm 0,08$; $W = 192$, $p = 0,008$, $n = 25$) и при аутогруминге (средний ИР $\pm m = 0,37 \pm 0,08$; $W = 330$, $p < 0,001$, $n = 29$; Рисунок 20).

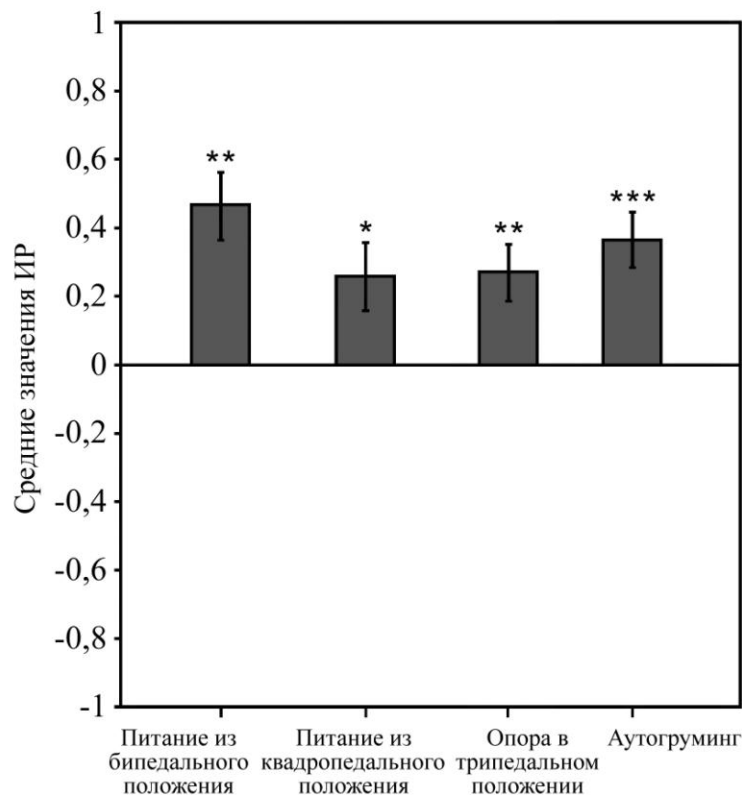


Рисунок 20 – Латерализация на групповом уровне у серого кенгуру в природе. Обозначения как на Рисунке 15.; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

4.2.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Достоверных половых различий в направленности латерализации использования конечностей не было обнаружено ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 32,0$, $p = 0,564$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 31,0$, $p = 0,137$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 48,5$, $p = 0,268$), ни при аутогруминге ($U = 79,0$, $p = 0,618$).

Тип поведения, в котором серые кенгуру использовали одну конечность, оказывал влияние на направленность моторных предпочтений. Достоверные

различия были обнаружены между питанием из бипедального и квадропедального положений (критерий Уилкоксона для связанных выборок, $W = -41$, $p = 0,037$; $n_1 = n_2 = 10$), между питанием из бипедального положения и опорой в трипедальном положении ($W = -62$, $p = 0,012$; $n_1 = n_2 = 12$), между питанием из квадропедального положения и аутогрумингом ($W = 118$, $p = 0,012$; $n_1 = n_2 = 19$), а также между аутогрумингом и опорой ($W = 86$, $p = 0,025$; $n_1 = n_2 = 16$). Значимых различий между питанием из бипедального положения и аутогрумингом, а также между питанием из квадропедального положения и опорой обнаружено не было ($p > 0,05$, критерий Уилкоксона для связанных выборок).

4.2.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Степень латерализации в использовании конечностей у серых кенгуру значимо не различалась между полами ни в одном из исследованных типов поведения: ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 34,5$, $p = 0,717$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 28,5$, $p = 0,095$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 42,5$, $p = 0,144$), ни при аутогруминге ($U = 87,0$, $p = 0,899$).

Достоверных различий в степени латерализации между исследованными типами поведения обнаружено не было ($p > 0,05$, критерий Уилкоксона для связанных выборок).

4.2.5 Оценка латерализации в использовании передних конечностей методом маршрутного учета

В данном анализе от каждой особи, встреченной на маршруте, учитывался

только один акт использования конечности в каждом типе поведения. При сравнении данных, полученных методом маршрутного учёта, были обнаружены достоверные различия между двумя районами сбора материала на острове Мария («Darlington» и «French's Farm»; Рисунок А.2, А.3) в одном из типов поведения – опоре в трипедальном положении ($z = 2,16$, $p = 0,031$, z -критерий для пропорций), потому данные в данном типе поведения не были объединены. В районе «Darlington» число зарегистрированных актов использования правой конечности при опоре в трипедальном положении не отличалось от числа актов использования левой конечности (33 наблюдения использования левой лапы из 64, биномиальный критерий $z = 1,63$, $p = 0,103$). В то же время, в районе «French's Farm» большинство исследованных особей опиралось на левую конечность в трипедальном положении (41 наблюдение использования левой лапы из 58, биномиальный критерий $z = 3,02$, $p = 0,002$).

Данные по остальным типам поведения не различались между районами исследования ($p > 0,05$, z -критерий для пропорций) и были объединены. Преимущественное использование левой конечности было обнаружено при питании из бипедального положения (39 наблюдений использования левой лапы из 48, биномиальный критерий, $z = 4,19$, $p < 0,001$), при питании из квадропедального положения (99 наблюдений использования левой лапы из 135, $z = 1,00$, $p = 0,319$) и при аутогруминге (47 наблюдений использования левой лапы из 60, $z = 4,26$, $p < 0,001$).

4.2.6 Сравнение латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе

Значимых различий в направленности латерализации использования конечностей между особями в неволе и в природе не было обнаружено ни при

питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 312,0$, $p = 0,981$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 350,5$, $p = 0,699$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 305,0$, $p = 0,428$), ни при аутогруминге ($U = 177,0$, $p = 0,323$; Рисунок 21).

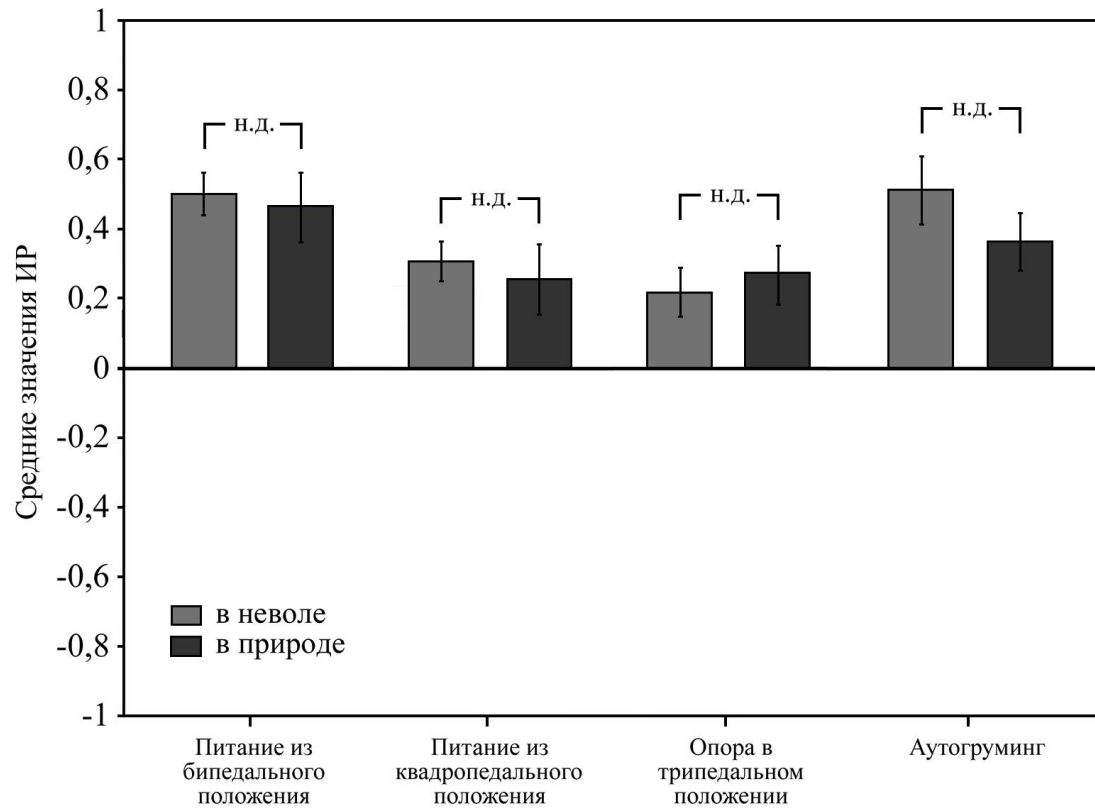


Рисунок 21 – Сравнение направленности латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у серого кенгуру. Обозначения как на Рисунке 16; н.д. – не достоверно.

Степень латерализации в использовании передних конечностей между особями в природе и в неволе также не различалась: ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 300,5$, $p = 0,810$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 264,5$, $p = 0,067$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 264,5$, $p = 0,130$), ни при аутогруминге ($U = 165,0$, $p = 0,198$; Рисунок 22).

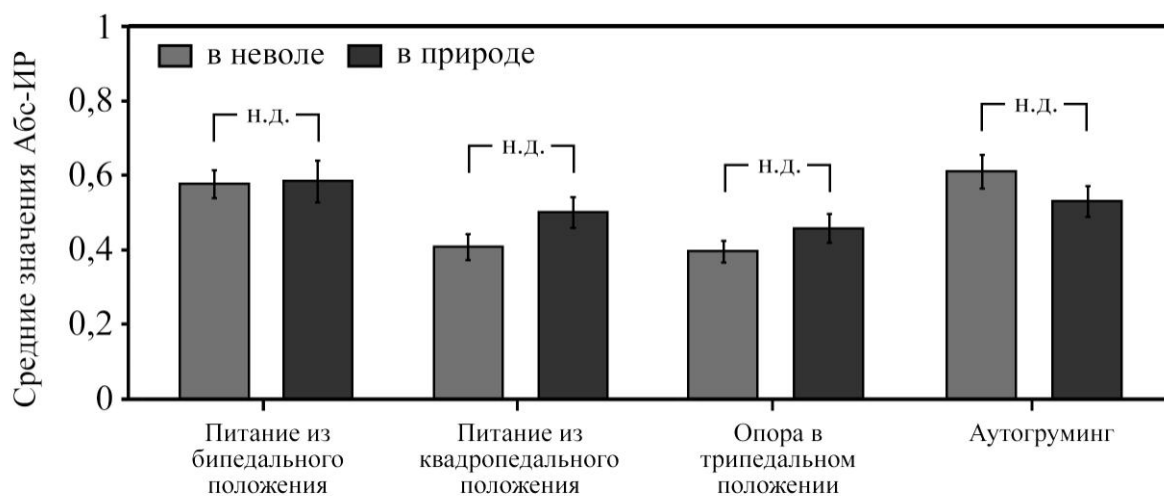


Рисунок 22 – Сравнение степени латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у серого кенгуру. Обозначения как на Рисунке 16; н.д. – не достоверно.

4.3 Латерализация функций передних конечностей у рыжих кенгуру, *Macropus (Osphranter) rufus*

4.3.1 Типы поведения с использованием одной передней конечности

Латерализация функций конечностей у рыжих кенгуру исследована в питании кустарничками из бипедального и квадропедального положений, опоре в трипедальном положении и аутогруминге (Рисунок Г.3). При анализе предпочтения конечности при питании из бипедального положения у 21 особи было получено в среднем по 21 акту использования одной конечности (от 15 до 33 актов для особи). Для оценки предпочтений при питании из квадропедального положения было получено в среднем по 23 акта от 28 особей (от 15 до 41 актов для особи).

Сходно с рыже-серыми валлаби и серыми кенгуру, рыжие кенгуру начинали опору в трипедальном положении, опускаясь на одну из передних конечностей из

бипедального положения тела. Предпочтения конечности при опоре в трипедальном положении у 16 исследованных особей оценивали в среднем по 20 актам (от 15 до 26 актов для особи). Для анализа латерализации при аутогруминге для 20 особей было получено в среднем по 21 акту использования одной конечности для чистки носа из бипедального положения тела (от 15 до 32 актов для особи).

4.3.2 Распределение индивидуальных предпочтений и групповая латерализация в использовании передних конечностей

При питании из бипедального положения 18 особей (86%) демонстрировали предпочтение использовать левую конечность, одна особь (5%) преимущественно использовала правую, а две особи (9%) не демонстрировали индивидуальной латерализации (Рисунок 23; Таблица Д.6). Число латерализованных особей значительно превосходило число нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 3,49$, $p < 0,001$), а число левшей было значимо больше числа правшей ($z = 3,67$, $p < 0,001$).

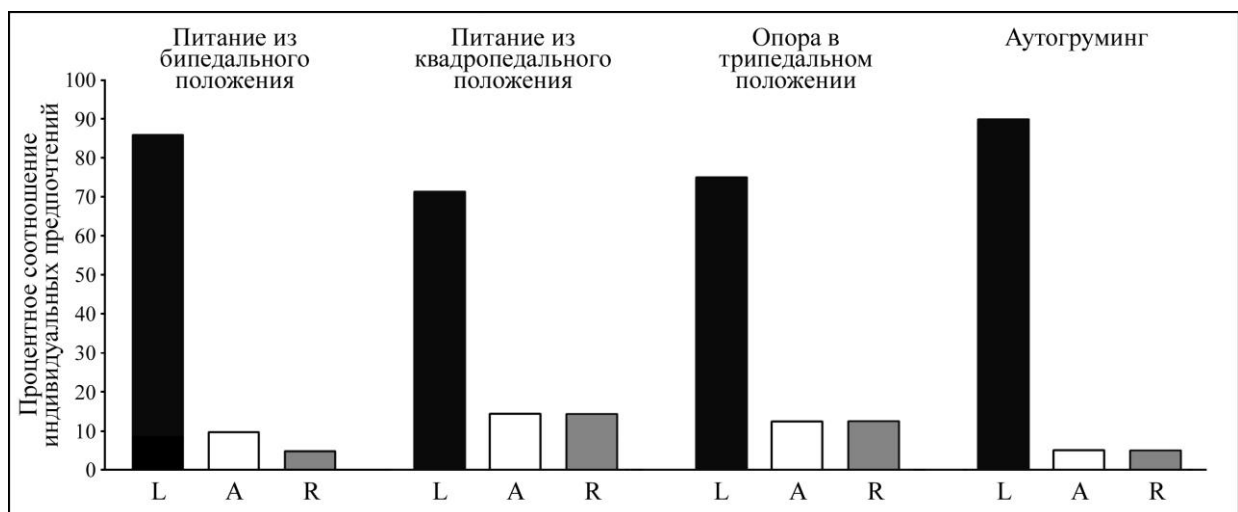


Рисунок 23 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у рыжего кенгуру в природе. Обозначения как на Рисунке 14.

Предпочтение использовать левую конечность при питании из квадропедального было обнаружено у 20 особей (72%), правую конечность – у четырёх особей (14%), и так же у четырёх особей (14%) предпочтения выявлено не было (Рисунок 23; Таблица Д.6). Латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 3,59$, $p < 0,001$), а левшей – больше, чем правшей ($z = 3,06$, $p = 0,002$).

Предпочтение опираться на левую переднюю конечность в трипедальном положении было выявлено у 12 рыжих кенгуру (74%), на правую лапу чаще опирались две особи (13%), а оставшиеся две особи (13%) не имели предпочтения (Рисунок 23; Таблица Д.7). Число латерализованных особей было значимо больше числа нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 2,75$, $p = 0,004$), а число левшей превосходило число правшей ($z = 2,41$, $p = 0,013$).

При использовании одной передней конечности для аутогруминга предпочтение в использовании левой конечности наблюдалось у 18 рыжих кенгуру (90%), правой – у одной особи (5%), и так же у одного кенгуру (5%) предпочтения выявлено не было (Рисунок 23; Таблица Д.7). Латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных (биномиальный критерий, $z = 3,80$, $p < 0,001$), а число левшей превосходило число правшей ($z = 3,67$, $p < 0,001$).

Во всех четырёх типах поведения рыжие кенгуру проявляли предпочтение в использовании левой передней конечности на групповом уровне: при питании из бипедального положения (средний ИР $\pm$ стандартная ошибка (m) составляет $0,57 \pm 0,08$; одновыборочный критерий знаковых рангов Уилкоксона, $W = 195$, $p < 0,001$, $n = 21$), при питании из квадропедального положения (средний ИР $\pm m = 0,46 \pm 0,09$; $W = 289$, $p < 0,001$, $n = 28$), при опоре в трипедальном положении (средний ИР $\pm m = 0,44 \pm 0,13$; $W = 93$, $p = 0,014$, $n = 16$) и при аутогруминге (средний ИР $\pm m = 0,61 \pm 0,08$; $W = 180$, $p < 0,001$, $n = 20$; Рисунок 24).

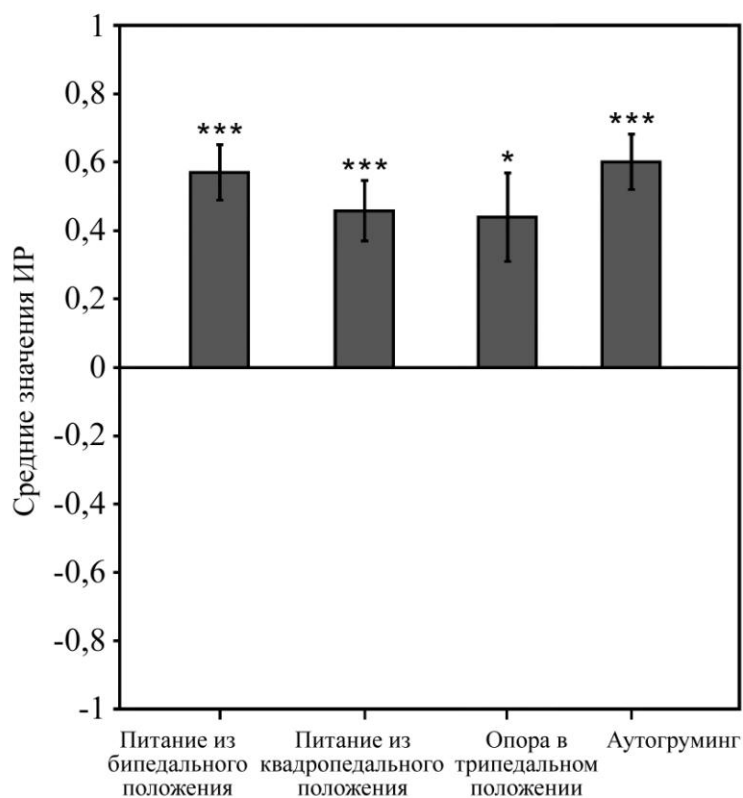


Рисунок 24 – Латерализация на групповом уровне у рыжего кенгуру в природе. Обозначения как на Рисунке 15; * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$

4.3.3 Анализ влияния пола особей и типа поведения на направленность латерализации в использовании передних конечностей

Половых различий в направленности латерализации не было обнаружено ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 33,0$, $p = 0,369$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 87,0$, $p = 0,772$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 19,0$, $p = 0,199$), ни при аутогруминге ($U = 32,0$, $p = 0,301$). Тип поведения, в котором рыжие кенгуру использовали одну конечность, также не оказывал влияния на направленность латерализации в использовании передних конечностей ($p > 0,05$, критерий Уилкоксона для связанных выборок).

4.3.4 Анализ влияния пола особей и типа поведения на степень латерализации в использовании передних конечностей

Влияния пола особей на степень латерализации не было выявлено ни при питании из бипедального положения (U -критерий Манна-Уитни, $U = 38,0$, $p = 0,608$), ни при питании из квадропедального положения ($U = 83,0$, $p = 0,634$), ни при опоре в трипедальном положении ($U = 15,5$, $p = 0,096$), ни при аутогруминге ($U = 37,0$, $p = 0,522$). Степень латерализации в использовании передних конечностей значимо не различалась между исследованными типами поведения ($p > 0,05$, критерий Уилкоксона для связанных выборок).

4.4 Заключение

В природе латерализация в использовании конечностей была исследована у трёх видов сумчатых семейства Macropodidae. У каждого вида предпочтение конечности оценивали в четырёх типах поведения: питании из бипедального положения тела, питании из квадропедального положения, опоре в трипедальном положении и аутогруминге. У серых и рыжих кенгуру наблюдали сходное распределение индивидуальных предпочтений в использовании конечностей: латерализованных особей было больше, чем нелатерализованных, а число левшей было выше, чем число правшей. У рыже-серых валлаби число латерализованных особей также преобладало над числом нелатерализованных, однако распределение левшей и правшей варьировало в зависимости от типа поведения. Так, в питании из квадропедального положения число левшей и правшей не различалось, в питании из бипедального положения и аутогруминге большинство особей предпочитало использовать левую конечность, а в опоре большинство – предпочитало правую.

Групповое предпочтение левой конечности при питании из бипедального положения и при аутогрумминге было обнаружено у всех исследованных видов. Серые и рыжие кенгуру проявляли предпочтение в использовании левой конечности на групповом уровне также в опоре и питании из квадропедального положения. Рыже-серые валлаби преимущественно использовали правую конечность при опоре в трипедальном положении и не демонстрировали групповой латерализации при питании из квадропедального положения. Таким образом, у валлаби положение тела при питании влияло на проявление индивидуальной и групповой латерализации. Однонаправленная латерализация в разных типах действий у серых и рыжих кенгуру свидетельствует о сильной выраженности асимметрии в использовании конечностей у данных видов [McGrew, Marchant, 1997].

Анализ данных, полученных методом маршрутного учета в ходе ночных наблюдений, выявил такие же тенденции в латерализованном использовании конечностей у рыже-серых валлаби и серых кенгуру, что были выявлены при анализе материала, полученного во время продолжительных дневных наблюдений. Метод маршрутного учета не оценивал индивидуальных предпочтений, но позволял охватить значительно большее число особей для оценки групповой латерализации, чем продолжительные наблюдения за отдельными группами животных. Тот факт, что сходные результаты были получены при использовании двух разных методов сбора данных, дополнительно подтверждает выявленные тенденции.

У рыже-серых валлаби также было исследовано питание с одновременным участием обеих передних конечностей. Большинство особей удерживало ветку кустарника или дерева правой конечностью, а направляло побеги ко рту – левой. Такое разделение функций в бимануальных действиях соотносится с латерализованной унимануальной активностью валлаби, при которой правая конечность используется для опоры, а левая – для манипулирования пищевыми объектами.

У всех исследованных видов пол особей не оказывал влияния ни на направленность, ни на степень латерализации в использовании конечностей. Тип поведения влиял на направленность и/или степень предпочтений у рыже-серых валлаби и серых кенгуру, но не у рыжих кенгуру. У серых кенгуру не было обнаружено различий в проявлении латерализации между особями в неволе и в природе, тогда как у рыже-серых валлаби степень латерализации в использовании конечностей при питании из квадроцикла положения значительно различалась между животными в неволе и в природе.

Ранние проявления латерализации были исследованы у детёнышей валлаби на стадии постоянного нахождения в сумке матери. При высвобождении из сумки головы и обеих передних конечностей детёныши на групповом уровне предпочитали использовать левую переднюю конечность для манипулирования пищевыми объектами. Направленность латерализации в использовании конечностей при питании у детёнышей и взрослых особей совпадает.

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1 Индивидуальная и групповая латерализация функций конечностей у сумчатых

В настоящей работе была исследована латерализация функций передних конечностей у семи видов сумчатых (Marsupialia). У каждого вида латерализация была изучена как минимум в четырёх типах поведения, в которых животные использовали одну конечность. Оценка предпочтений в использовании конечностей у домового опоссума (сем. Didelphidae), карликовой сумчатой летяги (сем. Petauridae) и гребнехвостого кенгуру (сем. Potoroidae) была проведена в таких типах поведения, как манипулирование неживыми пищевыми объектами, ловля живой добычи, поддержание трипедального положения и манипулирование гнездовым материалом. У кенгуру Гудфеллоу, рыже-серого валлаби, серого и рыжего кенгуру (сем. Macropodidae) асимметричное использование передних конечностей было исследовано при манипулировании пищей из бипедального и квадропедального положений тела, аутогруминге и опоре на одну переднюю конечность в трипедальном положении. Результаты работы показали, что у всех исследованных видов существуют индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей. Соотношение особей, преимущественно использовавших левую или правую конечность, и особей, не имевших предпочтения, варьировало в зависимости от вида. У четырёх исследованных видов: рыже-серого валлаби, серого кенгуру, рыжего и гребнехвостого кенгуру – была выявлена латерализация в использовании конечностей на групповом уровне. У остальных трёх видов групповой латерализации не наблюдалось.

Ранее, латерализация функций передних конечностей была исследована у многих видов позвоночных животных [Ströckens et al., 2013]. Среди плацентарных млекопитающих (Placentalia) объектами систематического и разностороннего изучения асимметричного использования конечностей стали приматы (Primates) [Hook, 2004; Meguerditchian et al., 2012]. Практически для всех исследованных видов приматов характерны индивидуальные предпочтения левой или правой передней конечности, однако лишь некоторые виды проявляют латерализацию на групповом уровне [Ströckens et al., 2013]. Результаты настоящей работы указывают на то, что в целом латерализация функций конечностей у сумчатых сопоставима с таковой у приматов. В обеих группах предпочтение конечности может проявляться на индивидуальном и групповом уровнях, а выраженность латерализации может варьировать в зависимости от вида, пола животного и характеристик выполняемого действия.

В связи с тем, что экспериментальные условия могут влиять на выраженность предпочтений в использовании конечностей [Hopkins, 2006; Lhota et al., 2009; Rogers, 2010; Schnoell et al., 2014], наблюдение за поведением животных – наиболее подходящий метод сбора материала для описания латерализации функций конечностей у вида. В настоящей работе наблюдения были проведены как за животными, содержащимися в неволе, так и в природе. У двух видов сумчатых – рыже-серых валлаби и серых кенгуру, латерализация была исследована и в неволе, и в природе. Направленность латерализации в использовании конечностей не различалась между особями в разных условиях у обоих видов. Сходная направленность предпочтений во всех исследованных типах поведения (Рисунок 17, 21) указывает на стабильность проявления латерализации функций передних конечностей у этих видов. Различия в степени латерализации между животными в неволе и в природе были выявлены только у рыже-серых валлаби в одном типе поведения (питании из квадроцикла). У большинства

исследованных видов приматов латерализация в использовании конечностей различается между особями в разных условиях: предпочтение конечности у особей в природе может проявляться слабее [Marchant, McGrew, 1996; Mittra et al., 1997] или сильнее [Hopkins et al., 2007], чем у особей того же вида в неволе.

Помимо семи видов в данной работе, с точки зрения латерализации ранее были исследованы ещё три вида сумчатых. Лисьи кузу, *Trichosurus vulpecula* (Phalangeridae), в эксперименте проявляли индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей для того, чтобы достать пищу через узкое отверстие [Megirian et al., 1977]. У сумчатой мыши, *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae) была обнаружена латерализация восприятия зрительной информации [Lippolis et al., 2005], а у длинношёрстного вомбата, *Lasiorhinus latifrons* (Vombatidae) – слуховая латерализация [Descovich et al., 2013]. В совокупности латерализация исследована у представителей трёх отрядов (Didelphimorphia, Diprotodontia, Dasyuromorphia) и пяти семейств (Didelphidae, Petauridae, Phalangeridae, Potoroidae, Macropodidae) сумчатых. Результаты исследований на сумчатых подтверждают, что латерализованное использование конечностей и поведенческая латерализация в целом – широко распространённая черта млекопитающих [Rogers, 2002; Hook, 2004; Vallortigara, et al., 2011; Ströckens et al., 2013].

5.2 Влияние характеристик выполняемого действия на выраженность латерализации

У домового опоссума, карликовой сумчатой летяги, кенгуру Гудфеллоу, рыжего и гребнехвостого кенгуру не было выявлено различий в выраженности латерализации между исследованными типами поведения с использованием одной конечности. У первых трёх видов число левшей значимо не отличалось от числа

правшей во всех типах поведения, а у рыжего и гребнехвостого кенгуру во всех типах поведения преобладали левши. Особенный интерес представляет отсутствие различий в латерализации при питании неживой пищей и ловле живых насекомых, обнаруженное у домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и гребнехвостого кенгуру. Согласно классификации типов унимануальных действий у приматов [Fagot, Vauclair, 1991] питание статичными пищевыми объектами, не требующими обработки, является заданием «низкого уровня» сложности (англ.: «low-level tasks»), а ловля живой добычи – это задание «высокого уровня» сложности (англ.: «high-level tasks»), требующее скорости и точности. У приматов была выявлена закономерность – задания «высокого уровня» вызывают более сильное проявление предпочтения конечности по сравнению с заданиями «низкого уровня» [Fagot, Vauclair, 1991; King, Landau, 1993; Westergaard, Suomi, 1996]. У домовых опосsumов, карликовых сумчатых летяг и гребнехвостых кенгуру не было обнаружено различий между действиями разного уровня сложности ни в направленности, ни в степени латерализации в использовании конечностей. В отличие от исследованных в этом аспекте плацентарных, у сумчатых проявление латерализации функций передних конечностей не различается при выполнении действий «низкого» и «высокого» уровня сложности.

В отличие от вышеупомянутых видов, у рыже-серого валлаби тип поведения оказывал значимое влияние на проявление латерализации. При питании из бипедального положения тела и аутогруминге большинство особей проявляло предпочтение использовать левую конечность. В то же время, при питании из квадропедального положения число левшей значимо не отличалось от числа правшей, и латерализация на групповом уровне отсутствовала. При опоре на одну переднюю конечность в трипедальном положении большинство особей преимущественно использовали правую конечность. Манипулирование пищей из квадропедального положения – единственный из исследованных типов поведения, в

котором валлаби изначально (перед унимануальным действием) стояли на всех четырёх конечностях. Результаты работы указывают на то, что у рыже-серых валлаби латерализация на индивидуальном и групповом уровнях выражена сильнее в действиях, выполняемых из бипедального положения, по сравнению с действиями, выполняемыми из квадропедального положения. Сходная закономерность была ранее обнаружена у приматов. Усиление проявления латерализации на индивидуальном и (или) групповом уровне при выполнении действий в бипедальном положении, по сравнению с квадропедальным, наблюдается у большинства исследованных в данном аспекте видов приматов [Hopkins, 1993; Ward et al., 1993; Westergaard et al., 1997; Westergaard et al., 1998; Blois-Heulin et al., 2007; Braccini et al., 2010].

Причины влияния положения тела на проявление латерализации у приматов не исследованы. Предполагается, что нестабильность бипедального положения ведёт к возбуждению нервной системы и усилению моторной латерализации [Ward, 1995]. В связи с адаптацией к бипедальной локомоции, валлаби способны поддерживать устойчивое бипедальное положение тела [Hume et al., 1989], поэтому маловероятно, что у этих животных усиление латерализации вызвано нестабильностью бипедального положения. У наземных кенгуровых (Macropodidae) принятие бипедального положения ассоциировано с мониторингом окружающего пространства для своевременного обнаружения приближающегося хищника [Blumstein, Daniel, 2003; Nielsen, 2009]. Вертикальное положение обеспечивает животным возможность моментально перейти к быстрой бипедальной локомоции и лучший обзор, чем более обычная при питании и отдыхе горизонтальная ориентация тела (квадропедальное или лежачее положение). Известно, что активация нервной системы, например, при осуществлении деятельности, требующей повышенного внимания, может вести к усилению выраженности поведенческой латерализации у животных [Fagot, Vauclair, 1991]. Можно предположить, что связь между

бипедальным положением тела и состоянием повышенной бдительности обуславливает более сильное проявление предпочтения конечности у рыже-серых валлаби в бипедальном положении, чем в квадропедальном. Несомненно, что имеющихся на настоящий момент данных недостаточно для объяснения механизма влияния положения тела на латерализацию как у плацентарных, так и у сумчатых млекопитающих, и данный вопрос требует дальнейшего изучения.

У серых кенгуру во всех исследованных типах поведения преобладали левши. Однако выраженность предпочтения левой конечности в таких выполняемых из бипедального положения действиях как питание и аутогруминг, была сильнее, чем в питании из квадропедального положения. Вероятно, у серого кенгуру также существует влияние положения тела на латерализацию, однако выражено оно слабее, чем у рыже-серых валлаби. Потенциальные причины слабой выраженности или отсутствия эффекта позы у всех исследованных в данном аспекте видов, кроме рыже-серого валлаби, будут рассмотрены в разделе 5.4.

У рыже-серых валлаби направленность латерализации в использовании конечностей при опоре в трипедальном положении отличалась от таковой при манипулировании пищей из бипедального положения и аутогруминге. Во всех трёх типах поведения выбор одной конечности происходил в бипедальном положении: в трипедальное положение валлаби переходили из бипедального, выставляя одну из передних конечностей и опираясь на неё. Следовательно, положение тела при выполнении унимануального действия не могло обуславливать различия между типами поведения. Вероятно, различия могут объясняться функцией, которую выполняет передняя конечность в разных типах поведения. Согласно теории «позного происхождения рукости» (англ.: «postural origins theory of handedness») латерализация функций конечностей у древесных приматов возникла в связи с необходимостью одновременного манипулирования пищей и поддержания неустойчивой позы на ветках деревьев [MacNeilage, 1991; MacNeilage, 2007]. У

нескольких видов приматов, ведущих древесный образ жизни, обнаружена специализация функций передних конечностей: левая передняя конечность используется для питания, а правая – для опоры [Ward, 1995; Milliken et al., 2005; Rigamonti et al., 2005]. Несмотря на наземный образ жизни, у рыже-серых валлаби наблюдается сходное разделение функций между передними конечностями в действиях, выполняемых из бипедального положения. В то же время, у древесного вида кенгуровых – кенгуру Гудфеллоу не было обнаружено различий между латерализованным использованием одной конечности для манипуляций и для опоры. Очевидно, что теория «позного происхождения руки» неприменима к исследованным видам сумчатых, так как разделение функций левой и правой передних конечностей не ассоциировано с древесным образом жизни.

У двух других наземных кенгуровых – серых и рыжих кенгуру, направленность латерализации при опоре и при манипулировании была одинакова, то есть функциональной специализации каждой из передних конечностей не наблюдалось. Межвидовые отличия могут объясняться спецификой питания кенгуру и валлаби. Рацион серых и рыжих кенгуру состоит из низкорослых растений [Tyndale-Biscoe, 2005; Dawson, 2012]. В то же время, значительную часть питания рыже-серых валлаби составляет листва деревьев и кустарников [Frith, Calaby, 1969]. Для питания высокими растениями валлаби необходимо использовать обе передние конечности (Рисунок Г.1Д,Е). Результаты настоящей работы показали, что в большинстве случаев во время такого бимануального питания рыже-серые валлаби использовали правую переднюю конечность, чтобы удерживать ветку дерева или кустарника на необходимой высоте, а левую – для манипулирования листвой и побегам и направления их ко рту. Таким образом, как в унимануальной, так и в бимануальной активности, рыже-серые валлаби предпочитали использовать правую конечность для выполнения действий, связанных со статическими силовыми нагрузками, а левую конечность – для осуществления действий, требующих более

тонкой координации. Разделение функций конечностей по подобному принципу было ранее обнаружено у макак боннет, *Macaca radiata*. Переднюю конечность, на которую особь предпочитает опираться, также используется животным для других действий требующих физической силы (например, при залезании на дерево), тогда как конечность, предпочитаемая при питании, преимущественно используется и в других тонких манипулятивных задачах (например, автогруминге) [Mangalam et al., 2014]. Вероятно, что разная направленность латерализации в функционально различных унимануальных типах поведения (опоре и манипулировании при питании/аутогруминге) возникла у рыже-серых валлаби именно в связи с необходимостью разделения функций между конечностями в бимануальных действиях. Отсутствие необходимости использовать одновременно обе передние конечности для выполнения разных задач у серых и рыжих кенгуру в связи с питанием низкорослой растительностью может объяснять одинаковую направленность латерализации во всех типах унимануальных действий.

5.3 Влияние пола и возраста особей на выраженность латерализации

Влияние пола особей на выраженность предпочтений в использовании конечностей было обнаружено у двух исследованных видов. У домового опоссума и карликовой сумчатой летяги были выявлены половые различия в направленности латерализации во всех типах поведения. Самки обоих видов были более склонны к использованию левой передней конечности, чем самцы. У остальных пяти исследованных видов сумчатых пол особи не оказывал влияния на проявление латерализации.

Влияние пола на предпочтение конечности у плацентарных также варьирует между видами [Pfannkuche et al., 2009]. У некоторых видов приматов половые различия в проявлении моторной латерализации не выявлены [McGrew, Marchant,

1997; Vauclair et al., 2005; Meunier, Vauclair, 2007; Lhota et al., 2009]. В то же время, праворукость более характерна для самок, чем для самцов у многих приматов [Ward, 1995; Corp, Byrne, 2004; Bennett et al., 2008; Sommer et al., 2008; Llorente et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012] и других млекопитающих (домашних собак [Wells, 2003], кошек [Wells, Millsopp, 2009], лошадей [McGreevy, Thomson, 2006]). Результаты настоящей работы демонстрируют, что влияние пола особи на направленность латерализации в использовании конечностей различается у исследованных видов сумчатых и плацентарных. Различия в проявлении латерализации функций конечностей у самок и самцов плацентарных предположительно связаны с половым диморфизмом в размере мозолистого тела (*corpus callosum*) [De Lacoste, Woodward, 1988; Phillips et al., 2007]. К примеру, у бурых капуцинов была обнаружена взаимосвязь между полом особи, размером мозолистого тела и направленностью предпочтения в использовании передних конечностей [Phillips et al., 2007]. У сумчатых млекопитающих отсутствует мозолистое тело, и связь между полушариями осуществляется через альтернативные нервные пути [Heath, Jones, 1971]. Возможно, именно морфологические различия в структурах, обуславливающих половую специфичность латерализованного поведения, приводят к разному влиянию пола особи на направленность предпочтений конечности у плацентарных и сумчатых млекопитающих. Данный вопрос требует дальнейшего исследования.

Влияние возраста на проявление латерализации функций конечностей было исследовано у трёх видов сумчатых, по которым имелась информация о точном возрасте особей. У домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и кенгуру Гудфеллоу не было обнаружено зависимости между возрастом особей и выраженностью предпочтений конечности. У рыже-серых валлаби и серых кенгуру детёныши и взрослые особи использовали одну переднюю конечность в разных типах поведения. Детёныши обоих видов были исследованы на двух стадиях

развития: когда детеныш уже окончательно покинул сумку матери, но продолжает питаться молоком (англ.: «young-at-foot» [Southwell, 1984]) и, когда детеныш еще постоянно находится в материнской сумке (англ.: «pouch-young» [Southwell, 1984]), но уже начинает питаться растительной пищей, высвобождая из сумки голову и передние конечности. В связи с тем, что сразу после рождения детёныш должен самостоятельно проделать путь к материнскому соску, развитие передних конечностей и управляющих ими нервных структур в онтогенезе сумчатых происходит значительно быстрее, чем у большинства плацентарных [Cooper, Steppan, 2010]. Сумчатые, и в особенности кенгуровые (Macropodidae), для которых характерна сложная манипулятивная активность уже на стадии постоянного нахождения детёныша в сумке матери [Dawson, 2012], являются группой млекопитающих, у которых латерализованное использование конечностей возможно исследовать на наиболее ранних стадиях постнатального развития. В настоящей работе были исследованы предпочтения конечностей у детёнышей кенгуровых на стадии постоянного нахождения в сумке матери при манипулировании растительной пищей (Рисунок Б.5Д). Детеныши рыже-серых валлаби и серых кенгуру проявляли как индивидуальную, так и групповую латерализацию в использовании передних конечностей. У обоих видов было обнаружено предпочтение левой конечности при манипулировании пищевыми объектами на групповом уровне. Таким образом, у этих видов предпочтительное использование левой передней конечности при питании характерно как для взрослых особей, так и для детенышей. У взрослых рыже-серых валлаби предпочтение левой конечности наблюдалось при питании из бипедального положения, но отсутствовало при питании из квадропедального положения. Положение тела детёныша, высвободившего из материнской сумки голову и передние конечности, больше соответствует бипедальному положению взрослой особи: конечности свободны (не опираются на землю), тело ориентировано вертикально. Можно заключить, что у рыже-серых валлаби детёныши и взрослые

особи демонстрируют одинаковую направленность латерализации в действиях со сходными характеристиками.

У детёнышей рыже-серых валлаби и серых кенгуру, уже покинувших сумку, асимметричное использование конечностей было исследовано при оттягивании края сумки матери во время питания молоком (Рисунок Б.4Д, Б.5Г). В большинстве случаев после расширения отверстия сумки обеими конечностями в начале питания, детёныши опускали правую переднюю конечность, а левой продолжали оттягивать край сумки. Детёныши рыже-серых валлаби сразу опускали освободившуюся конечность на землю, то есть она выполняла функцию опоры. Такое разделение функций между конечностями у детёнышей согласуется с предпочтениями взрослых особей манипулировать преимущественно левой конечностью, а опираться на правую. Однако у серых кенгуру с более выраженной диспропорцией передних и задних конечностей, чем у валлаби [Hume et al., 1989], передняя конечность, не участвовавшая в оттягивании края материнской сумки, не касалась земли и, соответственно, не выполняла функции опоры. В данном случае только манипулятивная функция конечности, оставшейся в сумке, была латерализована. Возможно, что и у рыже-серых валлаби в данном типе поведения проявляется в первую очередь латерализация манипулятивных функций конечностей, то есть определяющее значение имеет выбор конечности для оттягивания края сумки, а вторая конечность играет лишь комплементарную, вспомогательную роль. По всей видимости, выявленные предпочтения в использовании конечностей у детёнышей и взрослых особей являются проявлениями одного и того же явления, и предпочтение левой конечности при манипулировании проявляется у рыже-серых валлаби и серых кенгуру как на стадии постоянного нахождения в сумке матери, так и на последующих этапах развития.

5.4 Межвидовые различия в проявлении латерализации

Для сравнения латерализации у разных видов млекопитающих принято использовать так называемую «систему латерализации» [McGrew, Marchant, 1996; 1997; Wells, 2003; Lhota et al., 2009; Leca et al., 2010]. Эта пятиуровневая градация проявления моторной латерализации учитывает выраженность индивидуальных и групповых предпочтений, а также их стабильность в разных типах поведения [McGrew, Marchant, 1996]. Первый уровень, согласно данной системе, отражает наиболее слабую выраженность латерализации, а пятый уровень – наиболее высокую (критерии каждого из уровней приведены в разделе 1.2.5). Полученные результаты позволяют определить уровень выраженности латерализации функций конечностей у каждого из исследованных видов сумчатых. Так, у домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и кенгуру Гудфеллоу число особей, проявлявших индивидуальное предпочтение в использовании одной из передних конечностей, значимо не отличалось от числа особей, не имевших предпочтения конечности, во всех исследованных типах поведения. По «системе латерализации» [McGrew, Marchant, 1996; 1997] такому проявлению предпочтений соответствует второй уровень латерализации. У рыже-серого валлаби в большинстве типов поведения число латерализованных особей значимо превосходило число особей, не имевших предпочтения, а число особей предпочитавших одну конечность было больше числа особей предпочитавших противоположную конечность. При этом был ли перевес в пользу левшей или в пользу правшей зависело от типа поведения. Подобное проявление предпочтения конечности отражает четвёртый уровень латерализации. Среди серых, рыжих и гребнехвостых кенгуру латерализованных особей было значительно больше, чем нелатерализованных в большинстве исследованных типов поведения. У всех трёх видов число левшей преобладало над числом правшей во всех типах поведения. Такое стабильное проявление

предпочтений в использовании конечностей соответствует пятому уровню латерализации. Таким образом, по принятой классификации [McGrew, Marchant, 1996; 1997] для исследованных видов сумчатых характерны разные уровни латерализации (Таблица 1).

Таблица 1 – Сводная таблица по латерализации функций передних конечностей у исследованных видов сумчатых.

Вид	Преобладающий тип локомоции	Латерализация на групповом уровне (+/–)*	Уровень по системе латерализации**
Домовый опоссум	квадропедальная	–	уровень 2
Карликовая сумчатая летяга	квадропедальная	–	уровень 2
Кенгуру Гудфеллоу	квадропедальная	–	уровень 2
Рыже-серый валлаби	бипедальная	+	уровень 4
Серый кенгуру	бипедальная	+	уровень 5
Гребнехвостый кенгуру	бипедальная	+	уровень 5
Рыжий кенгуру	бипедальная	+	уровень 5

Примечание – *Латерализация на групповом уровне обнаружена (+) или не обнаружена (–). **Уровень латерализации по пятиуровневой системе классификации латерализации в использовании передних конечностей у млекопитающих [McGrew, Marchant, 1996; 1997].

У плацентарных млекопитающих различия в проявлении латерализации функций конечностей между разными видами не объясняются филогенетическими связями [Scheumann et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012]. К примеру, виды одного

рода могут демонстрировать принципиально разные паттерны моторных предпочтений, а виды из разных семейств – иметь сходную выраженность латерализации [Ströckens et al., 2013]. Результаты по сумчатым подтверждают такое заключение. Представители разных семейств: домовый опоссум (Didelphidae), карликовая сумчатая летяга (Petauridae) и кенгуру Гудфеллоу (Macropodidae) – имеют одинаковый уровень латерализации, а представители одного семейства: кенгуру Гудфеллоу, рыже-серые валлаби, серые и рыжие кенгуру (Macropodidae) – проявляют разные уровни латерализации.

Одним из ключевых факторов, определяющих выраженность латерализации в использовании конечностей у плацентарных, является типичный для вида способ локомоции [Ward, 1995]. Согласно теории бипедализма (англ.: «bipedalism theory») возникновение ярко выраженной рукости у приматов связано с освоением бипедальной локомоции [Ward, 1995; Westergaard et al., 1998; Corbetta, 2003]. Было показано, что чем более для вида характерны бипедальная поза и локомоция, тем сильнее у него выражена латерализация в использовании передних конечностей при питании [Dodson et al. 1992, Ward et al., 1993]. Исследованные виды сумчатых используют разные способы локомоции. Домовые опоссумы и карликовые сумчатые летяги передвигаются только квадропедально [Pridmore, 1992; Shapiro, Young, 2010]. Однако карликовые сумчатые летяги, в отличие от домовых опоссумов, часто принимают бипедальное положение тела (не при передвижении). Кенгуру Гудфеллоу, хоть и способны передвигаться на двух задних конечностях, преимущественно используют квадропедальную локомоцию и утратили многие черты бипедальных кенгуровых в связи с переходом к древесному образу жизни [Flannery et al., 1996; Martin, 2005; Kear et al., 2008]. Все четыре остальных вида используют преимущественно бипедальную локомоцию. Рыже-серые валлаби передвигаются бипедально на высоких и средних скоростях, однако при медленном перемещении и при питании травой квадропедальное положение тела более

характерно [Hume et al., 1989]. Серый, рыжий и гребнехвостый кенгуру – наиболее бипедальные из исследованных видов. Диспропорция костей задних конечностей и другие адаптации к бипедализму у серых и рыжих кенгуру выражены наиболее сильно среди всех современных представителей *Macropodidae* [Kear et al., 2008; Dawson, 2012]. Гребнехвостые кенгуру также являются одним из наиболее бипедальных видов своего семейства и используют квадропедальную локомоцию крайне редко [Webster, Dawson, 2003]. Наблюдения в ходе настоящей работы показали, что эти животные практически никогда не манипулировали объектами (пищей и гнездовым материалом) из квадропедального положения. В целом, уровень латерализации вида соотносится с предпочитаемой локомоцией: самый высокий пятый уровень латерализации характерен для наиболее бипедальных сумчатых, а низкий второй уровень – для квадропедальных видов (Таблица 1). Латерализацию на групповом уровне проявляют только виды, использующие преимущественно бипедальную локомоцию (Рисунок 25). Как и у приматов [Dodson et al. 1992; Ward et al., 1993; Ward, 1995] у исследованных сумчатых латерализация функций конечностей сильнее всего выражена у наиболее бипедальных видов.

Исследованные виды кенгуровых различались по тому, какое влияние на проявление латерализации оказывало у них положение тела при выполнении действия. Если у рыже-серых валлаби при питании из квадропедального положения число левшей не отличалось от числа правшей, и групповая латерализация отсутствовала, то у серых и рыжих кенгуру предпочтение левой конечности большинством особей проявлялось вне зависимости от того, из какого положения животные манипулировали пищей. Видимо, у наиболее бипедальных видов выраженность латерализации не понижается даже при выполнении действия из квадропедального положения.

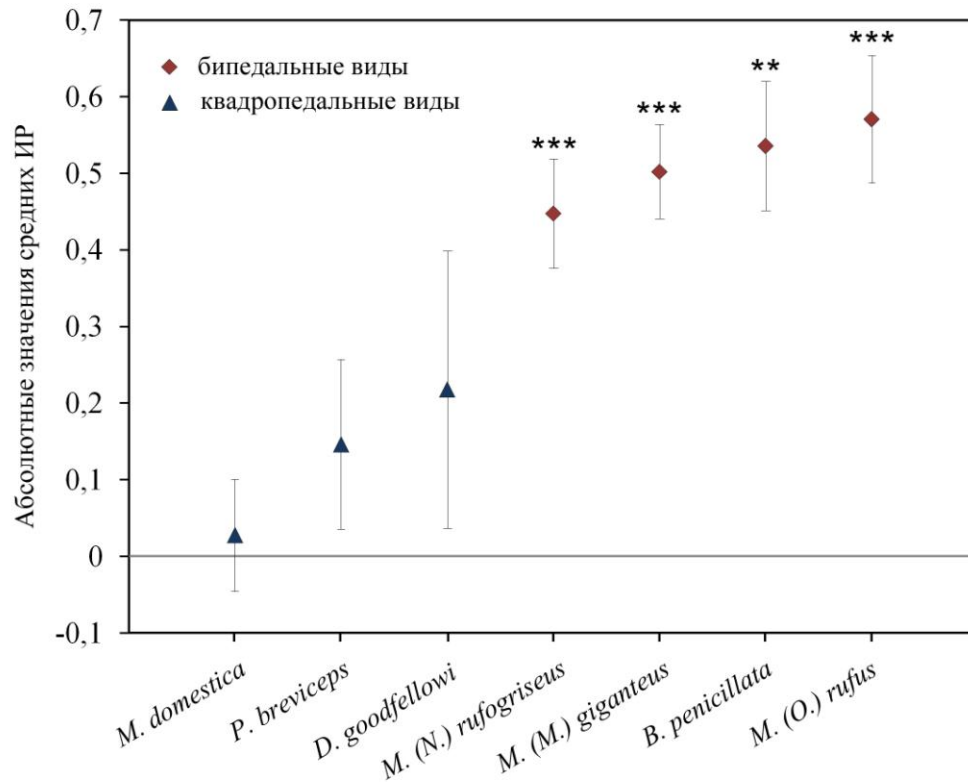


Рисунок 25 – Выраженность групповой латерализации у исследованных видов сумчатых. Абсолютные значения средних индексов рукости (ИР) у бипедальных и квадропедальных видов при питании. Звёздочками отмечены виды, у которых обнаружена латерализация на групповом уровне: ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Сходную тенденцию можно проследить и среди приматов. Влияние положения тела на предпочтение конечности существует у видов, сравнительно редко использующих бипедальную локомоцию [Hopkins, 1993; Ward et al., 1993; Westergaard et al., 1997; Blois-Heulin et al., 2007; Braccini et al., 2010]. Однако у человека, вида для которого характерен сбалансированный облигатный бипедализм [Skoyles, 2006; Niemitz, 2010], ярко выраженное предпочтение правой руки проявляется при манипулировании пищей как из бипедального, так и из квадропедального положения [Westergaard et al., 1998]. В то же время, у квадропедальных видов млекопитающих: кошек [Konerding et al., 2011], серых мышиных лемуру [Scheumann et al., 2011] и малайских тупай [Joly et al., 2012] –

слабая выраженность латерализации наблюдалась как при питании в типичном для них квадропедальном положении, так и при манипулировании пищей после искусственно вызванного перехода в бипедальное положение. Сходным образом, бипедальное положение не вызывало усиления латерализованного использования конечностей у кенгуру Гудфеллоу, использующих преимущественно квадропедальную локомоцию [Martin, 2005; Kear et al., 2008]. Таким образом, у исследованных бипедальных сумчатых ярко выраженная латерализация функций конечностей проявлялась даже в квадропедальном положении, а у квадропедального вида – латерализация проявлялась слабо даже в бипедальном положении тела. Описанные сходства в проявлении латерализации между сумчатыми и плацентарными указывают на универсальность влияния локомоторных характеристик на проявление латерализации у млекопитающих.

5.5 Выводы

1. У семи исследованных видов, принадлежащих к четырём семействам сумчатых млекопитающих, существует латерализация функций передних конечностей. В зависимости от вида латерализация проявляется на групповом уровне или только у отдельных особей. Сходно с плацентарными на проявление латерализации у сумчатых могут оказывать влияние пол животного и характеристики выполняемого действия.

2. У пяти исследованных видов (кенгуру Гудфеллоу, рыже-серого валлаби, серого, рыжего и гребнехвостого кенгуру) пол особи не влияет на проявление латерализации. У домового опоссума и карликовой сумчатой летяги существуют половые различия в проявлении латерализации: самки обоих видов более склонны к использованию левой передней конечности, чем самцы. Такое влияние пола особи на направленность латерализации противоположно таковому у большинства

плацентарных.

3. В отличие от плацентарных, у исследованных сумчатых (домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и гребнехвостого кенгуру) проявление латерализации функций передних конечностей не различается при выполнении действий разного уровня сложности.

4. Для рыже-серых валлаби характерна специализация функций передних конечностей, при которой правая конечность предпочтительно используется для выполнения действий, связанных со статическими силовыми нагрузками (опора, удерживание ветки дерева или кустарника), а левая – для осуществления действий, требующих более тонкой координации (манипулирование пищей).

5. Латерализация манипулятивной активности у представителей семейства Macropodidae (рыже-серых валлаби и серых кенгуру) проявляется уже на стадии постоянного нахождения в сумке матери. Направленность латерализации при манипулировании пищей у взрослых особей и детёнышей совпадает.

6. У представителей семейства Macropodidae (рыже-серых валлаби и серых кенгуру) латерализация функций передних конечностей проявляется как в неволе, так и в природных популяциях. При этом направленность латерализации у особей в неволе и в природе одинакова, тогда как степень латерализации может различаться.

7. Среди исследованных сумчатых только у видов, преимущественно использующих бипедальную локомоцию, выявлена латерализация на групповом уровне. Для таких видов характерен более высокий уровень латерализации, чем для квадропедальных видов.

Выводы диссертации опубликованы в работах автора [Гилёв и др., 2012a; Гилёв, Каренина, 2012; Гилёв, 2014; Giljov et al., 2012a; b; Giljov et al., 2013].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы была исследована латерализация функций передних конечностей у семи видов сумчатых млекопитающих. Полученные результаты были сопоставлены с существующими данными по латерализации функций конечностей у плацентарных. Были выявлены как различия, так и сходства в проявлении латерализации в двух группах млекопитающих. Влияние пола особи на направленность латерализации у исследованных сумчатых отличалось от такового у большинства плацентарных. Причины, обуславливающие половые различия в проявлении латерализации у сумчатых, требуют дальнейшего изучения. Сумчатые демонстрируют ряд сходных с плацентарными тенденций в проявлении латерализованного использования конечностей: разделение функций между конечностями, влияние положения тела на выраженность предпочтений и различия в проявлении латерализации между видами с разными локомоторными характеристиками. Выявленные сходства свидетельствуют о существовании общих факторов, определяющих проявление латерализации на индивидуальном и групповом уровнях у млекопитающих.

Сумчатые млекопитающие могут быть рекомендованы в качестве удобной модельной группы для изучения моторной латерализации. Развитая манипулятивная активность и частое использование одной конечности в разнообразных типах поведения позволяют разносторонне исследовать функциональную асимметрию двигательного поведения. Способность некоторых видов сумчатых и к бипедальной, и к квадропедальной локомоции позволяет эффективно исследовать влияние позных и локомоторных характеристик на проявление латерализации. В ходе работы было успешно проведено изучение латерализованного использования конечностей у детёнышей сумчатых во время нахождения в сумке матери. Это подтверждает, что исследование сумчатых даёт уникальную возможность проследить ранние

проявлениями латерализованного поведения. Дальнейшая разработка темы может включать в себя более детальное изучение латерализации функций конечностей у сумчатых с целью проверки гипотез, выдвинутых в настоящей работе. Значение для понимания эволюции латерализованного поведения может иметь изучение моторных предпочтений у трёхпалого крысиного потору, *Potorous tridactylus* – вида из семейства Potoroidae, использующего преимущественно квадропедальную локомоцию [Windsor, Dagg, 1971]. Сравнение с исследованным в настоящей работе бипедальным представителем того же семейства – гребнехвостым кенгуру, позволит протестировать гипотезу о взаимосвязи между бипедальной локомоцией и сильным проявлением латерализации функций передних конечностей. На примере представителей семейства Phalangeridae, обладающих наиболее развитыми манипулятивными способностями среди сумчатых [Iwaniuk et al., 2000], возможно исследование сложной бимануальной активности с применением экспериментальных методик, используемых в работах на приматах [Hopkins, 1995; Meguerditchian et al., 2013]. Это позволит напрямую сопоставить выраженность латерализации функций конечностей у сумчатых и плацентарных в одних и тех же типах действий. Кроме того, перспективным представляется изучение других групп млекопитающих, использующих бипедальную локомоцию, что позволит глубже изучить взаимосвязь между способом локомоции и латерализацией функций конечностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю к.б.н., доценту Егору Борисовичу Малашичеву (СПбГУ) за руководство и всестороннюю поддержку на протяжении всего исследования, а также за помощь в организации сотрудничества с российскими и зарубежными организациями, благодаря которому был собран материал для диссертации. Особая благодарность выражается сотрудникам зоопарков, в которых проводились исследования, в особенности О. Г. Ильченко, Л. В. Кондратьевой, Г. В. Вахрушевой (Московский зоопарк) и К. Керну (Берлинский зоопарк). Неоценимую помощь в планировании, организации и проведении исследования оказали: Г. О. Черепанов, А. В. Сморкачёва и К. А. Каренина (СПбГУ), С. Николь и Дж. Инграм (университет Тасмании), К. Леггет (университет Нового Южного Уэльса). Автор благодарит всех сотрудников кафедры зоологии позвоночных за научное образование, ценные дискуссии и рекомендации по теме работы, оказавшие большое влияние на выполнение исследования. Работа осуществлялась при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России», гос. контракта № П2379 по теме «Асимметрия мозга: генетические основы, развитие и эволюция», гранта №9261-13 Комитета по научным исследованиям Национального географического общества (CRE, National Geographic Society; США) по теме «Handedness in wild bipedal marsupials of Australia» (руководитель – Е. Б. Малашичев), гранта фонда кругосветных экспедиций (Transglobe Expedition Trust; Великобритания) по теме «Investigation of manual laterality in wild kangaroos and wallabies» (руководитель – А. Н. Гилёв). Анализ и обобщение результатов экспедиций осуществлялся 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).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

Абс-ИР	Абсолютное значение индекса руконости
ИР	Индекс руконости
Л	Число актов использования левой конечности
П	Число актов использования правой конечности
А	Без предпочтения
L	Предпочтение левой конечности
<i>n</i>	Число исследованных особей
R	Предпочтение правой конечности
♀	Самка
♂	Самец

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

В настоящей диссертации 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 рукости [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 рукости [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 рукости [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].

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Агулова, Л. П. Динамика профилей моторной асимметрии в популяциях полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) / Л. П. Агулова, А. В. Андреевских, Н. П. Большакова, Л. Б. Кравченко, Н. Г. Сучкова, Н. С. Москвитина // Экология. – 2010. – Т.41, №6. – С. 444–451.

Батуев, А. С. Высшая нервная деятельность / А. С. Батуев. – 2-е изд., испр. и доп. – СПб.: Лань, 2002. – 416 с.

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

Бианки, В. Л. Асимметрия мозга и пол / В. Л. Бианки, Е. Б. Филиппова. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета, 1997. – 328 с.

Бианки, В. Л. Механизмы парного мозга / В. Л. Бианки. – Л.: Наука, 1989. – 264 с.

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

Браун, Ш. Рукость (handedness) / Ш. Браун // Психологическая энциклопедия. 2-е изд.; под ред. Р. Корсини, А. Ауэрбах [пер. с англ.]; науч. ред. англ. пер. Л. А. Алексеев. – СПб.: Питер, 2006. – С.190.

Геодакян, В. А. Асинхронная асимметрия / В. А. Геодакян // Журнал ВНД им. И.П. Павлова. – 1993. – Т.43, №3. – С.543–561.

Гилёв, А. Н. Асимметричное использование передних конечностей у домового опоссума, *Monodelphis domestica* / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина, Е. Б. Малашичев // Научные исследования в зоологических парках, вып. 28; под ред. С.В. Попова. – М.: Московский зоопарк; Тверь: Триада, 2012а. – С.63–76.

Гилёв, А. Н. В стране диких кенгуру / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина // Наука из Первых Рук. – 2012. – Т.5, №47. – С.82–95.

Гилёв, А. Н. История изучения моторных асимметрий у птиц / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина, Е. Б. Малашичев // Русский Орнитологический Журнал. – 2011. – Т.20, №664. – С.1151–1165.

Гилёв, А. Н. Латерализация моторных функций конечностей у сумчатых (Marsupialia): магистерская диссертация / Гилёв Андрей Николаевич. – СПб, 2010. – 103 с.

Гилёв, А. Н. Моторная асимметрия у сумчатых млекопитающих семейства Macropodidae / А. Н. Гилёв // Асимметрия. – 2014. – Т.8, №1. – С.22–33.

Гилёв, А. Н. Разделение функций между передними конечностями при питании у древесного кенгуру Гудфеллоу (*Dendrolagus goodfellowi*) / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина, Е. Б. Малашичев // Материалы международной научно-практической конференции «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, Россия, 13-16 ноября 2012). – Рязань: НП «Голос губернии», 2012б. – С.222–223.

Глумов, Г. М. Асимметрия двигательной функции передних конечностей у кошек / Г. М. Глумов // Физиологический Журнал им. И. М. Сеченова. – 1984. – Т.70, №9. – С.1332–1337.

Гутник, Б. И. Асимметрия рук: центральное или периферическое происхождение? / Б. И. Гутник, В. И. Кобрин, Р. Дегабриль // Руководство по функциональной межполушарной асимметрии; под ред. В. Ф. Фокин, И. Н. Боголепова, Б. Гутник, В. И. Кобрин, В. В. Шульговский. – М.: Научный мир, 2009. – С.351–385.

Костылев, М.А. Корреляция асимметрии плечевого пояса у *Xenopus laevis* с асимметрией скелета конечностей / М. А. Костылев, Е. Б. Малашичев // Доклады РАН. – 2007. – Т.416, №5. – С.709–712.

Крылов, В. В. Асимметрия реакции избегания у плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes): корреляция с морфологической асимметрией / В. В. Крылов, В. А. Непомнящих, Е. И. Извеков, Ю. Г. Изюмов, Ю. В. Чеботарева //

Зоологический журнал. – 2008. – Т.87, №5. – С.573–577.

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

Лунева, Е. Н. Некоторые аспекты билатерального регулирования в онтогенезе / Е. Н. Лунева // Проблемы общей и инженерной психологии. вып.7: Экспериментальная и прикладная психология. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1976. – С.98–102.

Михеев, В. В. Межполушарная асимметрия индивидуального поведения мышей / В. В. Михеев, П. Д. Шабанов // Асимметрия. – 2009. – Т.3, №2. – С.32–40.

Моренков, Э. Д. Половой диморфизм функциональной асимметрии мозга грызунов / Э. Д. Моренков // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия; под ред. Н. Н. Боголепова, В.Ф. Фокина. – М.: Научный мир, 2004. – С.369–385.

Сташкевич, И. С. Предпочтение конечности и асимметрия выполнения пищедобывательного двигательного навыка у крыс / И. С. Сташкевич // Асимметрия. – 2013. – Т.7, №1. – С.4–14.

Сташкевич, И. С. Формирование и организация моторного предпочтения у крыс / И. С. Сташкевич // Руководство по функциональной межполушарной асимметрии; под ред. В. Ф. Фокин, И. Н. Боголепова, Б. Гутник, В. И. Кобрин, В. В. Шульговский. – М.: Научный мир, 2009. – С.124–141.

Терещенко, Л. В. Функциональная асимметрия движений рук у обезьян (*Macaca mulatta*) / Л. В. Терещенко, С. А. Молчанов, О. В. Колесникова, А. В. Латанов // Журнал ВНД им. И.П. Павлова. – 2012. – Т.62, №4. – С.431–439.

Фокин, В. Ф. Динамическая функциональная асимметрия как отражение функциональных состояний / В. Ф. Фокин // Асимметрия. – 2007. – Т.1, №1. – С.4–9.

Фокин, В. Ф. Динамические характеристики функциональной межполушарной асимметрии / В. Ф. Фокин, Н. В. Пономарева // Функциональная межполушарная

асимметрия. Хрестоматия; под ред. Н. Н. Боголепова, В.Ф. Фокина. – М.: Научный мир, 2004. – С.349–368.

Червяков, А. В. Динамика функциональной межполушарной асимметрии под влиянием запаха лаванды / А. В. Червяков, В. Ф. Фокин // Асимметрия. – 2008. – Т.2, №2. – С.32–40.

Чернышёва, М. П. Межполушарная асимметрия головного мозга и энтропия / М. П. Чернышёва // Функциональная межполушарная асимметрия головного мозга; под ред. В. Ф. Фокина. – М.: ИМ РАН, 2003. – С.156–164.

Чуян, Е. Н. Поведенческие реакции животных с разным профилем моторной асимметрии в условиях хронического и острого стресса (часть I) / Е. Н. Чуян, О. И. Горная // Ученые записки Таврического национального университета им В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2010. – Т.23, №62. – С.194–204.

Anderson, M. J. Preliminary evidence of behavioral lateralization in the Northern Bald Ibis *Geronticus eremita* / M. J. Anderson, P. A. Robinson // Avian Ecol. Behav. – 2012. – V.21. – P.3–12.

Andrew, R. J. The nature of lateralization in Tetrapods / R. J. Andrew, L. J. Rogers // Comparative vertebrate lateralization; ed. by L. J. Rogers, R. J. Andrew. – Cambridge: Cambridge University Press, 2002. – P.94–125.

Annett, M. Handedness and brain asymmetry: the right shift theory / M. Annett. – Hove, UK: Psychology Press, 2002. – 396 p.

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

Baciadonna, L. Posture in ovo as a precursor of footedness in ostriches (*Struthio camelus*) / L. Baciadonna, P. Zucca, L. Tommasi // Behav. Proc. – 2010. – Vol.83, No.1. – P.130–133.

Bennett, A. J. Effects of early adverse experiences on behavioural lateralisation in

rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) / A. J. Bennett, S. J. Suomi, W. D. Hopkins // *Laterality*. – 2008. – Vol.13. – P.282–292.

Bisazza, A. Lateralization of ventral fins use during object exploration in the blue gourami (*Trichogaster trichopterus*) / A. Bisazza, G. Lippolis, G. Vallortigara // *Physiol. Behav.* – 2001. – Vol.72. – P.575–578.

Bisazza, A. Pawedness and motor asymmetries in toads / A. Bisazza, C. Cantalupo, A. Robins, L. J. Rogers, G. Vallortigara // *Laterality*. – 1997. – Vol.2. – P.49–64.

Bisazza, A. Right-pawedness in toads / A. Bisazza, C. Cantalupo, A. Robins, L. J. Rogers, G. Vallortigara // *Nature*. – 1996. – Vol.379. – P.408.

Bisazza, A. The origins of cerebral asymmetry: a review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians / A. Bisazza, L.J. Rogers, G. Vallortigara // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 1998. – Vol.22, No.3. – P.411–426.

Blois-Heulin, C. Postural effect on manual laterality in different tasks in captive grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*) / Blois-Heulin C., Bernard V., Bec P. // *J. Comp. Psychol.* – 2007. – Vol.121. – P.205–213.

Blumstein, D. T. Foraging behavior of three Tasmanian macropodid marsupials in response to present and historical predation threat / D. T. Blumstein, J. C. Daniel // *Ecography*. – 2003. – Vol.26, No.5. – P.585–594.

Boesch, C. Handedness in wild chimpanzees / C. Boesch // *Int. J. Primatol.* – 1991. – Vol.6. – P.541–558.

Braccini, S. Bipedal tool use strengthens chimpanzee hand preferences / S. Braccini, S. Lambeth, S. Schapiro, W. T. Fitch // *J Hum Evol.* – 2010. – Vol.58, No3. – P.234–241.

Brancucci, A. Asymmetries of the human social brain in the visual, auditory and chemical modalities / A. Brancucci, G. Lucci, A. Mazzatenta, L. Tommasi // *Phil. Trans. R. Soc. B.* – 2009. – Vol.364, No.1519. – P.895–914.

Brown, C. Cerebral lateralisation determines hand preferences in Australian parrots / C. Brown, M. Magat // *Biol. Lett.* – 2011b. – Vol.7. – P.496–498.

Brown, C. The evolution of lateralised foot use in parrots: a phylogenetic approach / C. Brown, M. Magat // Behav. Ecol. – 2011a. – Vol.22. – P.1201–1208.

Burk, A. The phylogenetic position of the musky rat-kangaroo and the evolution of bipedal hopping in kangaroos (Macropodidae: Diprotodontia) / A. Burk, M. Westerman, M. Springer // Syst. Biol. – 1998. – Vol.47, No.3. – P.457–474.

Canteloup, C. Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) / C. Canteloup, J. Vauclair, H. Meunier // Am. J. Phys. Anthropol. – 2013. – Vol.152, No.3. – P.315–321.

Carey, D. P. The bi-pedal ape: plasticity and asymmetry in footedness / D. P. Carey, D. T. Smith, D. Martin, G. Smith, J. Skriver, A. Rutland, J. W. Shepherd // Cortex. – 2009. – Vol.45. – P.650–661.

Caruso, J. C. Empirical size, coverage, and power of confidence intervals for Spearman's Rho / J. C. Caruso, N. Cliff // Ed. Psy. Meas. – 1997. – Vol.57. – P.637–654.

Casey, M. B. Asymmetrical hatching behaviors influence the development of postnatal laterality in domestic chicks (*Gallus gallus*) / M. B. Casey, C. M. Martino // Dev. Psychobiol. – 2000. – Vol.37. – P.13–24.

Casey, M. B. Asymmetrical hatching behaviors: the development of postnatal motor laterality in three precocial bird species / M. B. Casey // Dev. Psychobiol. – 2005. – Vol.47. – P.123–135.

Cashmore, L. The evolution of handedness in humans and great apes: a review and current issues / L. Cashmore, N. Uomini, A. Chapelain // J. Anthropol. Sci. – 2008. – Vol.86. – P.7–35.

Chernisheva, M. P. Asymmetry functions and brain energy homeostasis / M. P. Chernisheva // Behavioural and morphological asymmetries in vertebrates; ed. by Y. B. Malashichev, W. Deckel. – Georgetown, TX: Landes Bioscience, 2006. – P.179–189.

Clapham, P. J. Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? / P. J. Clapham, E. Leimkuhler, B. K. Gray // Anim. Behav. – 1995. – Vol.50. – P.73–82.

Claridge, A. W. Bettongs, potoroos and the musky rat-kangaroo / A. W. Claridge, J. H. Seebeck, R. Rose. – Collingwood: CSIRO Publishing, 2007. – 182 p.

Clark, M. M. Intrauterine position effects on sexually dimorphic asymmetries of mongolian gerbils: testosterone, eye opening, and paw preference / M. M. Clark, R. K. Robertson, B. G. Galef // Dev. Psychobiol. – 1993. – Vol.26. – P.185–194.

Collins, R. L. On the inheritance of handedness: I. Laterality in inbred mice / R. L. Collins // J. Hered. – 1968. – Vol.59. – P.9–12.

Cooper, R.G. Handling, incubation, and hatchability of ostrich (*Struthio camelus* var. *domesticus*) eggs: a review / R.G. Cooper // J. Appl. Poult. Res. – 2001. – Vol.10. – P.262–273.

Cooper, W. J. Developmental constraint on the evolution of marsupial forelimb morphology / W. J. Cooper, S. J. Stepan // Aust. J. Zool. – 2010. – Vol.58. – P.1–15

Corbetta, D. Right-handedness may have come first: evidence from studies in human infants and nonhuman primates / D. Corbetta // Behav. Brain Sci. – 2003. – Vol.26. – P.217–218.

Corbetta, D. The developmental origins of bimanual coordination: a dynamic perspective / D. Corbetta, E. Thelen // J. Exp. Psychol. – 1996. – Vol.22. – P.502–522.

Coren, S. Fifty centuries of right-handedness: the historical record / S. Coren, C. Porac // Science. – 1977. – Vol.198. – P.631–632.

Cormier, J. M. Asymmetry in corticomotor facilitation revealed in right-handers in the context of haptic discrimination / J. M. Cormier, F. Tremblay // Laterality. – 2013. – Vol.18, No.3. – P.365–383.

Corp, N. Sex difference in chimpanzee handedness / Corp N., Byrne R. W. Am. // J. Phys. Anthropol. – 2004. – Vol.123. – P.62–68.

Crow, T. Directional asymmetry is the key to the origin of modern *Homo sapiens* (the Broca-Annett axiom): a reply to Rogers' review of the speciation of modern *Homo sapiens* / T. Crow // Laterality. – 2004. – V.9, No.2. – P.233–242.

Csermely, D. Lateralisation in birds of prey: adaptive and phylogenetic considerations / D. Csermely // Behav. Proc. – 2004. – Vol.67. – P.511–520.

Cubelli, R. A reappraisal of the controversy of Dax and Broca / R. Cubelli, C.G. Montagna // J. Hist. Neurosci. – 1994. – Vol.3. – P.215–226.

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

Dadda, M. Further evidence of an association between handedness and neuroanatomical asymmetries in the primary motor cortex of chimpanzees (*Pan troglodytes*) / M. Dadda, C. Cantalupo, W. D. Hopkins // Neuropsychologia. – 2006. – Vol.44, No.12. – P.2582–2586.

Dawson, T. J. Kangaroos: the biology of the largest marsupial / T. J. Dawson. – Sydney, Australia: University of NSW Press, 1995. – 162 p.

Dawson, T. Kangaroos / T. Dawson. – 2nd ed. – Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 2012. – 216p.

De Lacoste, M. C. The corpus calosum in nonhuman primates: determinants of size / M. C. de Lacoste, D. J. Woodward // Brain Behav. Evol. – 1988. – Vol.31. – P.318–323.

De Sousa, M.B.C. Hand preference study in marmosets (*Callithrix jacchus*) using food reaching tests / M. B. C. de Sousa, N. S. Xavier, H. P. A. da Silva., M. S. de Oliveira, M. E. Yamamoto // Primates. – 2001. – Vol.42. – P.57–66.

De Vries, J. I. P. Fetal handedness and head position preference: a developmental study / J. I. P. de Vries, R. H. Wimmers, I. A. P. Ververs, B. Hopkins, G. J. P. Savelsbergh, H. P. Van Geijn // Dev. Psychobiol. – 2001. – Vol.39. – P.171–178.

Denenberg, V. H. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience / V. H. Denenberg // Behav. Brain Sci. – 1981. – Vol.4. – P.1–49.

Descovich, K. A. Auditory laterality in a nocturnal, fossorial marsupial (*Lasiiorhinus latifrons*) in response to bilateral stimuli / K. A. Descovich, T. E. Reints Bok, A. T. Lisle, C. J. C. Phillips // Laterality. – 2013. – Vol.18. – P.32–43.

Dodson, D. L. Laterality in quadrupedal and bipedal prosimians: reach and whole-body turn in the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the galago (*Galago moholi*) / D. L. Dodson, D. Stafford, C. Forsythe, C. P. Seltzer, J. P. Ward // Am. J. Primatol. – 1992. – Vol.26, No.3. – P.191–202.

Domenici, P. Elevated carbon dioxide affects behavioural lateralization in a coral reef fish / P. Domenici, B. Allan, M. I. McCormick, P. L. Munday // Biology Letters. – 2012. – Vol.8, No.1. – P.78–81.

Downes, J. C. Handedness of a motor program in *C. elegans* is independent of left-right body asymmetry / J. C. Downes, B. Birsoy, K.C. Chipman, J. H. Rothman // PLoS ONE. – 2012. – Vol.7, No.12. – P.e52138.

Dunn, O. J. Multiple comparisons among means / O. J. Dunn // J. Am. Stat. Assoc. – 1961. – Vol.56. – P.52–64.

Eisenberg, J., Redford K. Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics, vol.3. – Chicago, IL: The University of Chicago Press, 1999. – 624 p.

Espmark, Y. Behavioural lateralisation in reindeer / Y. Espmark, K. Kinderas // Rangifer. – 2002. – Vol.22. – P.51–59.

Fabre-Thorpe, M. Laterality in cats: paw preference and performance in a visuomotor activity / M. Fabre-Thorpe, J. Fagot, E. Lorincz, F. Levesque, J. Vauclair // Cortex. – 1993. – Vol.29. – P.15–24.

Fadem, B. Sex differences and the development of social behavior in a marsupial, the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) / B. Fadem, A. Corbett // Physiol. Behav. – 1997. – Vol.61, No.6. – P.857–861.

Fagot, J. Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between handedness and manual specialization / J. Fagot, J. Vauclair // Psychol. Bull. – 1991. – Vol.109. – P.76–89.

Faurie, C. Variation in the frequency of left-handedness in traditional societies / C. Faurie, W. Schiefenhövel, S. Le Bomin, S. Billiard, M. Raymond // Curr. Anthropol. –

2005. – Vol.46. – P.142–147.

Fine, M. L. Lateralization of pectoral stridulation sound production in the channel catfish / M.L. Fine, D. McElroy, Rafi J., King, C. B. Loesser, K. E. Newton // *Physiol. Behav.* – 1996. – Vol.60. – P.753–757.

Flannery, T. Tree kangaroos: a curious natural history / T. Flannery, R.W. Martin, A. Szalay. – Melbourne, Australia: Reed Books Australia, 1996. – 202 p.

Fleiss, J. L. Statistical methods for rates and proportions / J. L. Fleiss. – New York, USA: Wiley, 1981. – 321 p.

Flindall, J.W. On the Evolution of Handedness: Evidence for Feeding Biases / J.W. Flindall, C.L. Gonzalez // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol.8, No. 11. – P. e78967.

Frasnelli, E. Left–right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates / E. Frasnelli, G. Vallortigara, L. J. Rogers // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2012. – Vol.36, No.4. – P.1273–1291.

Frasnelli, E. The bee as a model to investigate brain and behavioural asymmetries / E. Frasnelli, A. Haase, E. Rigosi, G. Anfora, L. J. Rogers, G. Vallortigara // *Insects*. – 2014. – Vol.5. – P.120–138.

Frith, H. J. Kangaroos / H. J. Frith, J. H. Calaby. – Melbourne: F.W. Cheshire. – 1969. – 209 p.

Gagliardo, A. Hippocampus and homing in pigeons: left and right hemispheric differences in navigational map learning / A. Gagliardo, P. Ioalè, F. Odetti, V. P. Bingman, J. J. Siegel, G. Vallortigara // *Eur. J. Neurosci.* – 2001. – Vol.13, No.8. – P.1617–1624.

Garland, T. Comparative locomotor performance of marsupial and placental mammals / T. Garland, F. Geiser, R. V. Baudinette // *J. Zool.* – 1988. – Vol.215. – P.505–522.

Geschwind, N. Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations, and pathology / N. Geschwind, A. M. Galaburda. – Cambridge, MA: MIT Press, 1987. – 296 p.

Giljov, A. Does bipedality predict the group-level manual laterality in mammals? /

A. Giljov, K. Karenina, Y. Malashichev // PLoS ONE. – 2012a. – Vol.7, No.12. – P.e51583.

Giljov, A. Forelimb preferences in quadrupedal marsupials and their implications for laterality evolution in mammals / A. Giljov, K. Karenina, Y. Malashichev // BMC Evolutionary Biology. – 2013. – Vol.13. – P.61.

Giljov, A. Limb preferences in a marsupial, *Macropus rufogriseus*: evidence for postural effect / A. Giljov, K. Karenina, Y. Malashichev // Animal Behaviour. – 2012b. – Vol.83, No.2. – P.525–534.

Goree, B. Are archeobatrachian anurans ambidextrous? Assessing handedness in *Bombina orientalis* / B. Goree, R. J. Wassersug // J. Herpetol. – 2001. – Vol.35. – P.538–541.

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

Guiard, Y. Left-hand advantage in right handers for spatial constant error: preliminary evidence in a unimanual ballistic aimed movement / Y. Guiard, G. Diaz, D. Beaubaton // Neuropsychologia. – 1983. – Vol.21. – P.111–115.

Güven, M. Population-level right-paw preference in rats assessed by a new computerized food-reaching test / M. Güven, D. D. Elalmis, S. Binokay, Ü. Tan // Int. J. Neurosci. – 2003. – Vol.113. – P.1675–1689.

Halpern, M. E. Lateralization of the vertebrate brain: taking the side of model systems / M.E. Halpern, O. Güntürkün, W.D. Hopkins, L.J. Rogers // J. Neurosci. – 2005. – Vol.25. – P.10351–10357.

Harris, L. J. Footedness in parrots: three centuries of research, theory, and mere surmise / L.J. Harris // Can. J. Psychol. – 1989. – Vol.43. – P.369–396.

Harris, L. J. Handedness in apes and monkeys: some views from the past / L. J. Harris // Primate laterality: current behavioral evidence of primate asymmetries; ed. by J. P. Ward, W. D. Hopkins. – New York: Springer-Verlag, 1993. – P.1–41.

Harris, L. J. Left-handedness: early theories, facts, and fancies / L. J. Harris // *Neuropsychology of left-handedness*; ed. by J. Herron. – San Diego, USA: Academic Press, 1980. – P.3–78.

Heath, C. J. Interhemispheric pathways in the absence of a corpus callosum: an experimental study of commissural connexions in the marsupial phalanger / C. J. Heath, E. G. Jones // *J. Anat.* – 1971. – Vol.109. – P.253–270.

Hook, M. A. The evolution of lateralized motor functions / M. A. Hook // *Comparative vertebrate cognition: are primates superior to non-primates?* ; ed. by L. J. Rogers, G. Kaplan. – New York, USA: Kluwer, 2004. – P.325–370.

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

Hopkins, W. D. Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees: cross-sectional analysis / W. D. Hopkins // *J. Comp. Psychol.* – 1995. – Vol.109. – P.291–297.

Hopkins, W. D. Hand preferences for bimanual feeding in 140 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): rearing and ontogenetic determinants / W. D. Hopkins // *Dev. Psychobiol.* – 1994. – Vol.27, No.6. – P.395–407.

Hopkins, W. D. Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: Implications for the evolution of handedness in hominins / W. D. Hopkins, K. A. Phillips, A. Bania, S. E. Calcutt, M. Gardner, J. Russell, J. Schaeffer, E. V. Lonsdorf, S. R. Ross, S. J. Schapiro // *J. Hum. Evol.* – 2011. – Vol.60. – P.605–611.

Hopkins, W. D. Handedness and grooming in *Pan troglodytes*: comparative analysis between findings in captive and wild individual / W. D. Hopkins, J. L. Russell, M. Remkus, H. Freeman, S. J. Schapiro // *Int. J. Primatol.* – 2007. – Vol.28. – P.1315–1326.

Hopkins, W. D. Handedness for manual gestures in great apes: a meta-analysis / W. D. Hopkins, S. Pika, K. Liebal, A. Bania, A. Meguerditchian, M. Gardner, S. J. Schapiro // *Current developments in non-human primate gesture research*; ed. by S. Pika, K. Liebal. –

Amsterdam, The Netherlands: John Benjamins Publishing, 2012. – P.93–110.

Hopkins, W. D. Handedness is associated with asymmetries in gyrification of the cerebral cortex of chimpanzees / W. D. Hopkins, C. Cantalupo, J. Taglialatela // *Cereb. Cortex*. – 2007. – Vol.17, No.8. – P.1750–1756.

Hopkins, W. D. Locomotor limb preferences in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): implications for morphological asymmetries in limb bones / W. D. Hopkins // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2008. – V.137, №1. – P.113–118.

Hopkins, W. D. Neuroanatomical localization of the motor hand area with magnetic resonance imaging: the left hemisphere is larger in great apes / W. D. Hopkins, D. L. Pilcher // *Behav. Neurosci.* – 2001. – Vol.115, No.5. – P.1159–1164.

Hopkins, W. D. Planum temporale surface area and grey matter asymmetries in chimpanzees (*Pan troglodytes*): the effect of handedness and comparison with findings in humans / W.D. Hopkins, T.M. Nir // *Behav. Brain Res.* – 2010. – Vol.208. – P.436–443.

Hopkins, W. D. Population-level right handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees: replication and extension in a second colony of apes / W. D. Hopkins, M. Hook, S. Braccini, S. J. Schapiro // *Int. J. Primatol.* – 2003. – Vol.24, No.3. – P.677–689.

Hopkins, W. D. Posture and reaching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*) / W. D. Hopkins // *J. Compar. Psychol.* – 1993. – Vol.17. – P.162–168.

Hopkins, W. D. The effect of situational factors on hand preferences for feeding in 177 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) / W. D. Hopkins, S. Fernández-Carriba // *Neuropsychologia*. – 2000. – Vol.38, No.4. – P.403–409.

Hume, I. D. Macropodidae / I. D. Hume, P. J. Jarman, M. B. Renfree, P. D. Temple-Smith // *Fauna of Australia: Mammalia*; ed. by D. W. Walton, B. J. Richardson. – Canberra: Australian Government Publishing Service, 1989. – P.679–715.

Ingram, J. Macropod management on Maria Island National Park: report and recommendations/ J. Ingram // *Annual report for Department of Primary Industries, Parks,*

Water and Environment. – Hobart, Australia: Tasmanian Parks and Wildlife Service, 2013. – 43 p.

Iwaniuk, A. N. Reaching, grasping and manipulation of food objects by two tree kangaroo species, *Dendrolagus lumholtzi* and *Dendrolagus matschiei* / A. N. Iwaniuk, J. E. Nelson, T. L. Ivanco, S. M. Pellis, I. Q. Whishaw // Aust. J. Zool. – 1998. – Vol.46, No.3. – P.235–248.

Iwaniuk, A. N. The relationships between brain regions and forelimb dexterity in marsupials (Marsupialia): a comparative test of the principle of proper mass / A. N. Iwaniuk, J. E. Nelson, I. Q. Whishaw // Aust. J. Zool. – 2000. – Vol.48, No.1. – P.99–110.

Izawa, E. Foot-use laterality in the Japanese jungle crow (*Corvus macrorhynchos*) / E. Izawa, T. Kusayama, S. Watanabe // Behav. Proc. – 2005. – Vol.69. – P.357–362.

Johnson, C. N. Relationships between mother and infant red-necked wallabies (*Macropus rufogriseus banksianus*) / C. N. Johnson // Ethology. – 1987. – Vol.74. – P.1–20.

Joly, M. Posture does not matter! Paw usage and grasping paw preference in a small-bodied rooting quadrupedal mammal / M. Joly, M. Scheumann, E. Zimmermann // PLoS ONE. – 2012. – Vol.7, No.5. – P.e38228.

Kalisch, T. Age-related attenuation of dominant hand superiority / T. Kalisch, C. Wilimzig, N. Kleibel, M. Tegenthoff, H. R. Dinse // PLoS ONE. – 2006. – Vol.1, No.1. – P.e90.

Karlen, S. J. The functional and anatomical organization of marsupial neocortex: evidence for parallel evolution across mammals / S. J. Karlen, L. A. Krubitzer // Prog. Neurobiol. – 2007. – Vol.82. – P.122–141.

Kear, B. P. Evolution of hind limb proportions in kangaroos (Marsupialia: Macropodoidea) / B. P. Kear, M. S. Y. Lee, W. R. Gerdtz, T. F. Flannery // Mammalian evolutionary morphology: a tribute to Frederick S. Szalay; ed. by E. Sargis, M. Dagosto. – Dordrecht, The Netherlands: Springer Press, 2008. – P.25–35.

King, J. E. Manual preference in varieties of reaching in squirrel monkeys / J. E. King, V. I. Landau // Primate laterality: current behavioral evidence of primate asymmetries. – New York, USA: Springer-Verlag, 1993. – P.107–124.

Konerding, W. S. Paw preference is not affected by postural demand in a nonprimate mammal (*Felis silvestris catus*) / W. S. Konerding, H. J. Hedrich, E. Bleich, E. J. Zimmermann // J. Comp. Psychol. – 2011. – Vol.126, No.1. – P.15–22.

Kubota, K. Preferred hand use in the Japanese macaque troop, Arashiyama-R, during visually guided reaching for food pellets / K. Kubota // Primates. – 1990. – Vol.31. – P.393–406.

Ladich, F. Localization of swimbladder and pectoral motoneurons involved in sound production in pimelodid catfish / F. Ladich, M. L. Fine // Brain Behav. Evol. – 1994. – Vol.44. – P.86–100.

Laska, M. A study of correlates of hand preferences in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) / M. Laska // Primates. – 1996 – V.37. – P.457–465.

Leca, J.-B. Principles and levels of laterality in unimanual and bimanual stone handling patterns by Japanese macaques / J.-B. Leca, N. Gunst, M. A. Huffman // J. Hum. Evol. – 2010. – Vol.58. – P.155–165.

Leliveld, L. M. C. Manual lateralization in early primates: a comparison of two mouse lemur species / L.M.C. Leliveld, M. Scheumann, E. Zimmermann // Am. J. Phys. Anthropol. – 2008. – Vol.137, No.2. – P.156–163.

Levermann, N. Feeding behaviour of free-ranging walruses with notes on apparent dextrality of flipper use / N. Levermann, A. Galatius, G. Ehlme, S. Rysgaard, E. W. Born // BMC Ecol. – 2003. – Vol.3. – P.9.

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

Lhota, S. Patterns and laterality of hand use in free-ranging aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*) and a comparison with captive studies / S. Lhota, T. Jůnek, L. Bartoš //

J. Ethol. – 2009. – Vol.27, No.3. – P.419–428.

Lilak, A. L. Consistency of hand preference across low-level and high-level tasks in Capuchin monkeys (*Cebus apella*) / A. L. Lilak, K. A. Phillips // Am. J. Primatol. – 2008. – Vol.70, No.3. – P.254–260.

Lippolis, G. Lateralisation of escape responses in the stripe-faced dunnart *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae: Marsupialia) / G. Lippolis, W. Westman, B. M. McAllan, L.J. Rogers // Laterality. – 2005. – Vol.10. – P.457–70.

Lippolis, G. Lateralization of predator avoidance responses in three species of toads / G. Lippolis, A. Bisazza, L.J. Rogers, G. Vallortigara // Laterality. – 2002. – Vol.7, No.2. – P.163–183.

Llaurens, V. Why are some people left-handed? An evolutionary perspective / V. Llaurens, M. Raymond, C. Faurie / Phil. Trans. R. Soc. B. – 2009. – Vol.364, No.1519. – P.881–894.

Llorente, M. Population-level right-handedness for a coordinated bimanual task in naturalistic housed chimpanzees: replication and extension in 114 animals from Zambia and Spain / M. Llorente, D. Riba1, L. Palou, L. Carrasco, M. Mosquera, M. Colell, O. Feliu // Am. J. Primatol. – 2011. – Vol.73, No.3. – P.281–290.

Lokhorst, G. J. The first theory about hemispheric specialization: fresh light on an old codex// J. Hist. Med. Allied Sci. – 1996. – Vol.51. – P.293–312.

Lonsdorf, E. V. Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use / E. V. Lonsdorf, W. D. Hopkins // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2005. – Vol.102, No.35. – P.12634–12638.

Lorincz, E. Shift of laterality and compared analysis of paw performances in cats during practice of a visuomotor task / E. Lorincz, M. Fabre-Thorpe // J. Comp. Psychol. – 1996. – Vol.110. – P.307–315.

MacNeilage, P. F. Implications of primate functional asymmetries for the evolution of cerebral hemispheric specializations / P. F. MacNeilage // Primate laterality: current

behavioral evidence of primate asymmetries; ed. by J. P. Ward, W. D. Hopkins. – New York: Springer-Verlag, 1993. – P.319–341.

MacNeilage, P. F. Origins of the left and right brain / P. F. MacNeilage, L. J. Rogers, G. Vallortigara // *Sci. Amer.* – 2009. – Vol.301, No.1. – P.60–67.

MacNeilage, P. F. Present status of the postural origins theory / P. F. MacNeilage // *The evolution of hemispheric specialization in primates*; ed. by W. D. Hopkins. – Oxford, UK: Elsevier, 2007. – P.59–91.

MacNeilage, P. F. Primate handedness reconsidered / P. F. MacNeilage, M. G. Studdert-Kennedy, B. Lindblom // *Behav. Brain Sci.* – 1987. – Vol.10. – P.247–303.

MacNeilage, P. F. The “postural origins” theory of primate neurobiological asymmetries / P. F. MacNeilage // *Biological and behavioral determinants of language development*; ed. by N. A. Krasnegor, D. M. Rumbaugh, R. L. Schiefelbusch, M. Studdert-Kennedy. – Hillsdale, USA: Lawrence Erlbaum, 1991. – P.165–188.

Magat, M. Laterality enhances cognition in Australian parrots / M. Magat, C. Brown // *Proc. R. Soc. B.* – 2009. – Vol.276, No 1676. – P.4155–4162.

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

Malashichev, Y. B. One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotion in anuran amphibians / Y. B. Malashichev // *J. Comp. Psychol.* – 2006b. – Vol.120. – P.401–410.

Malashichev, Y. B. Preferential limb use in relation to epicoracoid overlap in the shoulder girdle of toads / Y. B. Malashichev, N. G. Nikitina // *Laterality.* – 2002. – Vol.7. – P.1–18.

Mangalam, M. Division of labor in hand usage in free-ranging bonnet macaques, *Macaca radiata* / M. Mangalam, N. Desai, M. Singh // *Am. J. Primatol.* – 2014. –

Vol.76. – P.576–585.

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

Marchant, L. F. Is human handedness universal? Ethological analysis from three traditional cultures / L. F. Marchant., W. C. McGrew, I. Eibel-Eibesfeldt // *Ethology.* – 1995. – Vol.101. – P.239–258.

Marchant, L. F. Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park: comprehensive study of spontaneous activities / L. F. Marchant, W. C. McGrew // *J. Hum. Evol.* – 1996. – Vol.30. – P.427–443.

Martin, R. Tree-kangaroos of Australia and New Guinea / R. Martin. – Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 2005. – 168 p.

McGreevy, P. D. Differences in motor laterality between breeds of performance horse / P. D. McGreevy, P. C. Thomson // *Appl. Anim. Behav. Sci.* – 2006. – Vol.99. – P.183–190.

McGrew, W. C. On the other hand: current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in non human primates / W.C. McGrew, L.F. Marchant // *Yearb. Phys. Anthropol.* – 1997. – Vol.40. – P.201–232.

McGrew, W. C. On which side of the apes? / W.C. McGrew, L.F. Marchant // *Great ape societies*; ed by W. C. McGrew, L. F. Marchant, T. Nishida. – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1996. – P.255–272.

McNeil, R. Handedness in the brown-throated parakeet, *Aratinga pertinax* in relation with skeletal asymmetry / R. McNeil, J. R. Rodriguez, D. M. Figuera // *Ibis.* – 1971. – Vol.113. – P.494–499.

Megirian, D. Aspects of laterality in the marsupial *Trichosurus vulpecula* (brush-tailed possum) / D. Megirian, L. Weller, G. F. Martin, C. R. R. Watson // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 1977. – Vol.299. – P.197–212.

Meguerditchian, A. Captive gorillas are right-handed for bimanual feeding / A. Meguerditchian, S. E. Calcutt, E. V. Lonsdorf, S. R. Ross // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2010. – Vol.141, No.4. – P.638–645.

Meguerditchian, A. On the origins of human handedness and language: a comparative review of hand preferences for bimanual coordinated actions and gestural communication in nonhuman primates / A. Meguerditchian, J. Vauclair, W. D Hopkins // *Developmental Psychobiology.* – 2013. – Vol.55, No.6. – P.637–650.

Meguerditchian, A. Sex difference in squirrel monkeys' handedness for unimanual and bimanual coordinated tasks / A. Meguerditchian, J. Donnot, S. Molesti, R. Francioly, J. Vauclair // *Anim. Behav.* – 2012. – Vol.83, No.3. – P.635–643.

Meredith, R. W. A phylogeny and timescale for the living genera of kangaroos and kin (Macropodiformes: Marsupialia) based on nuclear DNA sequences / R. W. Meredith, M. Westerman, M. S. Springer // *Austral. J. Zool.* – 2009. – Vol.56, No.6. – P.395–410.

Meunier, H. Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) / H. Meunier, J. Vauclair // *Am. J. Primatol.* – 2007. – Vol.69. – P.1064–1069.

Milliken, G. W. Reach and posture hand preferences during arboreal feeding in sifakas (*Propithecus* sp.): a test of the postural origins theory of behavioral lateralization / G. W. Milliken, G. Ferra, K. S. Kraiter, C. L. Ross // *J. Comp. Psychol.* – 2005. – Vol.119. – P.430–439.

Mittra, E. S. Lack of hand preference in wild Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) / E. S. Mittra, A. Fuentes, W.C. McGrew // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1997. – Vol.103. – P.455–461.

Morino, L. Left-hand preference for a complex manual task in a population of wild siamangs (*Symphalangus syndactylus*) / L. Morino // *Int. J. Primatol.* – 2011. – Vol.32, No.3. – P.793–800.

Nelson, E. L. Laterality in semi-free-ranging black and white ruffed lemurs (*Varecia*

variegata variegata): head-tilt correlates with hand use during feeding / E. L. Nelson, J. M. O'Karma, F. S. Ruperti, M. A. Novak // *Am. J. Primatol.* – 2009. – Vol.71, No.12. – P.1032–1040.

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

Niemitz, C. The evolution of the upright posture and gait—a review and a new synthesis / C. Niemitz // *Naturwissenschaften.* – 2010. – Vol.97. – P.241–263.

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

Nowak, R. M. Walker's mammals of the world, vol.2, 6th ed. / R. M. Nowak. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1999. – 1936 p.

Nudo, R. J. Neurophysiological correlates of hand preference in primary motor cortex of adult squirrel monkeys / R. J. Nudo, W. M. Jenkins, M. M. Merzenich, T. Prejean, R. Grenda // *J. Neurosci.* – 1992. – Vol.12. – P.2918–2947.

Ogle, W. On dextral pre-eminence / W. Ogle // *Transactions of the Royal Medical and Chirurgical Society of London.* – 1871. – Vol.54. – P.279–301.

Papademetriou, E. A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching / E. Papademetriou, C. F. Sheu, G. F. Michel // *J. Comp. Psychol.* – 2005. – Vol.119. – P.33–48.

Perelle, I. B. An international study of human handedness: the data / I. B. Perelle, L. Ehrman // *Behav Genet.* – 1994. – Vol.24. – P.217–227.

Pfannkuche, K. A. Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour? A meta-analysis in humans and other animal species / K. A. Pfannkuche, A. Bouma, T. G. Groothuis // *Phil. Trans. R. Soc. B.* – 2009. – Vol.364, No.1519. – P.929–942.

Phillips, K. A. Corpus callosum morphology in capuchin monkeys is influenced by sex and handedness / K. A. Phillips, C. C. Sherwood, A. L. Lilak // *PLoS ONE.* – 2007. –

Vol.2, No.8. – P.e792.

Phillips, K. A. Exploring the relationship between cerebellar asymmetry and handedness in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and capuchins (*Cebus apella*) / K. A. Phillips, W. D. Hopkins // *Neuropsychologia*. – 2007. – Vol.45, No.10. – P.2333–2339.

Phillips, K. A. Primary motor cortex asymmetry is correlated with handedness in capuchin monkeys (*Cebus apella*) / K. A. Phillips, C. C. Sherwood // *Behav. Neurosci.* – 2005. – Vol.119, No.6. – P.1701–1704.

Pike, A. V. L. Paw preferences in cats (*Felis silvestris catus*) living in a household environment / A. V. L. Pike., D. P. Maitland // *Behav. Proc.* – 1997. – Vol.39. – P.241–247.

Pridmore, P. A. Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae) / P. A. Pridmore // *J. Morph.* – 1992. – Vol.211. – P.137–146.

Quaranta, A. Paw preference in dogs: relations between lateralised behaviour and immunity / A. Quaranta, M. Siniscalchi, A. Frate, G. Vallortigara // *Behav. Brain Res.* – 2004. – Vol.153. – P.521–525.

Randler, C. Foot preferences during resting in wildfowl and waders / C. Randler // *Laterality* – 2007. – Vol.12, No.2. – P.191–197.

Randler, C. Foot preferences in wild-living ring-necked parakeets (*Psittacula krameri*, Psittacidae) / C. Randler, M. Braun, S. Lintker // *Laterality*. – 2011. – Vol.16. – P.201–206.

Rashid, N. Right hemisphere advantage for topographical orientation in the domestic chick / N. Rashid, R. J. Andrew // *Neuropsychologia*. – 1989. – Vol.27. – P.937–948.

Rassmussen, D. T. Parallelisms among primates and possums / D. T. Rassmussen, R. W. Sussman // *Primate origins, adaptations and Evolution*; ed. by M. J. Ravosa, M. Dagosto. – New York, USA: Springer-Verlag, 2007. – P.775–803.

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

Regolin, L. Advantages of a lateralised brain for reasoning about the social world in chicks / L. Regolin, J. N. Daisley, O. R. Salva, G. Vallortigara // Behavioral lateralization in vertebrates behavioral lateralization in vertebrates: two sides of the same coin; ed. by D. Csermely, L. Regolin Berlin, Germany: Springer-Verlag, 2013. – C.39–54.

Reimchen, T. E. Right paw foraging bias in wild black bear (*Ursus americanus kermodei*) / T. E. Reimchen, M. A. Spoljaric // Laterality. – 2011. – Vol.16. – P.471–478.

Rigamonti, M. M. Laterality of manual function in foraging and positional behavior in wild indri (*Indri indri*) / M. M. Rigamonti, C. Spiezio, M. D. Poli, F. Fazio // Am. J. Primatol. – 2005. – V.65. – P.27–38.

Robins, A. Complementary and lateralized forms of processing in *Bufo marinus* for novel and familiar prey / A. Robins, L.J. Rogers // Neurobiol. Learn. Mem. – 2006a. – Vol.86. – P.214–227.

Robins, A. Lateralized agonistic responses and hindlimb use in toads / A. Robins, G. Lippolis, A. Bisazza, G. Vallortigara, L. J. Rogers // Anim. Behav. – 1998. – Vol.56. – P.875–881.

Robins, A. Lateralized visual and motor responses in the green tree frog, *Litoria caerulea* / A. Robins, L.J. Rogers // Anim. Behav. – 2006b. – Vol.72. – P.843–852.

Rogers, L. J. Advantages of having a lateralized brain / L. J. Rogers, P. Zucca, G. Vallortigara // Proc. R. Soc. B. – 2004. – Vol.271. – P.S420–S422.

Rogers, L. J. Divided brains: the biology and behaviour of brain asymmetries / L. J. Rogers, G. Vallortigara, R. J. Andrew. – New York, USA: Cambridge University Press, 2013. – 229 p.

Rogers, L. J. Footedness in birds / L. J. Rogers, L. Workman // Anim. Behav. – 1993. – Vol.45. – P.409–411.

Rogers, L. J. Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain / L. J. Rogers // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2009. – Vol.364. – P.943–954.

Rogers, L. J. Lateralisation in the avian brain / L. J. Rogers // Bird Behav. – 1980. –

Vol.2. – P.1–12.

Rogers, L. J. Lateralisation of function in the chicken fore-brain / L. J. Rogers, J. M. Anson // *Pharm. Biochem. Behav.* – 1979. – Vol.10. – P.679–686.

Rogers, L. J. Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare / L. J. Rogers // *App. Anim. Behav. Sci.* – 2010. – Vol.127. – P.1–11.

Rogers, L.J. Lateralization in vertebrates: its early evolution, general pattern and development / L. J. Rogers // *Advances in the study of behavior*; ed. by P. J. B. Slater, J. Rosenblatt, C. Snowdon, T. Roper. – San Diego, USA: Academic Press, 2002. – P.107–162.

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

Salva, O. R. Cerebral and behavioural asymmetries in animal social recognition / O. R. Salva, L. Regolin, E. Mascalzoni, G. Vallortigara // *Comp. Cogn. Behav. Rev.* – 2012. – Vol.7. – P.110–138.

Schaeffer, J. A. Footedness in foraging muskoxen *Ovibos moschatus* / J. A. Schaeffer, F. Messier // *Acta Theriologica.* – 1997. – Vol.42. – P.335–338.

Scheumann, M. Does body posture influence hand preference in an ancestral primate model? / M. Scheumann, M. Joly-Radko, L. Leliveld, E. Zimmermann // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol.11. – P.52.

Schiffner, I. Behavioural lateralization in budgerigars varies with the task and the individual / I. Schiffner, M. V. Srinivasan // *PloS ONE.* – 2013. – Vol.8. – No.12. – C.e82670.

Schmitt, D. Origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum / D. Schmitt, P. Lemelin // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2002. – Vol.118. – P.231–238.

Schmitt, V. Hand preferences in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) / V. Schmitt, S. Melchisedech, K. Hammerschmidt, J. Fischer // *Laterality.* – 2008. – Vol.13. – P.143–

157.

Schnoell, A. V. Manual lateralization in wild redfronted lemurs (*Eulemur rufifrons*) during spontaneous actions and in an experimental task / A. V. Schnoell, F. Huebner, P. M. Kappeler, C. Fichtel // Am. J. Phys. Anthropol. – 2014. – Vol.153, No.1. – P.61–67.

Seebeck, J. H. Potoroidae / J. H. Seebeck, R. W. Rose // Fauna of Australia: Mammalia; ed. by D. W. Walton, B. J. Richardson. – Canberra: Australian Government Publishing Service, 1989. – P.716–739.

Seltzer, C. Multiple measures of motor lateralization in human primates (*Homo sapiens*) / C. Seltzer, C. Forsythe, J. P. Ward // J. Compar. Psychol. – 1990. – Vol.104, No.2. – P.159–166.

Shapiro, L. J. Is primate-like quadrupedalism necessary for fine-branch locomotion? A test using sugar gliders (*Petaurus breviceps*) / L. J. Shapiro, J. W. Young // J. Hum. Evol. – 2010. – Vol.58, No.4. – P.309–319.

Shapiro, L. J. Kinematics of quadrupedal locomotion in sugar gliders (*Petaurus breviceps*): effects of age and substrate size / L. J. Shapiro, J. W. Young // J. Exp. Biol. – 2012. – Vol.215, No.3. – P.480–496.

Shapiro, S. S. An analysis of variance test for normality (complete samples) / S. S. Shapiro, M. B. Wilk // Biometrika. – 1965. – Vol.52, No.3-4. – P.591–611.

Sieg, A. E. Population-level "flipperedness" in the eastern Pacific leatherback turtle / A. E. Sieg, E. Zandonà, V. M. Izzo, F. V. Paladino, J. R. Spotila // Behav. Brain Res. – 2010. – Vol.206. – P.135–138.

Siegel, S. Nonparametric statistics for the behavioral sciences / S. Siegel. – New York, USA: McGraw-Hill, 1956. – 312 p.

Skoyles, J. R. Human balance, the evolution of bipedalism and dysequilibrium syndrome / J. R. Skoyles // Med. Hypotheses. – 2006. – Vol.66. – P.1060–1068.

Smith, A. P. Diet and feeding strategies of the marsupial sugar glider in temperate Australia / A. P. Smith // J. Anim. Ecol. – 1982. – Vol.51. – P.149–166.

Smith, H. M. Observations of hand preference in wild groups of white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) in Suriname / H. M. Smith, C. L. Thompson // Am. J. Primatol. – 2011. – Vol.73. – P.655–664.

Snyder, P. J. Lexicon size and its relation to foot preference in the African Grey parrot *Psittacus erithacus* / P. J. Snyder, L. J. Harris // Neuropsychologia. – 1997. – Vol.35. – P.919–926.

Sommer, I. E. Sex differences in handedness, asymmetry of the Planum Temporale and functional language lateralization / I. E. Sommer, A. Aleman, M. Somers, M. P. Boks, R. S. Kahn // Brain Res. – 2008. – Vol.1206. – P.76–88.

Southwell, C. J. Variability in grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus* II. Dynamics of group formation / C. J. Southwell // Australian Wildlife Research. – 1984. – Vol.11, No.3. – P.437–449.

Stancher, G. Lateralized righting behaviour in the tortoise (*Testudo hermanni*) / G. Stancher, E. Clara, L. Regolin, G. Vallortigara // Behav. Brain Res. – 2006. – Vol.173. – P.315–319.

Strauss, E. Lateral preferences and cerebral speech dominance / E. Strauss, J. Wada // Cortex. – 1983. – Vol.19, No.2. – P.165–177.

Ströckens, F. Limb preferences in non-human vertebrates / F. Ströckens, O. Güntürkün, S. Ocklenburg // Laterality. – 2013. – Vol.18. . – No.5 – P.536–575.

Tabiowo, E. Structured bimanual actions and hand transfers reveal population-level right-handedness in captive gorillas / E. Tabiowo, G. S. Forrester // Anim. Behav. – 2013. – Vol.86, No.5. – P.1049–1057.

Tommasi, L. Mechanisms and functions of brain and behavioural asymmetries / L. Tommasi // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. – 2009. – Vol.364, No.1519. – P.855–859.

Tyndale-Biscoe, C.H. Life of Marsupials / C. H. Tyndale-Biscoe // Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 2005. – 442 p.

Uomini, N. T. The prehistory of handedness: archaeological data and comparative

ethology / N. T. Uomini // J. Hum. Evol. – 2009. – Vol.57, No.4. – P.411–419.

Vallortigara, G. Brain asymmetry (animal) / G. Vallortigara, C. Chiandetti, V.A. Sovrano // WIREs Cognitive Science. – 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.

Vauclair, J. Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*) / J. Vauclair, A. Meguerditchian, W. D. Hopkins // Cogn. Brain Res. – 2005. – Vol.25, No.1. – P.210–216.

Ward, J. P. Handedness as a function of sex and age in a large population of *Lemur* / J. P. Ward, G. W. Milliken, D. L. Dodson, D. K. Stafford, M. Wallace // J. Compar. Psychol. – 1990. – Vol.104. – P.167–173.

Ward, J. P. Laterality in African and Malagasy prosimians / J. P. Ward // Creatures of the dark: the nocturnal prosimians. – New York, USA: Plenum Press, 1995. – P.293–309.

Ward, J. P. Origins and functions of laterality: interactions of motoric systems / J. P. Ward, C. Cantalupo // Laterality. – 1997. – Vol.2, No. 3-4. – P.279–303.

Ward, J. P. Patterns of lateralized behavior in prosimians / J. P. Ward, G. W. Milliken, D. L. Stafford // Primate laterality: current behavioral evidence of primate asymmetries; ed. by J. P. Ward, W. D. Hopkins. – New York: Springer-Verlag, 1993. – P.43–76.

Warren, J. M. Handedness and laterality in humans and other animals / J. M. Warren // Physiol. Psychol. – 1980. – V.8. – P.351–359.

Watanabe, K. Handedness found in a wild group of moor monkeys *Macaca maurus* in the Karaenta Nature Reserve, South Sulawesi, Indonesia / K. Watanabe // Curr. Zool. – 2010. – Vol.56, No.2. – P.209–212.

Waters, N. S. Analysis of two measures of paw preference in a large population of

inbred mice / N. S. Waters, V. H. Denenberg // *Behav. Brain Res.* – 1994. – Vol.63. – P.195–204.

Webster, K. N. Locomotion energetics and gait characteristics of a rat-kangaroo, *Bettongia penicillata*, have some kangaroo-like features / K. N. Webster, T. J. Dawson // *J. Comp. Physiol. B.* – 2003. – Vol.173. – P.549–557.

Weisbecker, V. Evidence at hand: diversity, functional implications, and locomotor prediction in intrinsic hand proportions of diprotodontian marsupials / V. Weisbecker, D. I. Warton // *J. Morphol.* – 2006. – Vol.267. – P.1469–1485.

Wells, D. L. Lateralised behaviour in the domestic dog, *Canis familiaris* / D. L. Wells // *Behav. Proc.* – 2003. – Vol.61. – P.27–35.

Wells, D. L. Lateralized behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus* / D. L. Wells, S. Millsopp // *Anim. Behav.* – 2009. – Vol.78. – P.537–541.

Wells, D. L. The ontogenesis of lateralized behavior in the domestic cat, *Felis silvestris catus* / D. L. Wells, S. Millsopp // *J. Comp. Psychol.* – 2012. – Vol.126, No.1. – P.23–30.

Wernicke, C. Der aphasische Symptomenkomplex: Eine psychologische Studie auf anatomischen Basis / C. Wernicke. – Breslau, Germany: Cohn & Weigert, 1874. – 70 p.

Westergaard, G. C. Between-species variation in the development of hand preference among macaques / G. C. Westergaard, I. D. Lussier, J. D. Higley // *Neuropsychologia.* – 2001. – Vol.39. – P.1373–1378.

Westergaard, G. C. Bipedal posture and hand preference in humans and other primates / G. C. Westergaard, H. E. Kuhn, S. J. Suomi // *J. Comp. Psychol.* – 1998. – Vol.112. – P.56–63.

Westergaard, G. C. Hand preference in capuchin monkeys varies with age / G. C. Westergaard, S. J. Suomi // *Primates.* – 1993. – Vol.34. – P.295–299.

Westergaard, G. C. Posture and reaching in tufted capuchins (*Cebus apella*) / G. C. Westergaard, H. E. Kuhn, A. L. Lundquist, S. J. Suomi // *Laterality.* – 1997. – Vol.2, No.1.

– P.65–74.

Westergaard, G. C. Posture and reaching in tufted capuchins (*Cebus apella*) / G. C. Westergaard, H. E. Kuhn, A. L. Lundquist, S. J. Suomi // *Laterality*. – 1997. – Vol.2, No.1. – P.65–74.

Westergaard, G.C. Hand preference for a bimanual task in tufted capuchins (*Cebus apella*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*) / G. C. Westergaard, S. J. Suomi // *J. Comp. Psychol.* – 1996. – Vol.110. – P.406–411.

White, L. E. Cerebral asymmetry and handedness / L. E. White, G. Lucas, A. Richards, D. Purves // *Nature*. – 1994. – Vol.368. – P.197–198.

Wilcoxon, F. Individual comparisons by ranking methods / F. Wilcoxon // *Biometrics*. – 1945. – Vol.1. – P.80–83.

Windsor, D. E. The gaits of the Macropodinae (Marsupialia) / D. E. Windsor, A. I. Dagg // *J. Zool.* – 1971. – Vol.163. – P.165–175.

Wolf, I. D. Minimizing disturbance to wildlife by tourists approaching on foot or in a car: a study of kangaroos in the Australian rangelands / I. D. Wolf, D. B. Croft // *App. Anim. Behav. Sci.* – 2010. – Vol.126. – P.75–84.

Zhao, D. Handedness in nature: first evidence on manual laterality on bimanual coordinated tube task in wild primates / D. Zhao, W. D. Hopkins, B. Li // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2012. – Vol.148, No.1. – P.36–44.

Zhao, D. P. First evidence on foot preference during locomotion in Old World monkeys: a study of quadrupedal and bipedal actions in Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) / D. P. Zhao, B. Li, K. Watanabe // *Primates*, 2008a. – Vol.49. – P.260–264.

Zhao, D. P. Hand preference during unimanual and bimanual reaching actions in Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) / D. P. Zhao, W. H. Ji, K. Watanabe, B. Li // *Am. J. Primatol.* – 2008b. – Vol.70, No.5. – P.500–504.

Zucca, P. Handedness in the echolocating Schreiber's long-fingered bat (*Miniopterus*

schreibersii) / P. Zucca, A. Palladini, L. Baciadonna, D. Scaravelli // Behav. Proc. – 2010. – V.84, No.3. – P.693–695.

Zucca, P. Illness as a source of variation of laterality in lions (*Panthera leo*) / P. Zucca, L. Baciadonna, S. Masci, M. Mariscoli // Laterality. – 2011a. – Vol.16. – P.356–366.

Zucca, P. Space availability influence laterality in donkeys (*Equus asinus*) / P. Zucca, F. Cerri, A. Carluccio, L. Baciadonna // Behav. Proc. – 2011b. – Vol.88. – P.63–66.

СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

Рисунок 1 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у домового опоссума.	76
Рисунок 2 – Отсутствие латерализации на групповом уровне у домового опоссума.	78
Рисунок 3 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у карликовой сумчатой летяги.	82
Рисунок 4 – Отсутствие латерализации на групповом уровне у карликовой сумчатой летяги.	84
Рисунок 5 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у кенгуру Гудфеллоу.	88
Рисунок 6 – Отсутствие латерализации на групповом уровне у кенгуру Гудфеллоу.	89
Рисунок 7 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у рыже-серого валлаби.	93
Рисунок 8 – Латерализация на групповом уровне у рыже-серого валлаби.	94
Рисунок 9 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у серого кенгуру.	99
Рисунок 10 – Латерализация на групповом уровне у серого кенгуру.	100
Рисунок 11 – Латерализация на групповом уровне у детёнышей серого кенгуру.	101
Рисунок 12 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у гребнехвостого кенгуру.	105
Рисунок 13 – Латерализация на групповом уровне у гребнехвостого кенгуру.	106
Рисунок 14 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у рыже-серого валлаби в природе.	113
Рисунок 15 – Латерализация на групповом уровне у рыже-серого валлаби в природе.	115
Рисунок 16 – Латерализация на групповом уровне у детёнышей рыже-серого валлаби в природе.	116
Рисунок 17 – Сравнение направленности латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у рыже-серого валлаби.	119

Рисунок 18 – Сравнение степени латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у рыже-серого валлаби.	120
Рисунок 19 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у серого кенгуру в природе.	121
Рисунок 20 – Латерализация на групповом уровне у серого кенгуру в природе	123
Рисунок 21 – Сравнение направленности латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у серого кенгуру.	126
Рисунок 22 – Сравнение степени латерализации в использовании передних конечностей между особями в неволе и в природе у серого кенгуру.	127
Рисунок 23 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у рыжего кенгуру в природе.	128
Рисунок 24 – Латерализация на групповом уровне у рыжего кенгуру в природе.	130
Рисунок 25 – Выраженность групповой латерализации у исследованных видов сумчатых.	149
Таблица 1 – Сводная таблица по латерализации функций передних конечностей у исследованных видов сумчатых.	146

ПРИЛОЖЕНИЕ А

(обязательное)

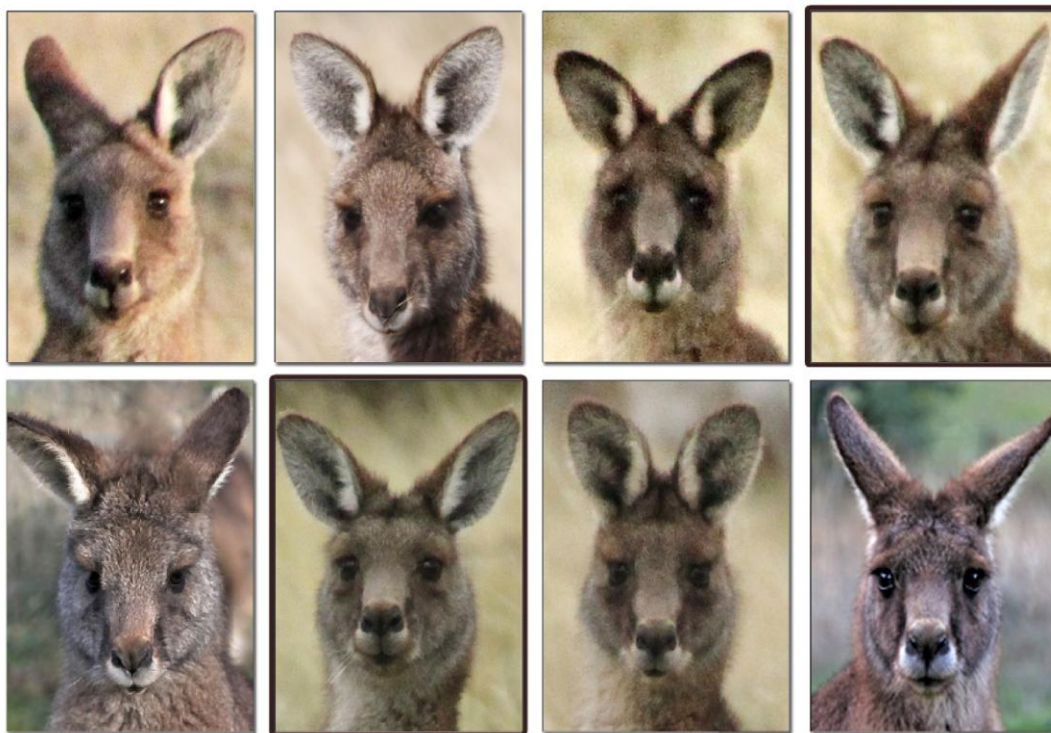
Иллюстрации к методике сбора данных

Рисунок А.1 – Пример индивидуальной фотоидентификации серых кенгуру, *Macropus (Macropus) giganteus*. В верхнем и нижнем ряду представлены снимки некоторых особей, за которыми проводились наблюдения в разные дни исследования (верхний ряд – 27.05.2012, нижний ряд – 06.06.2012). Рамкой обведены снимки индивидуально идентифицированной особи, встреченной повторно. Для индивидуальной идентификации использовался фотокаталог исследованных особей, составленный в ходе работы.



Рисунок А.2 – Район сбора данных по рыже-серым валлаби *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* и серым кенгуру *M. (M.) giganteu* в центральной части острова Мария, Тасмания, Австралия. А – Район «Darlington» на картосхеме острова Мария. Б – Аэрофотография района «Darlington», линией обозначены шесть маршрутов, на которых проводили сбор данных.

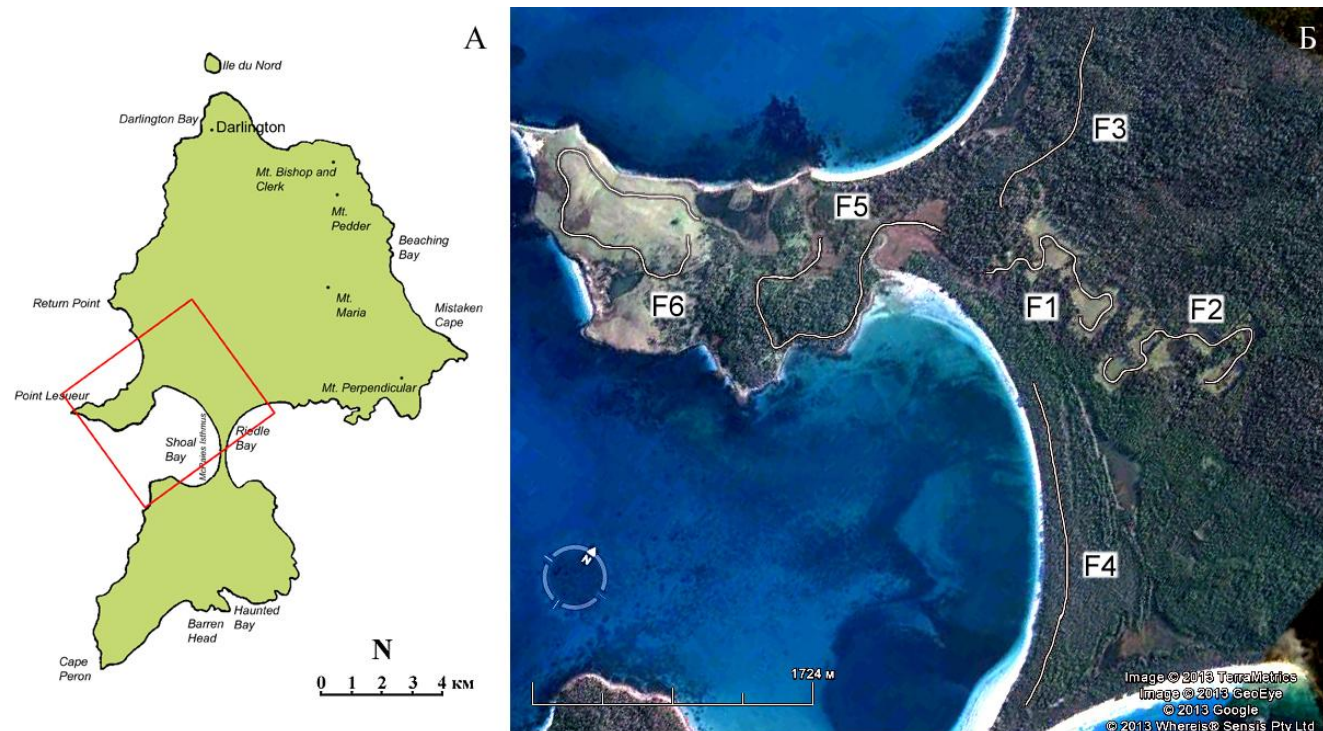


Рисунок А.3 – Район сбора данных по рыже-серым валлаби и серым кенгуру в центральной части острова Мария, Тасмания, Австралия. А – Район «French's Farm» на картосхеме острова Мария. Б – Аэрофотография района «French's Farm», линией обозначены шесть маршрутов, на которых проводили сбор данных

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

(обязательное)

Типы поведения с использованием одной передней конечности у сумчатых в неволе

Рисунок Б.1 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у домового опоссума, *Monodelphis domestica* в неволе. Использование одной передней конечности при ловле живых насекомых (А), опоре в трипедальном положении (Б) и манипулировании гнездовым материалом (В).



Рисунок Б.2 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у карликовой сумчатой летяги, *Petaurus breviceps* в неволе. Использование одной передней конечности при ловле живых насекомых (А), поддержании трипедального положения (Б) и манипулировании гнездовым материалом (В).



Рисунок Б.3 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi* в неволе. Использование одной передней конечности при питании из бипедального положения (А), питании из квадропедального положения (Б), опоре в трипедальном положении (В) и аутогруминге (Г).



Рисунок Б.4 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у рыже-серых валлаби *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в неволе. Использование одной передней конечности при питании из бипедального положения (А), питании из квадропедального положения (Б), опоре в трипедальном положении (В), аутогруминге (Г) у взрослых особей, а также оттягивании края сумки у детенышей (Д).



Рисунок Б.5 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в неволе. Использование одной передней конечности при питании из бипедального положения (А), питании из квадропедального положения (Б), опоре в трипедальном положении (В) у взрослых особей, а также оттягивании края сумки матери (Г), манипулировании пищевыми объектами (Д) и высвобождении конечности из сумки матери у детенышей (Е).

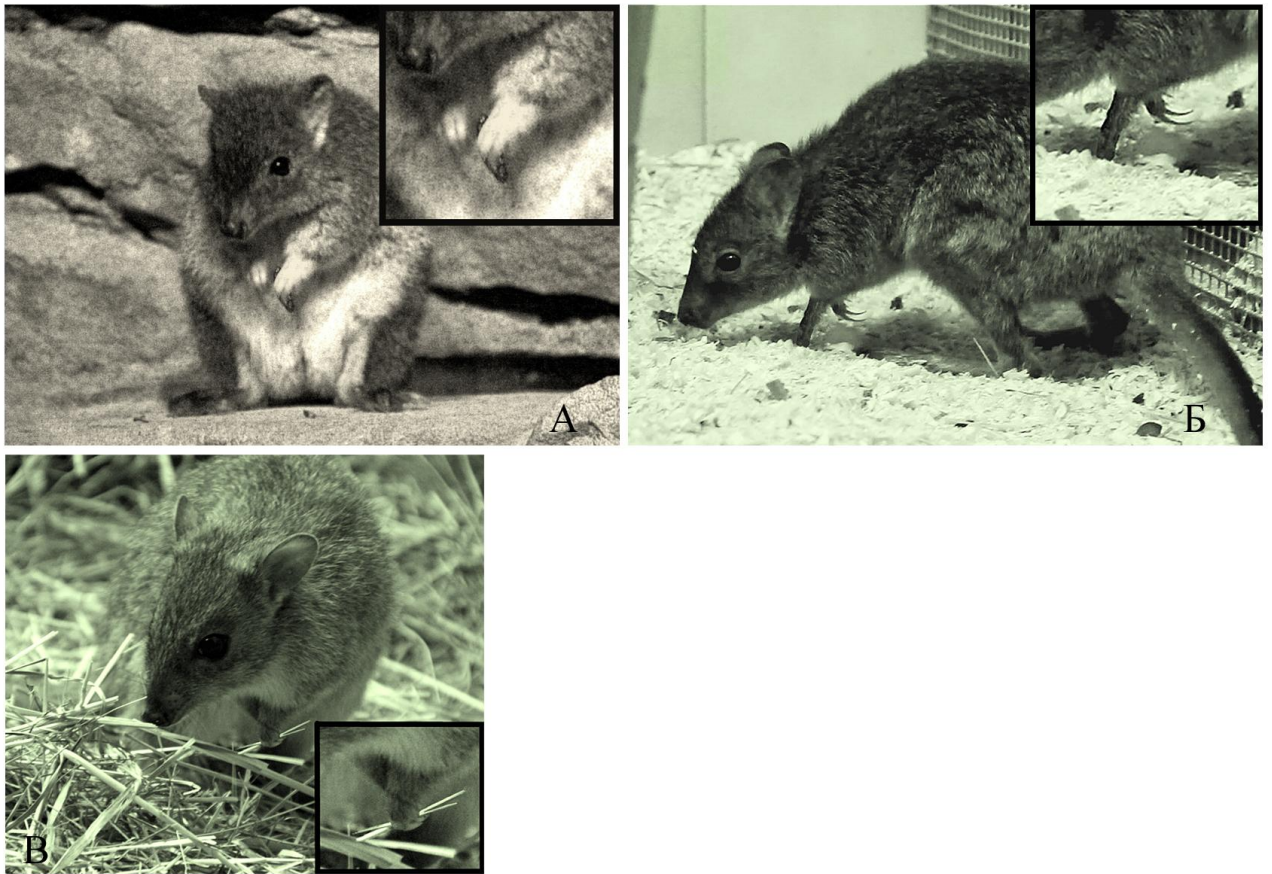


Рисунок Б.6 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у гребнехвостых кенгуру, *Bettongia penicillata* в неволе. Примечание – Использование одной передней конечности при питании неживой пищей (А), опоре в трипедальном положении (Б) и манипулировании гнездовым материалом (В).

ПРИЛОЖЕНИЕ В

(обязательное)

Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у сумчатых в неволе

Таблица В.1 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у домового опоссума, *Monodelphis domestica* в неволе

№ особи и пол	Возраст, мес	Питание неживой пищей						Ловля живых насекомых					
		Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	34	27	18	0,20	1,19	0,233	A	15	16	-0,03	0,00	1,000	A
2♂	21	10	35	-0,56	-3,72	<0,001	R	5	26	-0,68	-3,72	<0,001	R
3♂	2	23	22	0,02	0,00	1,000	A	8	23	-0,48	-2,55	0,011	R
4♂	14	31	14	0,38	2,41	0,016	L	23	8	0,48	2,55	0,011	L
5♂	17	11	34	-0,51	-3,35	<0,001	R	10	21	-0,35	-1,81	0,071	A
6♂	6	15	30	-0,33	-2,10	0,036	R	8	23	-0,48	-2,55	0,011	R
7♂	5	16	29	-0,29	-1,80	0,073	A	7	24	-0,55	-2,93	0,003	R
8♂	4	16	29	-0,29	-1,80	0,073	A	14	17	-0,10	-0,36	0,720	A
9♂	6	14	31	-0,38	-2,41	0,016	R	6	25	-0,61	-3,32	0,001	R
10♂	2	15	30	-0,33	-2,10	0,036	R	9	22	-0,42	-2,18	0,029	R
11♂	3	21	24	-0,07	-0,30	0,766	A	16	15	0,03	0,00	1,000	A
12♂	3	13	32	-0,42	-2,72	0,007	R	5	26	-0,68	-3,72	<0,001	R
13♀	6	26	19	0,16	0,89	0,371	A	11	20	-0,29	-1,44	0,150	A
14♀	21	29	16	0,29	1,80	0,073	A	19	12	0,23	1,08	0,281	A
15♀	21	25	20	0,11	0,60	0,552	A	17	14	0,10	0,36	0,720	A
16♀	17	14	31	-0,38	-2,41	0,016	R	25	6	0,61	3,32	<0,001	L
17♀	14	12	33	-0,47	-3,02	0,003	R	7	24	-0,55	-2,93	0,003	R
18♀	14	30	15	0,33	2,10	0,036	L	25	6	0,61	3,32	0,001	L
19♀	7	28	17	0,24	1,49	0,135	A	21	10	0,35	1,81	0,071	A
20♀	7	30	15	0,33	2,10	0,036	L	22	9	0,42	2,18	0,029	L
21♀	7	28	17	0,24	1,49	0,135	A	23	8	0,48	2,55	0,011	L
22♀	39	36	9	0,60	3,88	<0,001	L	27	4	0,74	3,95	<0,001	L
23♀	5	31	14	0,38	2,41	0,016	L	21	10	0,35	1,81	0,071	A
24♀	5	34	11	0,51	3,35	<0,001	L	22	9	0,42	2,18	0,029	L
25♀	2	32	13	0,42	2,72	0,007	L	22	9	0,42	2,18	0,029	L
26♀	2	34	11	0,51	3,35	<0,001	L	24	7	0,55	2,93	0,003	L

Примечание – (Здесь и далее по тексту) Л: число актов использования левой конечности, П: число актов использования правой конечности; ИР: индекс рукости, положительные значения – левосторонний уклон, отрицательные значения – правосторонний уклон; z – биномиальный критерий, Предп. – индивидуальное предпочтение в использовании передней конечности ($p < 0,05$): L – предпочтение левой конечности, R – предпочтение правой конечности; A – без предпочтения.

Таблица В.2 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при манипулировании гнездовым материалом у домового опоссума, *Monodelphis domestica* в неволе

№ особи и пол	Возраст, мес	Опора в трипедальном положении						Манипулирование гнездовым материалом					
		Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	34	17	23	-0,15	-0,18	0,430	A	5	29	-0,71	-3,94	<0,001	R
2♂	21	7	33	-0,65	-3,95	<0,001	R	6	28	-0,65	-3,72	<0,001	R
3♂	2	24	16	0,20	1,11	0,268	A	21	13	0,24	1,20	0,230	A
4♂	14	27	13	0,35	2,07	0,039	L	28	6	0,65	3,72	0,000	L
5♂	17	11	29	-0,45	-2,73	0,006	R	8	26	-0,53	-2,98	0,003	R
6♂	6	9	31	-0,55	-3,39	0,001	R	12	22	-0,29	-1,55	0,121	A
7♂	5	8	32	-0,60	-3,72	0,000	R	11	23	-0,35	-1,90	0,058	A
8♂	4	14	26	-0,30	-1,75	0,081	A	19	15	0,12	0,51	0,608	A
9♂	6	11	29	-0,45	-2,73	0,006	R	10	24	-0,41	-2,25	0,024	R
10♂	2	12	28	-0,40	-2,40	0,017	R	21	13	0,24	1,20	0,230	A
11♂	3	12	28	-0,40	-2,40	0,017	R	15	19	-0,12	-0,51	0,608	A
12♂	3	10	30	-0,50	-3,06	0,002	R	4	30	-0,76	-4,29	<0,001	R
13♀	6	9	31	-0,55	-3,39	<0,001	R	17	17	0,00	0,00	1,000	A
14♀	21	22	18	0,10	0,47	0,636	A	15	19	-0,12	-0,51	0,608	A
15♀	21	28	12	0,40	2,40	0,017	L	27	7	0,59	3,16	0,001	L
16♀	17	34	6	0,70	4,27	<0,001	L	22	12	0,29	1,55	0,121	A
17♀	14	21	19	0,05	0,16	0,875	A	13	21	-0,24	-1,20	0,230	A
18♀	14	27	13	0,35	2,07	0,039	L	25	9	0,47	2,61	0,009	L
19♀	7	25	15	0,25	1,43	0,154	A	18	16	0,06	0,17	0,864	A
20♀	7	30	10	0,50	3,06	0,002	L	24	10	0,41	2,25	0,024	L
21♀	7	24	16	0,20	1,11	0,268	A	9	25	-0,47	-2,61	0,009	R
22♀	39	32	8	0,60	3,72	<0,001	L	25	9	0,47	2,61	0,009	L
23♀	5	27	13	0,35	2,07	0,039	L	23	11	0,35	1,90	0,058	A
24♀	5	29	11	0,45	2,73	0,006	L	31	3	0,82	4,63	<0,001	L
25♀	2	26	14	0,30	1,75	0,081	A	27	7	0,59	3,16	<0,001	L
26♀	2	32	8	0,60	3,72	<0,001	L	29	5	0,71	3,94	<0,001	L

Таблица В.3 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у карликовой сумчатой летяги, *Petaurus breviceps* в неволе

№ особи и пол	Возраст, мес	Питание неживой пищей						Ловля живых насекомых					
		Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	42	7	21	-0,50	-2,50	0,013	R	14	22	-0,22	-1,17	0,243	A
2♂	25	11	17	-0,21	-0,94	0,345	A	15	21	-0,17	-0,83	0,405	A
3♂	27	9	19	-0,36	-1,71	0,087	A	20	16	0,11	0,50	0,618	A
4♂	15	4	24	-0,71	-3,54	0,000	R	9	27	-0,50	-2,89	0,004	R
5♂	16	20	8	0,43	1,80	0,036	L	25	11	0,39	2,19	0,029	L
6♂	13	12	16	-0,14	-0,57	0,572	A	14	22	-0,22	-1,17	0,243	A
7♂	13	23	5	0,64	3,32	0,001	L	27	9	0,50	2,89	0,004	L
8♂	12	7	21	-0,50	-2,24	0,013	R	10	26	-0,44	-2,28	0,011	R
9♂	6	6	22	-0,57	-2,90	0,004	R	2	34	-0,89	-5,17	<0,001	R
10♂	10	16	12	0,14	0,57	0,572	A	13	23	-0,28	-1,50	0,133	A
11♂	15	25	3	0,79	3,97	<0,001	L	28	8	0,56	3,24	0,001	L
12♂	6	17	11	0,21	0,94	0,345	A	20	16	0,11	0,50	0,618	A
13♀	48	24	4	0,71	3,54	0,000	L	30	6	0,67	3,83	<0,001	L
14♀	46	20	8	0,43	1,80	0,036	L	25	11	0,39	2,19	0,029	L
15♀	45	13	15	-0,07	-0,19	0,851	A	15	21	-0,17	-0,83	0,405	A
16♀	25	2	26	-0,86	-4,35	<0,001	R	9	27	-0,50	-2,89	0,004	R
17♀	26	17	11	0,21	0,94	0,345	A	28	8	0,56	3,24	0,001	L
18♀	24	21	7	0,50	2,50	0,013	L	29	7	0,61	3,62	0,000	L
19♀	17	25	3	0,79	3,97	<0,001	L	31	5	0,72	4,17	<0,001	L
20♀	13	23	5	0,64	3,32	<0,001	L	29	7	0,61	3,62	<0,001	L
21♀	8	25	3	0,79	3,97	<0,001	L	16	20	-0,11	-0,50	0,618	A
22♀	10	20	8	0,43	1,80	0,036	L	22	14	0,22	1,17	0,243	A
23♀	12	22	6	0,57	2,90	0,004	L	26	10	0,44	2,28	0,011	L

Таблица В.4 – Индивидуальные предпочтения в использовании передней конечности при поддержании трипедального положения и при манипулировании гнездовым материалом у карликовой сумчатой летяги, *Petaurus breviceps* в неволе

№ особи и пол	Возраст, мес	Поддержание трипедального положения						Манипулирование гнездовым материалом					
		Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	42	12	35	-0,49	-3,26	0,001	R	8	17	-0,36	-1,61	0,108	A
2♂	25	9	38	-0,62	-4,08	<0,001	R	5	20	-0,60	-2,87	0,004	R
3♂	27	20	27	-0,15	-0,87	0,382	A	10	15	-0,20	-0,8	0,424	A
4♂	15	18	29	-0,23	-1,46	0,144	A	–	–	–	–	–	–
5♂	16	42	5	0,79	5,25	<0,001	L	22	3	0,76	3,6	<0,001	L
6♂	13	22	25	-0,06	-0,29	0,771	A	6	19	-0,52	-2,44	0,015	R
7♂	13	30	17	0,28	1,76	0,079	A	14	11	0,12	0,4	0,690	A
8♂	12	8	39	-0,66	-4,38	<0,001	R	–	–	–	–	–	–
9♂	6	3	44	-0,87	-5,83	<0,001	R	7	18	-0,44	-2,02	0,043	R
10♂	10	18	29	-0,23	-1,46	0,144	A	9	16	-0,28	-1,2	0,230	A
11♂	15	33	14	0,40	2,66	0,008	L	–	–	–	–	–	–
12♂	6	37	10	0,57	3,79	<0,001	L	13	12	0,04	0	1,000	A
13♀	48	44	3	0,87	5,83	<0,001	L	23	2	0,84	4	<0,001	L
14♀	46	22	25	-0,06	-0,29	0,771	A	20	5	0,60	2,87	0,004	L
15♀	45	20	27	-0,15	-0,87	0,382	A	4	21	-0,68	-3,32	<0,001	R
16♀	25	6	41	-0,74	-4,96	<0,001	R	9	16	-0,28	-1,2	0,230	A
17♀	26	47	0	1,00	6,71	<0,001	L	22	3	0,76	3,6	<0,001	L
18♀	24	34	13	0,45	2,96	0,003	L	19	6	0,52	2,44	0,015	L
19♀	17	39	8	0,66	4,38	<0,001	L	24	1	0,92	4,4	<0,001	L
20♀	13	41	6	0,74	4,96	<0,001	L	21	4	0,68	3,32	<0,001	L
21♀	8	30	17	0,28	1,76	0,079	A	14	11	0,12	0,4	0,690	A
22♀	10	33	14	0,40	2,66	0,008	L	–	–	–	–	–	–
23♀	12	45	2	0,91	6,13	<0,001	L	25	0	1,00	4,8	<0,001	L

Таблица В.5 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi* в неволе

№ особи и пол	Возраст, мес	Питание из бипедального положения						Питание из квадропедального положения					
		Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	95	3	43	-0,87	-5,75	<0,001	R	5	67	-0,86	-7,19	<0,001	R
2♂	151	2	44	-0,91	-6,05	<0,001	R	2	70	-0,94	-7,90	<0,001	R
3♂	201	5	41	-0,78	-5,16	<0,001	R	4	68	-0,89	-7,42	<0,001	R
4♂	98	24	22	0,04	0,15	0,883	A	39	33	0,08	0,59	0,556	A
5♂	39	34	12	0,48	3,10	0,002	L	54	18	0,50	4,12	<0,001	L
6♀	175	25	21	0,09	0,44	0,659	A	37	35	0,03	0,12	0,906	A
7♀	110	32	14	0,39	0,15	0,883	L	61	11	0,69	5,77	<0,001	L
8♀	111	17	29	-0,26	-1,62	0,104	A	31	41	-0,14	-1,06	0,289	A
9♀	10	3	43	-0,87	-5,75	<0,001	R	1	71	-0,97	-8,13	<0,001	R
10♀	76	3	43	-0,87	-5,75	<0,001	R	9	63	-0,75	-6,25	<0,001	R
11♀	132	16	30	-0,30	-1,92	0,054	A	34	38	-0,06	-0,35	0,724	A
12♀	23	41	5	0,78	5,16	<0,001	L	62	10	0,72	6,01	<0,001	L
13♀	205	45	1	0,96	5,66	<0,001	L	69	3	0,92	7,66	<0,001	L
14♀	81	2	44	-0,91	-5,58	<0,001	R	16	56	-0,56	-4,60	<0,001	R

Таблица В.6 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при аутогруминге у кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi* в неволе

№ особи и пол	Возраст, мес	Опора в трипедальном положении						Аутогруминг					
		Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	95	8	31	-0,59	-3,52	<0,001	R	9	16	-0,28	-1,20	0,230	A
2♂	151	33	6	0,69	4,16	<0,001	L	1	24	-0,92	-4,40	<0,001	R
3♂	201	10	29	-0,49	-2,88	0,003	R	3	22	-0,76	-3,60	<0,001	R
4♂	98	3	36	-0,85	-5,12	<0,001	R	2	23	-0,84	-4,00	<0,001	R
5♂	39	32	7	0,64	3,84	<0,001	L	20	5	0,60	2,80	0,004	L
6♀	175	14	25	-0,28	-1,60	0,108	A	11	14	-0,12	-0,40	0,690	A
7♀	110	31	8	0,59	3,52	<0,001	L	22	3	0,76	3,60	<0,001	L
8♀	111	22	17	0,13	0,64	0,522	A	17	8	0,36	1,60	0,108	A
9♀	10	19	20	-0,03	0,00	1,000	A	0	25	-1,00	-4,80	<0,001	R
10♀	76	0	39	-1,00	-6,08	<0,001	R	6	19	-0,52	-2,40	0,015	R
11♀	132	19	20	-0,03	0,00	1,000	A	13	12	0,04	0,00	1,000	A
12♀	23	5	34	-0,74	-4,48	<0,001	R	19	6	0,52	2,40	0,015	L
13♀	205	7	32	-0,64	-3,84	<0,001	R	24	1	0,92	4,40	<0,001	L
14♀	81	3	36	-0,85	-5,12	<0,001	R	4	21	-0,68	-3,20	0,001	R

Таблица В.7 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у рыже-серых валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в неволе

№ особи и пол	Питание из бипедального положения						Питание из квадропедального положения					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	18	6	0,50	2,45	0,014	L	14	10	0,17	0,82	0,414	A
2♂	20	4	0,67	3,27	0,001	L	12	12	0,00	0,00	1,000	A
3♂	21	3	0,75	3,67	0,000	L	10	14	-0,17	-0,82	0,414	A
4♂	17	7	0,42	2,04	0,041	L	13	11	0,08	0,41	0,683	A
5♂	20	4	0,67	3,27	0,001	L	14	10	0,17	0,82	0,414	A
6♂	5	19	-0,58	-2,86	0,004	R	9	15	-0,25	-1,22	0,221	A
7♂	23	1	0,92	4,49	<0,001	L	18	6	0,50	2,45	0,014	L
8♂	19	5	0,58	2,86	0,004	L	11	13	-0,08	-0,41	0,683	A
9♂	17	7	0,42	2,04	0,041	L	14	10	0,17	0,82	0,414	A
10♂	14	10	0,17	0,82	0,414	A	13	11	0,08	0,41	0,683	A
11♂	18	6	0,50	2,45	0,014	L	15	9	0,25	1,22	0,221	A
12♂	22	2	0,83	4,08	<0,001	L	10	14	-0,17	-0,82	0,414	A
13♂	18	6	0,50	2,45	0,014	L	17	7	0,42	2,04	0,041	L
14♀	15	9	0,25	1,22	0,221	A	13	11	0,08	0,41	0,683	A
15♀	21	3	0,75	3,67	<0,001	L	16	8	0,33	1,63	0,102	A
16♀	16	8	0,33	1,63	0,102	A	12	12	0,00	0,00	1,000	A
17♀	6	18	-0,50	-2,45	0,014	R	10	14	-0,17	-0,82	0,414	A
18♀	12	12	0,00	0,00	1,000	A	11	13	-0,08	-0,41	0,683	A
19♀	21	3	0,75	3,67	<0,001	L	14	10	0,17	0,82	0,414	A
20♀	19	5	0,58	2,86	0,004	L	12	12	0,00	0,00	1,000	A
21♀	17	7	0,42	2,04	0,041	L	14	10	0,17	0,82	0,414	A
22♀	11	13	-0,08	-0,41	0,683	A	9	15	-0,25	-1,22	0,221	A
23♀	20	4	0,67	3,27	0,001	L	14	10	0,17	0,82	0,414	A
24♀	21	3	0,75	3,67	<0,001	L	18	6	0,50	2,45	0,014	L
25♀	19	5	0,58	2,86	0,004	L	15	9	0,25	1,22	0,221	A
26♀	20	4	0,67	3,27	0,001	L	8	16	-0,33	-1,63	0,102	A
27♀	19	5	0,58	2,86	0,004	L	13	11	0,08	0,41	0,683	A

Таблица В.8 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при аутогруминге у рыже-серых валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в неволе

№ особи и пол	Опора в трипедальном положении						Аутогруминг					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	6	47	-0,77	-5,63	<0,001	R	9	1	0,80	2,21	0,021	L
2♂	20	33	-0,25	-1,79	0,074	A	8	2	0,60	1,58	0,109	A
3♂	14	39	-0,47	-3,43	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
4♂	8	45	-0,70	-5,08	<0,001	R	6	4	0,20	0,32	0,754	A
5♂	21	32	-0,21	-1,51	0,131	A	-	-	-	-	-	-
6♂	13	40	-0,51	-3,71	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
7♂	29	24	0,09	0,69	0,492	A	10	0	1,00	2,85	0,002	L
8♂	41	12	0,55	3,98	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
9♂	3	50	-0,89	-6,46	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
10♂	25	28	-0,06	-0,41	0,680	A	-	-	-	-	-	-
11♂	9	44	-0,66	-4,81	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
12♂	51	2	0,92	6,73	<0,001	L	8	2	0,60	1,58	0,109	A
13♂	7	46	-0,74	-5,36	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
14♀	15	38	-0,43	-3,16	0,002	R	-	-	-	-	-	-
15♀	10	43	-0,62	-4,53	<0,001	R	10	0	1,00	2,85	0,002	L
16♀	22	31	-0,17	-1,24	0,216	A	7	3	0,40	0,95	0,344	A
17♀	30	23	0,13	0,96	0,336	A	-	-	-	-	-	-
18♀	26	27	-0,02	-0,14	0,890	A	-	-	-	-	-	-
19♀	28	25	0,06	0,41	0,680	A	-	-	-	-	-	-
20♀	11	42	-0,58	-4,26	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
21♀	29	24	0,09	0,69	0,492	A	-	-	-	-	-	-
22♀	21	32	-0,21	-1,51	0,131	A	-	-	-	-	-	-
23♀	16	37	-0,40	-2,88	0,004	R	10	0	1,00	2,85	0,002	L
24♀	14	39	-0,47	-3,43	<0,001	R	9	1	0,80	2,21	0,021	L
25♀	12	41	-0,55	-3,98	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
26♀	7	46	-0,74	-5,36	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
27♀	36	17	0,36	-2,61	0,009	L	-	-	-	-	-	-

Таблица В.9 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в неволе

№ особи и пол	Питание из бипедального положения						Питание из квадропедального положения					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	43	4	0,83	5,54	<0,001	L	29	6	0,66	3,72	<0,001	L
2♂	39	12	0,53	3,64	<0,001	L	30	17	0,28	1,75	0,080	A
3♂	27	5	0,69	3,71	<0,001	L	20	32	-0,23	-1,53	0,126	A
4♂	13	31	-0,41	-2,56	0,010	R	41	8	0,67	4,57	<0,001	L
5♂	24	15	0,23	1,28	0,200	A	26	12	0,37	2,11	0,034	L
6♂	40	8	0,67	4,47	<0,001	L	35	16	0,37	2,52	0,011	L
7♂	38	3	0,85	5,31	<0,001	L	42	10	0,62	4,30	<0,001	L
8♂	26	7	0,58	3,13	0,001	L	18	22	-0,10	-0,47	0,636	A
9♂	47	18	0,45	3,47	<0,001	L	38	14	0,46	3,19	0,001	L
10♂	30	5	0,71	4,06	<0,001	L	49	12	0,61	4,61	<0,001	L
11♂	37	16	0,40	2,75	0,005	L	25	16	0,22	1,25	0,211	L
12♂	34	7	0,66	4,06	<0,001	L	29	5	0,71	3,94	<0,001	L
13♂	26	9	0,49	2,70	0,006	L	37	17	0,37	2,59	0,009	L
14♀	35	15	0,40	2,69	0,007	L	31	11	0,48	2,93	0,003	L
15♀	33	0	1,00	5,57	<0,001	L	26	12	0,37	2,11	0,034	L
16♀	-	-	-	-	-	-	19	17	0,06	0,17	0,868	A
17♀	14	32	-0,39	-2,51	0,011	R	6	32	-0,68	-4,06	<0,001	R
18♀	29	9	0,53	3,08	0,002	L	43	14	0,51	3,71	<0,001	L
19♀	31	6	0,68	3,95	<0,001	L	26	6	0,63	3,36	<0,001	L
20♀	24	16	0,20	1,11	0,268	A	19	16	0,09	0,34	0,736	A
21♀	40	9	0,63	4,29	<0,001	L	41	14	0,49	3,51	<0,001	L
22♀	26	11	0,41	2,30	0,020	L	14	20	-0,18	-0,86	0,392	A
23♀	52	6	0,79	5,91	<0,001	L	38	16	0,41	2,86	0,004	L
24♀	28	4	0,75	4,07	<0,001	L	26	10	0,44	2,50	0,011	L
25♀	32	7	0,64	3,84	<0,001	L	31	12	0,44	2,74	0,005	L
26♀	29	2	0,87	4,67	<0,001	L	34	2	0,89	5,17	<0,001	L
27♀	26	16	0,24	1,39	0,164	A	33	15	0,38	2,45	0,014	L
28♀	11	27	-0,42	-2,43	0,014	R	27	17	0,23	1,36	0,174	A
29♀	41	13	0,52	3,67	<0,001	L	36	21	0,26	1,85	0,063	A
30♀	33	2	0,89	4,39	<0,001	L	27	10	0,46	2,63	0,008	L
31♀	28	9	0,51	2,96	0,003	L	12	34	-0,48	-3,10	0,002	R
32♀	39	10	0,59	4,00	<0,001	L	27	26	0,02	0,00	1,000	A
33♀	32	4	0,78	4,50	<0,001	L	29	10	0,49	2,88	0,003	L
34♀	22	12	0,29	1,54	0,121	A	25	16	0,22	1,25	0,211	A

Таблица В.10 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при аутогруминге у серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в неволе

№ особи и пол	Опора в трипедальном положении						Аутогруминг					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	42	15	0,47	3,44	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
2♂	31	14	0,38	2,39	0,016	L	29	6	0,66	3,72	<0,001	L
3♂	26	6	0,63	3,36	<0,001	L	32	9	0,56	3,44	<0,001	L
4♂	44	18	0,42	3,18	0,001	L	-	-	-	-	-	-
5♂	26	29	-0,05	-0,27	0,788	A	-	-	-	-	-	-
6♂	40	17	0,40	2,91	0,003	L	26	6	0,63	3,36	<0,001	L
7♂	38	16	0,41	2,86	0,004	L	34	0	1,00	5,66	<0,001	L
8♂	9	24	-0,45	-2,44	0,014	R	-	-	-	-	-	-
9♂	25	17	0,19	-1,08	0,280	A	38	15	0,43	3,02	0,002	L
10♂	36	5	0,76	4,69	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
11♂	27	16	0,26	1,52	0,126	A	27	11	0,42	2,43	0,014	L
12♂	14	33	-0,40	-2,63	0,008	R	-	-	-	-	-	-
13♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14♀	29	8	0,57	3,29	<0,001	L	39	8	0,66	4,38	<0,001	L
15♀	34	17	0,33	2,24	0,024	L	28	7	0,60	3,38	<0,001	L
16♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17♀	43	19	0,39	2,92	0,003	L	7	44	-0,73	-5,04	<0,001	R
18♀	37	11	0,54	3,61	<0,001	L	26	6	0,63	3,36	<0,001	L
19♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20♀	14	36	-0,44	-2,97	0,003	R	-	-	-	-	-	-
21♀	28	10	0,47	2,76	0,005	L	31	8	0,59	3,52	<0,001	L
22♀	22	34	-0,21	-1,47	0,141	A	-	-	-	-	-	-
23♀	30	11	0,46	2,81	0,004	L	34	6	0,70	4,27	<0,001	L
24♀	46	17	0,46	3,53	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
25♀	14	19	-0,15	-0,70	0,487	A	-	-	-	-	-	-
26♀	43	31	0,16	1,28	0,201	L	-	-	-	-	-	-
27♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28♀	18	41	-0,39	-2,86	0,004	R	29	14	0,35	2,13	0,032	L
29♀	27	9	0,50	2,83	0,004	L	30	3	0,82	4,53	<0,001	L
30♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31♀	39	22	0,28	2,05	0,040	L	-	-	-	-	-	-
32♀	31	9	0,55	3,32	<0,001	L	37	17	0,37	2,59	0,009	L
33♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34♀	11	23	-0,35	1,89	0,058	A	-	-	-	-	-	-

Таблица В.11 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при оттягивании края сумки матери у детёнышей серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в неволе

№ особи	Оттягивание края сумки матери					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1	17	6	0,48	2,09	0,035	L
2	11	4	0,47	1,55	0,118	A
3	22	6	0,57	2,83	0,004	L
4	26	10	0,44	2,50	0,011	L
5	16	0	1,00	3,75	<0,001	L
6	21	3	0,75	3,47	<0,001	L
7	5	13	-0,44	-1,65	0,096	A
8	18	5	0,57	2,50	0,011	L
9	14	3	0,65	2,43	0,013	L
10	24	6	0,60	3,10	0,001	L
11	17	2	0,79	3,21	<0,001	L
12	18	7	0,44	2,00	0,043	L

Таблица В.12 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при манипулировании пищевыми объектами и при высвобождении передней конечности из сумки матери у детёнышей серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в неволе

№ особи	Манипулирование пищей						Высвобождение из сумки матери					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1	21	4	0,68	3,20	<0,001	L	13	21	-0,24	-1,20	0,229	A
2	15	2	0,76	2,91	0,002	L	26	10	0,44	2,50	0,011	L
3	19	3	0,73	3,20	<0,001	L	22	5	0,63	3,08	0,002	L
4	20	8	0,43	2,08	0,036	L	15	7	0,36	1,49	0,134	A
5	13	2	0,73	2,58	0,007	L	12	16	-0,14	-0,57	0,572	A
6	15	9	0,25	1,02	0,307	A	11	5	0,38	1,25	0,21	A
7	18	0	1,00	4,01	<0,001	L	2	19	-0,81	-1,08	0,281	A
8	15	2	0,76	2,91	0,002	L	5	13	-0,44	-1,65	0,096	A

Таблица В.13 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у гребнехвостых кенгуру, *Bettongia penicillata* в неволе

№ особи и пол	Питание неживой пищей						Ловля живых насекомых					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	28	3	0,81	4,31	<0,001	L	33	3	0,83	4,83	<0,001	L
2♂	22	9	0,42	2,16	0,029	L	29	7	0,61	3,50	<0,001	L
3♂	24	7	0,55	2,87	0,003	L	27	9	0,50	2,83	0,004	L
4♂	26	5	0,68	3,59	<0,001	L	30	6	0,67	3,83	<0,001	L
5♂	22	9	0,42	2,16	0,029	L	31	5	0,72	4,17	<0,001	L
6♂	23	8	0,48	2,51	0,011	L	-	-	-	-	-	-
7♂	27	4	0,74	3,95	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
8♂	20	11	0,29	1,44	0,150	A	26	10	0,44	2,50	0,011	L
9♂	27	4	0,74	3,95	<0,001	L	31	5	0,72	4,17	<0,001	L
10♀	25	6	0,61	3,23	<0,001	L	32	4	0,78	4,50	<0,001	L
11♀	29	2	0,87	4,67	<0,001	L	30	6	0,67	3,83	<0,001	L
12♀	8	23	-0,48	-2,51	0,011	R	10	26	-0,44	-2,50	0,011	R
13♀	27	4	0,74	3,95	<0,001	L	26	10	0,44	2,50	0,011	L
14♀	26	5	0,68	3,59	<0,001	L	33	3	0,83	4,83	<0,001	L
15♀	23	8	0,48	2,51	0,011	L	34	2	0,89	5,17	<0,001	L

Таблица В.14 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при манипулировании гнездовым материалом у гребнехвостых кенгуру, *Bettongia penicillata* в неволе

№ особи и пол	Опора в трипедальном положении						Манипулирование гнездовым материалом					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	37	7	0,68	4,37	<0,001	L	25	4	0,72	3,71	<0,001	L
2♂	16	28	-0,27	-1,66	0,096	A	11	18	-0,24	-1,30	0,194	A
3♂	27	17	0,23	1,36	0,174	L	26	3	0,79	4,09	<0,001	L
4♂	30	14	0,36	2,26	0,023	L	27	2	0,86	4,46	<0,001	L
5♂	41	3	0,86	5,58	<0,001	L	23	6	0,59	2,97	0,002	L
6♂	27	17	0,23	1,36	0,174	A	-	-	-	-	-	-
7♂	38	6	0,73	4,67	<0,001	L	21	8	0,45	2,23	0,024	L
8♂	-	-	-	-	-	-	24	5	0,66	3,34	<0,001	L
9♂	40	4	0,82	5,28	<0,001	L	28	1	0,93	4,83	<0,001	L
10♀	24	20	0,09	0,45	0,652	A	25	4	0,72	3,71	<0,001	L
11♀	36	8	0,64	4,07	<0,001	L	26	3	0,79	4,09	<0,001	L
12♀	11	33	-0,50	-3,17	0,001	R	5	24	-0,66	-3,53	<0,001	R
13♀	39	5	0,77	4,97	<0,001	L	27	2	0,86	4,46	<0,001	L
14♀	37	7	0,68	4,37	<0,001	L	22	7	0,52	2,60	0,008	L
15♀	32	12	0,45	2,86	0,004	L	-	-	-	-	-	-

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

(обязательное)

Типы поведения с использованием одной передней конечности у сумчатых в природе



Рисунок Г.1 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у рыже-серых валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в природе. Использование одной передней конечности при питании из бипедального положения (А), питании из квадропедального положения (Б), опоре в трипедальном положении (В) у взрослых особей, высвобождении конечности из сумки матери у детенышей (Г), а также питание кустарниками и деревьями с асимметричным участием двух передних конечностей (Д, Е).

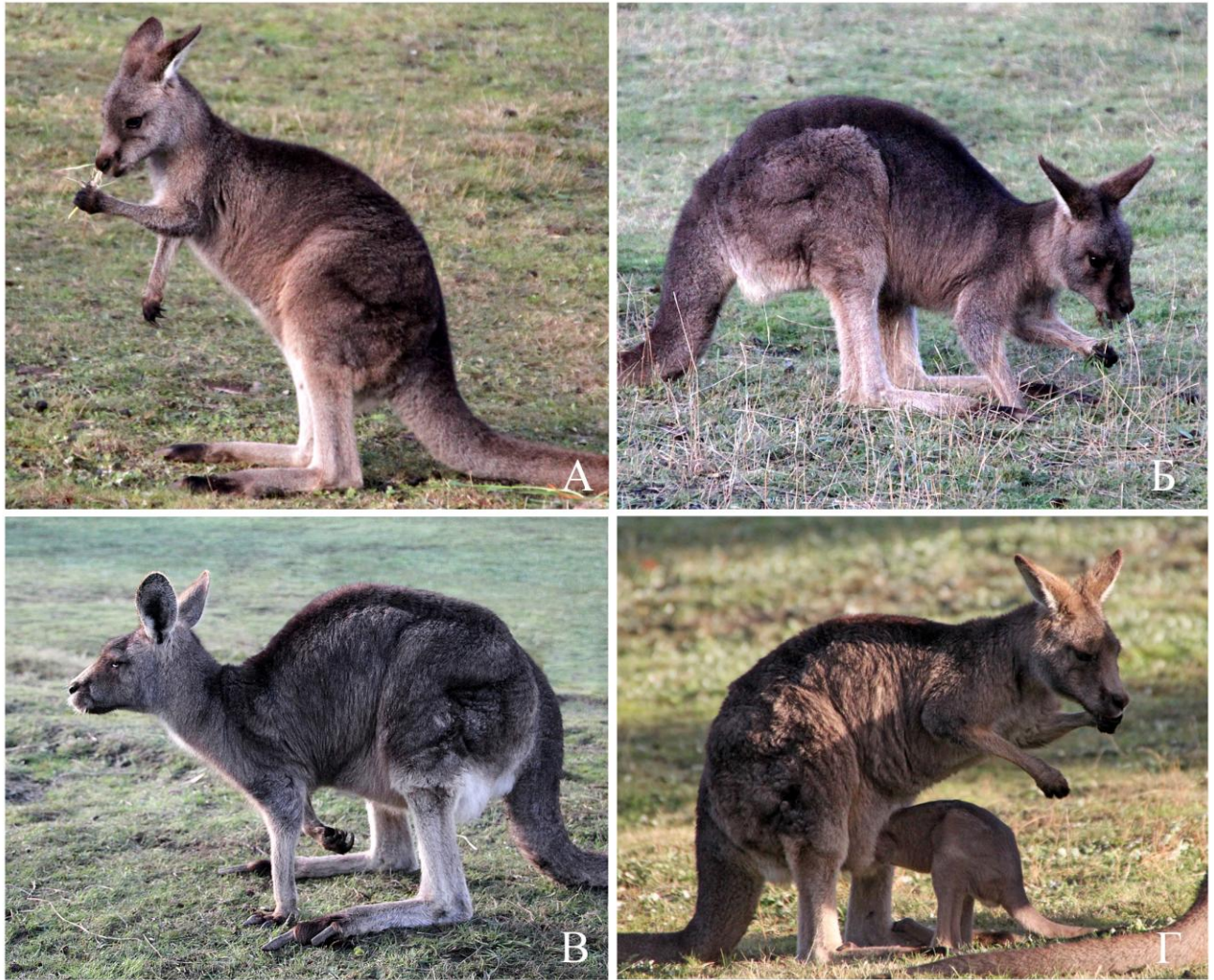


Рисунок Г.2 – Примеры типов поведения с использованием одной передней конечности у серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в природе. Использование одной передней конечности при питании из бипедального положения (А), питании из квадропедального положения (Б), поддержании трипедального положения (В) и аутогруминге (Г).



Рисунок Г.3 – Примеры типов поведения с использованием одной передних конечностей у рыжих кенгуру, *Macropus (Osphranter) rufus* в природе. Использование одной передней конечности при питании из бипедального положения (А), питании из квадропедального положения (Б) и аутогруминге (В).

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

(обязательное)

Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей у сумчатых в природе

Таблица Д.1 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у рыже-серых валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в природе

№ особи и пол	Питание из бипедального положения						Питание из квадропедального положения					
	Л	П	ИР	<i>z</i>	<i>p</i>	Предп.	Л	П	ИР	<i>z</i>	<i>p</i>	Предп.
1♂	19	5	0,58	2,65	0,007	L	-	-	-	-	-	-
2♂	25	11	0,39	2,17	0,029	L	14	4	0,56	2,12	0,031	L
3♂	10	16	-0,23	-0,59	0,557	A	9	23	-0,44	-2,30	0,020	R
4♂	-	-	-	-	-	-	6	21	-0,56	-2,69	0,006	R
5♂	17	0	1,00	3,88	<0,001	L	25	4	0,72	3,71	<0,001	L
6♂	13	15	-0,07	-0,19	0,851	A	10	5	0,33	1,03	0,302	A
7♂	25	6	0,61	3,23	<0,001	L	19	6	0,52	2,40	0,015	L
8♂	14	2	0,75	2,58	0,007	L	-	-	-	-	-	-
9♂	35	7	0,67	4,17	<0,001	L	26	8	0,53	2,92	0,003	L
10♀	27	6	0,64	3,48	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
11♀	-	-	-	-	-	-	14	3	0,65	2,43	0,013	L
12♀	21	5	0,62	2,94	0,002	L	0	17	-1,00	3,88	<0,001	R
13♀	3	16	-0,68	-2,75	0,004	R	-	-	-	-	-	-
14♀	21	14	0,20	1,01	0,311	A	-	-	-	-	-	-
15♀	20	2	0,82	3,62	<0,001	L	21	5	0,62	2,94	0,002	L
16♀	-	-	-	-	-	-	7	15	-0,36	-1,49	0,134	A
17♀	17	2	0,79	3,21	<0,001	L	12	3	0,60	2,07	0,035	L
18♀	25	3	0,79	3,97	<0,001	L	29	4	0,76	4,18	<0,001	L
19♀	28	10	0,47	2,76	0,005	L	-	-	-	-	-	-
20♀	29	5	0,71	3,94	<0,001	L	15	10	0,20	0,80	0,424	A
21♀	9	22	-0,42	-2,16	0,029	R	2	27	-0,86	4,46	<0,001	R
22♀	15	0	1,00	3,61	<0,001	L	13	3	0,63	2,25	0,021	L
23♀	23	4	0,70	3,46	<0,001	L	17	4	0,62	2,62	0,007	L

Примечание – (Здесь и далее по тексту) Л: число актов использования левой конечности, П: число актов использования правой конечности; ИР: индекс рукости, положительные значения – левосторонний уклон, отрицательные значения – правосторонний уклон; *z* – биномиальный критерий, Предп. – индивидуальное предпочтение в использовании передней конечности ($p < 0,05$): L – предпочтение левой конечности, R – предпочтение правой конечности; A – без предпочтения.

Таблица Д.2 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при аутогруминге у рыже-серых валлаби *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в природе

№ особи и пол	Опора в трипедальном положении						Аутогруминг					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	2	16	-0,78	-3,06	0,001	R	-	-	-	-	-	-
2♂	8	33	-0,61	-3,75	<0,001	R	14	2	0,75	2,75	0,004	L
3♂	11	12	-0,04	0,00	1,000	A	-	-	-	-	-	-
4♂	6	30	-0,67	-3,83	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
5♂	16	5	0,52	2,18	0,027	L	15	0	1,00	3,61	<0,001	L
6♂	-	-	-	-	-	-	18	3	0,71	3,06	0,001	L
7♂	7	27	-0,59	-3,26	<0,001	R	16	3	0,68	2,75	0,019	L
8♂	3	14	-0,65	-2,43	0,013	R	13	2	0,73	3,61	0,007	L
9♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10♀	11	28	-0,44	-2,56	0,009	R	22	6	0,57	2,83	0,004	L
11♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12♀	-	-	-	-	-	-	18	4	0,64	2,77	0,004	L
13♀	-	-	-	-	-	-	12	3	0,60	2,07	0,035	L
14♀	13	8	0,24	0,87	0,383	A	-	-	-	-	-	-
15♀	11	26	-0,41	-2,30	0,020	R	15	2	0,76	2,91	0,002	L
16♀	11	24	-0,37	-2,03	0,041	R	13	6	0,37	1,38	0,167	A
17♀	12	6	0,33	1,18	0,238	A	15	0	1,00	3,61	<0,001	L
18♀	-	-	-	-	-	-	20	6	0,54	2,55	0,009	L
19♀	2	17	-0,79	3,21	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
20♀	6	22	-0,57	2,83	0,004	R	-	-	-	-	-	-
21♀	18	24	-0,14	2,31	0,441	A	23	10	0,39	2,09	0,035	L
22♀	3	19	-0,73	3,20	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
23♀	10	29	-0,49	2,88	0,003	R	18	0	1,00	4,01	<0,001	L
24♀	2	15	-0,76	2,91	0,002	R	-	-	-	-	-	-

Таблица Д.3 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при манипулировании пищевыми объектами и при высвобождении конечности из сумки матери у детёнышей рыже-серых валлаби *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* в природе

№ особи	Манипулирование пищей						Высвобождение из сумки матери					
	Л	П	ИР	<i>z</i>	<i>p</i>	Предп.	Л	П	ИР	<i>z</i>	<i>p</i>	Предп.
1	14	1	0,87	3,1	<0,001	L	8	12	-0,20	-0,67	0,503	A
2	28	6	0,65	3,6	<0,001	L	23	18	0,12	0,62	0,533	A
3	6	9	-0,20	-0,52	0,607	A	11	7	0,22	0,71	0,481	A
4	15	5	0,50	2,01	0,041	L	14	13	0,04	0,00	1,000	A
5	16	0	1,00	3,75	<0,001	L	19	23	-0,10	0,46	0,644	A
6	11	8	0,16	0,46	0,648	A	26	20	0,13	0,74	0,461	A
7	3	13	-0,63	-2,25	0,021	R	5	21	-0,62	2,94	0,002	R
8	19	8	0,41	1,92	0,052	L	9	6	0,20	0,52	0,607	A
9	14	4	0,56	2,12	0,031	L	-	-	-	-	-	-
10	27	10	0,46	2,63	0,008	L	12	12	0,00	0,00	1,000	A
11	23	5	0,64	3,21	<0,001	A	19	4	0,65	2,92	0,003	L

Таблица Д.4 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у серых кенгуру, *Macropus (M.) giganteus* в природе

№ особи и пол	Питание из бипедального положения						Питание из квадропедального положения					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	-	-	-	-	-	-	15	0	1,00	3,61	<0,001	L
2♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3♂	17	6	0,48	2,09	0,035	L	8	13	-0,24	0,87	0,383	A
4♂	18	0	1,00	4,01	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
5♂	20	4	0,67	3,06	0,002	L	25	7	0,56	3,01	0,002	L
6♂	-	-	-	-	-	-	14	4	0,56	2,12	0,031	L
7♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8♂	7	11	-0,22	-0,71	0,481	A	6	19	-0,52	2,40	0,015	R
9♂	14	1	0,87	3,10	0,001	L	-	-	-	-	-	-
10♂	-	-	-	-	-	-	16	3	0,68	2,75	0,004	L
11♂	21	6	0,56	2,69	0,006	L	-	-	-	-	-	-
12♂	-	-	-	-	-	-	21	6	0,56	2,69	0,006	L
13♀	12	10	0,09	0,21	0,832	A	5	13	-0,44	0,64	0,523	A
14♀	26	7	0,58	3,13	0,001	L	-	-	-	-	-	-
15♀	-	-	-	-	-	-	23	8	0,48	2,51	0,011	L
16♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17♀	16	4	0,60	2,46	0,012	L	-	-	-	-	-	-
18♀	-	-	-	-	-	-	21	9	0,40	2,01	0,043	L
19♀	7	11	-0,22	0,71	0,481	A	10	14	-0,17	0,61	0,541	A
20♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21♀	19	5	0,58	2,65	0,007	L	26	9	0,49	2,70	0,006	L
22♀	17	2	0,79	3,21	0,001	L	-	-	-	-	-	-
23♀	20	8	0,43	2,08	0,036	L	2	14	-0,75	-2,75	0,004	R
24♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25♀	-	-	-	-	-	-	19	6	0,52	2,40	0,015	L
26♀	-	-	-	-	-	-	14	8	0,27	1,07	0,286	A
27♀	-	-	-	-	-	-	12	3	0,60	2,07	0,035	L
28♀	16	5	0,52	2,18	0,027	L	15	11	0,15	0,59	0,557	A
29♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30♀	22	6	0,57	2,83	0,004	L	-	-	-	-	-	-
31♀	-	-	-	-	-	-	23	7	0,53	2,74	0,005	L
32♀	17	0	1,00	3,88	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
33♀	-	-	-	-	-	-	18	7	0,44	2,00	0,043	L
34♀	3	15	-0,67	-2,59	0,008	R	5	16	-0,52	-2,18	0,023	R
35♀	23	7	0,53	2,74	0,005	L	29	10	0,49	2,88	0,003	L
36♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37♀	-	-	-	-	-	-	14	3	0,65	2,43	0,013	L
38♀	13	2	0,73	2,58	0,007	L	-	-	-	-	-	-

Таблица Д.5 – Индивидуальные предпочтения в использовании передней конечности при опоре в трипедальном положении и при аутогрумминге у серых кенгуру *Macropus (M.) giganteus* в природе

№ особи и пол	Опора в трипедальном положении						Аутогрумминг					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	16	3	0,68	2,75	0,004	L	-	-	-	-	-	-
2♂	-	-	-	-	-	-	23	14	0,24	1,32	0,188	A
3♂	12	8	0,20	0,067	0,503	A	23	8	0,48	2,51	0,011	L
4♂	-	-	-	-	-	-	16	4	0,60	2,46	0,012	L
5♂	17	1	0,89	3,54	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
6♂	22	9	0,42	2,16	0,029	L	18	1	0,89	3,67	<0,001	L
7♂	3	13	-0,63	2,25	0,021	R	15	3	0,67	2,07	0,035	L
8♂	-	-	-	-	-	-	12	19	-0,23	1,08	0,281	A
9♂	20	6	0,54	2,55	0,009	L	-	-	-	-	-	-
10♂	-	-	-	-	-	-	19	1	0,90	3,80	<0,001	L
11♂	13	3	0,63	2,25	0,021	L	20	8	0,43	2,08	0,036	L
12♂	27	12	0,38	2,24	0,023	L	22	9	0,42	2,16	0,029	L
13♀	-	-	-	-	-	-	21	7	0,50	2,60	0,008	L
14♀	21	6	0,56	2,69	0,006	L	18	6	0,50	2,25	0,023	L
15♀	-	-	-	-	-	-	12	14	-0,08	0,20	0,845	A
16♀	14	4	0,56	2,12	0,031	L	-	-	-	-	-	-
17♀	15	10	0,20	0,80	0,424	A	-	-	-	-	-	-
18♀	26	9	0,49	2,70	0,006	L	15	3	0,67	2,07	0,035	L
19♀	8	22	-0,47	2,37	0,016	R	10	5	0,33	1,03	0,302	A
20♀	16	5	0,52	2,18	0,027	L	-	-	-	-	-	-
21♀	20	8	0,43	2,08	0,036	L	17	4	0,62	2,62	0,007	L
22♀	-	-	-	-	-	-	5	19	-0,58	2,65	0,007	R
23♀	17	12	0,17	1,15	0,248	A	17	0	1,00	3,88	<0,001	L
24♀	5	19	-0,58	2,65	0,007	R	8	21	-0,45	2,23	0,024	R
25♀	-	-	-	-	-	-	15	3	0,67	2,59	0,008	L
26♀	12	6	0,33	1,18	0,238	A	19	6	0,52	2,40	0,015	L
27♀	-	-	-	-	-	-	8	24	-0,50	2,65	0,007	R
28♀	11	16	-0,19	0,77	0,442	A	17	5	0,55	2,35	0,017	L
29♀	15	4	0,58	2,29	0,019	L	-	-	-	-	-	-
30♀	8	20	-0,43	2,08	0,036	R	-	-	-	-	-	-
31♀	18	4	0,64	2,77	0,004	L	16	3	0,68	2,75	0,004	L
32♀	-	-	-	-	-	-	19	8	0,41	2,31	0,019	L
33♀	-	-	-	-	-	-	14	1	0,87	3,10	0,001	L
34♀	-	-	-	-	-	-	7	11	-0,22	0,71	0,481	A
35♀	21	7	0,50	2,46	0,013	L	20	6	0,54	2,55	0,009	L
36♀	24	11	0,37	2,03	0,041	L	12	22	-0,29	1,54	0,121	A
37♀	10	9	0,05	0,00	1,000	A	-	-	-	-	-	-
38♀	-	-	-	-	-	-	17	4	0,62	2,62	0,007	L

Таблица Д.6 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при питании у рыжих кенгуру, *Macropus (Osphranter) rufus* в природе

№ особи и пол	Питание из бипедального положения						Питание из квадропедального положения					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	17	3	0,70	2,91	0,003	L	18	6	0,50	2,25	0,023	L
2♂		-	-	-	-	-	23	8	0,48	2,51	0,011	L
3♂	17	10	0,26	1,15	0,248	A	2	15	-0,76	-2,91	0,002	R
4♂	19	0	1,00	4,13	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
5♂	13	3	0,63	2,25	0,021	L	15	3	0,67	2,59	0,008	L
6♂	-	-	-	-	-	-	12	8	0,20	0,67	0,503	A
7♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8♂	21	3	0,75	3,47	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
9♂	-	-	-	-	-	-	24	7	0,55	2,87	0,003	L
10♂	-	-	-	-	-	-	20	5	0,60	2,80	0,004	L
11♂	18	4	0,64	2,77	0,004	L	16	4	0,60	2,46	0,012	L
12♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13♂	-	-	-	-	-	-	15	0	1,00	3,61	<0,001	L
14♂	-	-	-	-	-	-	28	9	0,51	2,96	0,003	L
15♂	-	-	-	-	-	-	14	3	0,65	2,43	0,013	L
16♀	2	16	-0,78	3,06	0,001	R	-	-	-	-	-	-
17♀	-	-	-	-	-	-	19	5	0,58	2,65	0,007	L
18♀	-	-	-	-	-	-	25	8	0,52	2,79	0,005	R
19♀	13	3	0,63	2,25	0,021	L	18	1	0,89	3,67	<0,001	L
20♀	18	6	0,50	2,25	0,023	L	-	-	-	-	-	-
21♀	10	8	0,11	0,24	0,815	A	12	7	0,26	0,92	0,359	A
22♀	16	0	1,00	3,75	<0,001	L	24	2	0,85	4,12	<0,001	L
23♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24♀	28	4	0,75	4,07	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
25♀	-	-	-	-	-	-	19	0	1,00	4,13	<0,001	L
26♀	26	7	0,58	3,13	0,001	L	17	5	0,55	2,35	0,017	L
27♀	15	3	0,67	2,59	0,008	L	22	14	0,22	1,17	0,243	A
28♀	15	0	1,00	3,61	<0,001	L	-	-	-	-	-	-
29♀	20	7	0,48	2,31	0,019	L	0	15	-1,00	-3,61	<0,001	R
30♀	-	-	-	-	-	-	18	6	0,50	2,25	0,023	L
31♀	19	6	0,52	2,40	0,015	L	16	3	0,68	2,75	0,004	L
32♀	-	-	-	-	-	-	17	1	0,89	3,54	<0,001	L
33♀	15	4	0,58	2,29	0,019	L	-	-	-	-	-	-
34♀	13	2	0,73	2,58	0,007	L	-	-	-	-	-	-
35♀	-	-	-	-	-	-	5	17	-0,55	-2,35	0,017	R
36♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37♀	27	5	0,69	3,71	<0,001	L	32	9	0,56	3,44	<0,001	L
38♀	-	-	-	-	-	-	18	5	0,57	2,50	0,011	L
39♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40♀	-	-	-	-	-	-	12	5	0,41	1,46	0,143	A
41♀	12	3	0,60	2,07	0,035	L	18	0	1,00	4,01	<0,001	L

Таблица Д.7 – Индивидуальные предпочтения в использовании передних конечностей при опоре в трипедальном положении и при аутогрумминге у рыжих кенгуру *Macropus (Osphranter) rufus* в природе

№ особи и пол	Опора в трипедальном положении						Аутогрумминг					
	Л	П	ИР	z	p	Предп.	Л	П	ИР	z	p	Предп.
1♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2♂	17	3	0,70	2,91	0,003	L	-	-	-	-	-	-
3♂	-	-	-	-	-	-	10	6	0,25	0,75	0,454	A
4♂	14	2	0,75	2,75	0,004	L	17	3	0,70	2,91	0,003	L
5♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7♂	19	3	0,73	3,20	<0,001	L	14	3	0,65	2,43	0,013	L
8♂	16	5	0,52	2,18	0,027	L	21	4	0,68	3,20	<0,001	L
9♂	-	-	-	-	-	-	16	0	1,00	3,75	<0,001	L
10♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11♂	14	2	0,75	2,75	0,004	L	-	-	-	-	-	-
12♂	-	-	-	-	-	-	16	3	0,68	2,75	0,004	L
13♂	4	21	-0,68	-3,20	<0,001	R	-	-	-	-	-	-
14♂	23	1	0,92	4,29	<0,001	L	23	1	0,92	4,29	<0,001	L
15♂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17♀	19	4	0,65	2,92	0,003	L	22	8	0,47	2,37	0,016	L
18♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19♀	14	3	0,65	2,43	0,013	L	-	-	-	-	-	-
20♀	-	-	-	-	-	-	13	2	0,73	2,58	0,007	L
21♀	-	-	-	-	-	-	17	1	0,89	3,54	<0,001	L
22♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23♀	7	11	-0,22	-0,71	0,481	A	24	8	0,50	2,65	0,007	L
24♀	20	6	0,54	2,55	0,009	L	25	0	1,00	4,80	<0,001	L
25♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27♀	13	8	0,24	0,87	0,383	A	-	-	-	-	-	-
28♀	-	-	-	-	-	-	14	3	0,65	2,43	0,013	L
29♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30♀	14	3	0,65	2,43	0,013	L	25	2	0,85	4,23	<0,001	L
31♀	21	5	0,62	2,94	0,002	L	17	6	0,48	2,09	0,035	L
32♀	-	-	-	-	-	-	20	6	0,54	2,55	0,010	L
33♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34♀	16	0	1,00	3,75	<0,001	L	18	5	0,57	2,50	0,011	L
35♀	2	13	-0,73	-2,58	0,007	R	-	-	-	-	-	-
36♀	-	-	-	-	-	-	17	4	0,62	2,62	0,007	L
37♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39♀	-	-	-	-	-	-	2	14	-0,75	-2,75	0,004	R
40♀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41♀	-	-	-	-	-	-	16	3	0,68	2,91	<0,001	L