

Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра зоологии позвоночных

Березина Екатерина Алексеевна

**Сенсорная латерализация в поведении сайгака (*Saiga tatarica*) и
джейрана (*Gazella subgutturosa*) в природе**

Выпускная квалификационная работа
по направлению подготовки «Биология»
основная образовательная программа магистратуры «Биология»

Работа выполнена на кафедре
Зоологии позвоночных
Научный руководитель:
к.б.н., Каренина Карина Андреевна

Санкт-Петербург

2021

Оглавление

| | |
|---|-----------|
| Введение | 3 |
| Глава 1. Обзор литературы..... | 6 |
| 1.1. Сенсорные латерализации в поведении позвоночных животных | 6 |
| 1.2. Сенсорные асимметрии у копытных животных (отряды Perissodactyla и Artiodactyla)..... | 19 |
| Глава 2. Материалы и методы | 28 |
| Глава 3. Результаты | 35 |
| 3.1. Зрительная латерализация у джейрана при избегании источника потенциальной опасности и следовании за партнёром в группе | 35 |
| 3.2. Зрительная латерализация у сайгака при изучении окружающего пространства (бдительности)..... | 36 |
| 3.3. Сенсорная латерализация при изучении незнакомого объекта. | 37 |
| Глава 4. Обсуждение результатов..... | 41 |
| 4.1. Зрительная латерализация у джейрана при избегании источника потенциальной опасности и следовании за партнёром в группе | 41 |
| 4.2. Зрительная латерализация у сайгака при изучении окружающего пространства (бдительности)..... | 42 |
| 4.3. Сенсорная латерализация при изучении незнакомого объекта. | 44 |
| Выводы..... | 54 |
| Список использованной литературы..... | 55 |
| Приложение..... | 67 |

Введение

Функциональная асимметрия мозга – широко распространённая среди позвоночных животных черта, которая выражается в доминировании полушарий мозга в обработке информации и управлении определёнными реакциями. Она находит своё отражение в использовании сенсорных органов, проявляясь как предпочтение к асимметричному использованию органов чувств в различных реакциях, например, в реакциях на пищевые объекты (Kruyer et al., 1966; G. Vallortigara et al., 1998), в социальных взаимодействиях (Casperd & Dunbar, 1996; Deng & Rogers, 2002; Salva, 2012), в пространственной ориентации (Cowell et al., 1997; Tommasi & Vallortigara, 2001; Westin, 1998) и в реакциях на хищника (Austin & Rogers, 2012, 2014; Michelle A. Hook-Costigan & Rogers, 1998).

Накопление достаточно большого количества материалов, подтверждающих существование латерализации, привело к появлению гипотез о ролях полушарий мозга. Эти гипотезы призваны не только объяснить уже установленные функциональные асимметрии, но также и сделать предсказание относительно направления латерализации специфических реакций. Две гипотезы, описывающие разделение ролей между полушариями по принципу дихотомии, активно обсуждаются в современной литературе.

Гипотеза эмоциональной валентности (emotional valence hypothesis) предполагает доминирование левого полушария в обработке положительных эмоций, и правого – в обработке отрицательных эмоций (Najt et al., 2013). Изначально эта гипотеза была выдвинута для объяснения разделения ролей между полушариями мозга у человека: например, пациенты, прошедшие через процедуру «тест Вады», которая включает в себя временную инактивацию полушарий мозга с помощью инъекций анестезирующего амитал-натрия в правую или левую сонную артерию (Snyder & Harris, 1997), демонстрировали состояние, близкое к депрессивному, при инактивации левого полушария, и эйфорическое поведение при инактивации правого полушария (Silberman & Weingartner, 1986).

Вторая рассматриваемая в данной работе гипотеза – гипотеза приближения-избегания (approach-withdrawal hypothesis) предполагает доминирование левого полушария в реакциях, связанных с мотивацией к приближению, а правого – в реакциях, связанных с мотивацией к избеганию (Harmon-Jones, 2004). Изначально эта гипотеза обсуждалась в рамках гипотезы эмоциональной валентности, так как исследователи часто объединяли положительные эмоции с мотивацией к приближению, а отрицательные – с мотивацией к избеганию (Davidson, 1992; Najt et al., 2013). Однако, объединению гипотез противоречит агрессия (или злость), которая, несмотря на очевидную негативную эмоциональную окраску, часто оказывается связана с мотивацией к приближению (Berkowitz, 1993; Depue & Zald, 1993), и впоследствии было продемонстрировано доминирование левого полушария

в обработке агрессии (Harmon-Jones, 2004), что устанавливает границу между двумя гипотезами, обосновывая разделение объяснений функциональных асимметрий, выдвигаемых этими гипотезами.

Изначально обе гипотезы были разработаны в исследованиях на человеке, однако на данный момент они широко применяются для объяснения латерализации у других животных (обзорные работы Leliveld, 2019; Rogers, 2010). Однако, накоплено и достаточно большое количество исследований, противоречащих предсказанием гипотез (Farmer et al., 2018; Giljov et al., 2019; Giljov & Karenina, 2019; Jennings, 2012; Karenina et al., 2017; Peirce et al., 2000). В результате, остается под вопросом применимость этих гипотез для установления ролей полушарий мозга.

В данном исследовании изучаемой группой стали копытные животные (филогенетически отдалённые, но близкие по анатомическим и экологическим признакам представители отрядов Непарнокопытные (*Perissodactyla*) и Парнокопытные (*Artiodactyla*)). Копытные млекопитающие являются удобной моделью для изучения асимметрий в использовании зрительного анализатора. Латерально расположенные глаза и широкое поле монокулярного зрения позволяют изучать использование поля зрения одного глаза (Heesy, 2004), и практически полный перекрест зрительных нервов позволяет сделать вывод о доминировании одного из полушарий (Herron et al., 1978; Phillips et al., 2015). Групповой образ жизни копытных животных позволяет анализировать латерализацию в социальном поведении, в то время как пресс хищничества обуславливает постоянное нахождение копытных в состоянии бдительности, позволяя изучать латерализацию при мониторинге окружающей среды. Именно виды-жертвы, ведущие социальный образ жизни, являются основной моделью для изучения латерализованного поведения (Ghirlanda et al., 2009; Ghirlanda & Vallortigara, 2004).

Целью моего исследования стало протестировать две главенствующие гипотезы о разделении ролей между полушариями, используя как существующие, так и новые данные о поведении копытных в природе. Для выполнения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Исследовать зрительную латерализацию у джейрана при избегании источника потенциальной опасности и следовании за партнёром в группе.
2. Оценить зрительную латерализацию у сайгака при изучении окружающего пространства (бдительности) и при исследовании незнакомого объекта.
3. Исследовать ольфакторную латерализацию у сайгака при восприятии незнакомых запахов.

4. Сопоставить полученные данные о направленности сенсорной латерализации у джейрана и сайгака, а также у копытных, исследованных ранее, с предсказаниями гипотезы эмоциональной валентности и гипотезы приближения-избегания.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Сенсорные латерализации в поведении позвоночных животных

Функциональная асимметрия мозга – общая черта большого количества позвоночных животных. Она существует благодаря разделению ролей между полушариями – в некоторых функциях доминирует одно из полушарий. Существует гипотеза, предполагающая, что левое полушарие взвешивает альтернативные варианты при принятии решения и фокусирует внимание, позволяя анализировать информацию последовательно, при этом затормаживая функционирование правого полушария. Левое полушарие контролирует поведение в знакомых и обыденных ситуациях, в то время как правое полушарие ответственно за быстрое принятие решений в спонтанных и неожиданных ситуациях, управляет несфокусированным вниманием (MacNeilage et al., 2009; Rogers, 2002). Предположительно, такое разделение ролей появилось в эволюции ранних позвоночных животных как тенденция одного из полушарий к доминированию, и в дальнейшем роли полушарий расширились (MacNeilage et al., 2009).

Асимметрии в функционировании мозга описываются как видимые предпочтения в поведении, или латерализации: сенсорные и моторные. Моторные латерализации – предпочтение в использовании правых и левых частей тела в движении, например, асимметричное использование парных конечностей или асимметричные повороты тела (Rogers, 2009). Сенсорная латерализация определяется как неравноценная чувствительность к стимулам органов на двух сторонах тела и проявляется, например, как предпочтение использовать правый или левый глаз, ноздрю, ухо (Rogers, 2002).

Сенсорная латерализация у позвоночных животных может проявляться на разных уровнях: индивидуальном и групповом (популяционном). Индивидуальная латерализация проявляется как существование асимметрий в поведении одной особи, не связанных с общими предпочтениями в популяции. Например, подобная латерализация была продемонстрирована при оценке латерализации в агрессивных взаимодействиях чернополосых цихлид (*Archocentrus nigrofasciatus*) – на индивидуальные проявления латерализации оказывал влияние пол и агрессивность рыб (Reddon & Hurd, 2008). Групповая латерализация встречается в группе особей или у всех представителей вида. Это наиболее распространенный тип латерализации (Rogers, 2002). Групповые предпочтения для чернополосых цихлид были установлены в предпочтении использовать правый глаз при исследовании незнакомого окружения (Reddon & Hurd, 2009).

Первые доказательства существования сенсорных латерализаций у позвоночных животных (кроме человека) были получены в экспериментах на крысах – хирургическое

повреждение правого или левого полушария по-разному влияли на исследовательское поведение у крыс (Denenberg et al., 1978), вскоре после этого Роджерс и Ансон продемонстрировали, что цыплята домашней курицы с левым полушарием, обработанным химически (что привело к приостановке его функционирования), потеряли способность различать пищевые и непищевые объекты, в то время как цыплята с обработанным правым полушарием сохраняли такую способность (Rogers & Anson, 1979).

1.1.1. Асимметрии в использовании зрительного анализатора у позвоночных животных

Зрительная латерализация – неравноценное использование глаз при восприятии стимула и различия в реакциях, вызванных этим стимулом (Rogers & Andrew, 2002). Является наиболее изученным типом сенсорной латерализации среди позвоночных животных. Подобные асимметрии возможны вследствие неравноценного вклада полушарий мозга в обработку информации, поступающей от сетчатки. Латерально расположенные глаза позволяют изучать объект с использованием только одного глаза, и животные могут выбирать каким глазом изучать стимул. У большинства изученных рыб, рептилий, птиц и млекопитающих зрительная информация от сетчатки направляется в контралатеральное полушарие за счет перекреста зрительных нервов в хиазме, при котором большая часть волокон зрительного нерва (следовательно, и зрительная информация, движущаяся по этим волокнам от сетчатки в мозг) перекрещивается с волокнами парного зрительного нерва и направляется в противоположное (контралатеральное) полушарие. У рыб и рептилий широкое монокулярное поле зрения и крайне малое количество ипсилатеральных проекций в мозг (Giorgio Vallortigara, 2000). У млекопитающих с латерально расположенными глазами большинство волокон зрительного нерва также перекрещиваются в хиазме (например, 95% волокон зрительного нерва перекрещиваются у крыс) (Dunbar et al., 1994). У животных с фронтально расположенными глазами широкое бинокулярное поле зрения и количество волокон, направляющихся в ипсилатеральное полушарие также относительно велико. Однако, даже при бинокулярном осматривании достигается некоторая степень латерализованности. Волокон зрительного нерва, идущих от медиальной половины сетчатки (перекрещиваются и направляются в контралатеральное полушарие) больше, чем волокон от латеральной части сетчатки (Bishop et al., 1953). Также, зрительная информация к противоположному полушарию поступает быстрее, чем к ипсилатеральному в процессе бинокулярного восприятия стимула (Proudfoot, 1983).

В обзорной работе Л. Роджерс (Rogers, 2017) рассмотрены основные неинвазивные методы оценки асимметричного использования органов зрения, отражающие

латерализованную обработку зрительной информации. С помощью монокулярного тестирования (прикрывания одного из глаз) можно изучить природу реакции на стимул – предпочтение использовать правый или левый глаз при осматривании, что особенно полезно при работе с особями с широкими монокулярными полями зрения, так как благодаря почти полному перекрёсту зрительных нервов в хиазме в эксперименте отражаются различия в обработке зрительной информации в контралатеральных полушариях. Монокулярный тест может быть модифицирован с помощью вращения стимула по и против часовой стрелки вокруг тестируемого животного. Часто анализируется реакция животного на стимул, предъявляемый с разных сторон тела. Объект может быть показан животному в его бинокулярном поле зрения, в таком случае оцениваются повороты головы для изучения объекта монокулярно. Сравнение скорости и силы реакции на предъявленный с разных сторон тела стимул позволяет сделать вывод о доминировании одного из полушарий в анализе информации об этом зрительном стимуле (Rogers, 2017)

Зрительные латерализации широко распространены среди позвоночных животных. У большинства костных рыб глаза расположены по бокам тела. Они могут поворачиваться, чтобы изучать объект одним из глаз, и в эксперименте можно оценить угол положения тела относительно осматриваемого объекта. В экспериментах Миклози и соавторов (Miklósi et al., 1997) рыбам брахиданио-рерио (*Brachydanio rerio*) показывали незнакомый объект в конце длинного узкого аквариума. Рыбы предпочитали осматривать этот объект фронтальной частью поля зрения правого глаза. После нескольких предъявлений, когда стимул переставал быть незнакомым, предпочтение смещалось к левому полю зрения. Знакомая рыба также предпочтительно изучалась с использованием левого глаза. Авторы предполагают, что такие результаты связаны с тем, что правый глаз рыбы используют в ситуациях, когда необходимо затормозить быструю реакцию, подробно изучить и категорировать объект и принять решение о реакции, с помощью же левого глаза осматриваются знакомые объекты, которые не требуют особо внимания.

Латерализация у рыб также может быть изучена с помощью тестирования с зеркалом. Рыбу помещают в аквариум с одной или двумя зеркальными стенами, своё отражение рыба воспринимает как конспецифика (Sovrano et al., 1999; Sovrano & Andrew, 2006). Гамбузия (*Gambusia holbrooki*) ближе подплывала к хищнику, если её отражение располагалось слева (Bisazza et al., 1999), что отражает предпочтение осматривать конспецифика левым глазом (Rogers, 2005). Самки гамбузии дольше осматривали собственное отражение левым глазом, а самцы, в норме не демонстрирующие социальное поведение, не имели предпочтений в использовании глаз при изучении собственного отражения (Sovrano et al., 1999). У гольянов (*Phoxinus phoxinus*) и самцы, и самки социальны

и демонстрируют предпочтение осматривать своё отражение левым глазом (Santi et al., 2002). На меланотениях (*Melanotaenia duboulayi*) было установлено, что рыбы, предпочитающие осматривать своё отражение левым глазом быстрее обучались реагировать на условный стимул, чем предпочитавшие использовать правый глаз, что может послужить одним из доказательств связи латерализации и когнитивных навыков (Bibost & Brown, 2014).

Зеркальные тесты также были использованы на амфибиях. Головастики пяти видов (*Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana temporaria*, *Rana esculenta*, *Bombina variegata*) были протестированы в аквариумах с несколькими небольшими зеркалами. Головастики предпочитали приближаться к зеркалам, расположенным слева от них, и поворачивались к этим зеркалам левым боком так, чтобы смотреть на зеркало левым глазом (Bisazza et al., 2002). Аксолотли мексиканской амбистимы (*Ambystoma mexicanum*) так же предпочитали рассматривать отражение в зеркале левым глазом (Izvekov et al., 2018). Кроме того, на аксолотлях было установлено влияние зеркал на развитие асимметрий мозга амфибий. Трёхнедельные аксолотли чаще атаковали добычу справа от себя, при этом аксолотли, выращенные в аквариуме с зеркалами демонстрировали более сильную асимметрию в сторону использования правого глаза, чем особи, жившие в аквариуме с прозрачными стенами (Ogneva et al., 2018). Взрослые амфибии способны выбрасывать язык для ловли добычи и атаки на конспецификов. В эксперименте была протестирована скорость реакции (выбрасывание языка) у трех видов жаб (*Bufo viridis*, *Bufo bufo* и *Bufo marinus*) (G. Vallortigara et al., 1998). Жабы чаще атаковали добычу, которая появлялась справа; добычу, появляющуюся слева, жабы чаще всего игнорировали. Наоборот, конспецификов жабы атаковали чаще, если те появлялись в левом поле зрения. Более усложненную версию такого эксперимента провели Робинс и Роджерс (A. Robins & Rogers, 2006). В эксперименте жабам-агам *Bufo marinus* демонстрировали добычу, которая появлялась одновременно с двух сторон, в левом и правом монокулярных полях зрения. Жабы предпочитали атаковать добычу, расположенную слева. Полученные результаты можно интерпретировать следующим образом: реакция на сложный и незнакомый объект-добычу обрабатывается с большой скоростью в правом полушарии, что соответствует предыдущим данным, сообщающим о специализации правого полушария в быстрых ответах на новизну и потенциально опасные стимулы. Перенос хищного поведения в левое полушарие происходит тогда, когда вид добычи становится знакомым, что может послужить доказательством латерализации памяти (A. Robins & Rogers, 2006).

Идея специализации правого полушария на агрессивных ответах была также продемонстрирована на ящерицах – красногорлых анолисах *Anolis carolinensis*. Самцы этого

вида склонны к демонстрациям перед другими самцами. Эти демонстрации включают покачивания головы, расширение и демонстрация яркоокрашенного горла, особые позы, «угрозы» укусов и настоящие укусы. Наиболее агрессивно анолисы вели себя по отношению к оппоненту, которого видели в поле зрения левого глаза, а в неагрессивных взаимодействиях предпочитали смотреть бинокулярно (Deckel, 1995). Похожие результаты были продемонстрированы на диких популяциях *Urosaurus ornatus* (Hews & Worthington, 2001). Уже спарившиеся самки *Sceloporus virgatus* также предпочитают смотреть левым глазом на самцов, демонстрируя те же ключевые элементы, что используют самцы в агрессивных взаимодействиях (Hews et al., 2004) (таким образом они отвергают самцов).

Зрительные латерализации у птиц широко изучаются в течение последних тридцати лет. Первые эксперименты, направленные на изучение функциональной асимметрии мозга птиц, были инвазивными – например, обработка одного из полушарий, правого или левого, циклогесимидом. Эксперимент проводился на цыплятах домашней курицы (*Gallus domesticus*), иногда в сочетании с прикрыванием одного из глаз непрозрачным колпачком. Сам эксперимент требовал от цыпленка искать съедобные зерна среди камешков того же размера. Скорость, с которой птицы обучались отличать зерна от камней, измерялась как отношение правильных клевков к ошибкам среди первых 20 клевков. Птицы хуже различали объекты в задании, когда функционирование левого полушария было приостановлено с помощью химической обработки. Соответственно, когда работает только система левый глаз-правое полушарие, в ходе эксперимента птицы не обучались различению. При использовании только левого глаза при химически инактивированном правом полушарии, птицы лучше выполняли задание (Rogers & Anson, 1979).

Эмбрион птиц расположен в яйце асимметрично. С третьего по четырнадцатый день цыпленок лежит на левом боку на желтке, его левый глаз направлен к полупрозрачной скорлупе и стимулируется светом лучше, чем правый. С семнадцатого дня цыпленок «переворачивается» так, что теперь правый глаз и ухо направлены к скорлупе и получают больше сенсорной стимуляции (Freeman & Vince, 1974). Последние три дня развития в яйце сетчатка становится активной и пороги чувствительности слухового анализатора снижаются (Saunders et al., 1973; Sedláček, 1970) – благодаря этому, эти дни являются наиболее чувствительными для формирования асимметрий в мозге. Левое полушарие получает сигналы раньше, чем правое полушарие (так как правый глаз и ухо в чувствительный период оказываются ближе к поверхности), что приводит к более раннему формированию памяти в левом полушарии. Таким образом формируется основа будущих латерализаций – правое полушарие специализируется на быстро обрабатываемых ответах на новизну и на выборе информации, которая в дальнейшем будет обрабатываться в левом

полушарии (Rogers & Anson, 1979). Цыплята, вылупившиеся из яйца, инкубированного в полной темноте, формировали гибкие в социальной структуре группировки, в которых даже самый низкий в иерархии цыпленок мог соревноваться за более высокий ранг и получить доступ к еде – вероятно, это является следствием более низкой разницы в асимметрии мозга между цыплятами в группе, выращенной в темноте; асимметрия лучше развивалась у освещенных цыплят, что приводило впоследствии к более жесткой иерархии в группе (Rogers & Workman, 1989).

Агрессивное поведение некоторых птиц регулируется через систему левый глаз-правое полушарие. Цыплята, которым давали тестостерон, повышающий уровень агрессии, чаще атаковали движущуюся руку в экспериментах с закрытым правым глазом и с двумя открытыми глазами (Rogers et al., 1985). Доминирование правого полушария в агрессивных реакциях может быть частью специализации этого полушария в обработке социальных взаимодействий, распознавании конспецификов – цыплята хуже справлялись с различением конспецификов с прикрытым левым глазом (Deng & Rogers, 2002; Giorgio Vallortigara, 1992). Взрослые курицы способны обучаться различать конспецификов, используя систему правый глаз-левое полушарие (Deng & Rogers, 2002). Система левый глаз-правое полушарие, в свою очередь, специализируется в распознавании незнакомого стимула – цыпленок раньше реагирует на стимул, появляющийся на периферии зрения слева, чем справа (Rogers & Anson, 1979). Левый глаз также предпочтительно используется для изучения знакомых и нейтральных стимулов (Dharmaretnam & Andrew, 1994).

Обработка топографической информации в мозге также асимметрична у птиц. В эксперименте птицы были обучены находить пищу, закопанную в опилках используя подсказки на местности – геометрические (глобальная пространственная информация, например, расстояние от стен), или негеометрические сигналы, метки на предложенной территории. Цыплята, использующие правый глаз (левый был прикрыт), опирались на зрительные маркеры и абсолютное расстояние до объекта, цыплята, использующие левый глаз или изучающие территорию бинокулярно, опирались на геометрические сигналы (Tommasi & Vallortigara, 2001). Авторы предполагают, что левое полушарие ответственно за обработку абсолютных метрик (то есть количественных значений, независимых от чего-либо) и использует местные сигналы, а правое полушарие, наоборот, манипулирует информацией об относительном расстоянии между объектами.

Млекопитающие, как и птицы, всесторонне изучены в вопросах латерализации, особенно представители отряда Приматы. У приматов глаза расположены фронтально, благодаря чему поля зрения пересекаются большими частями своей площади, и только небольшие периферические поля остаются монокулярными. Кроме того, у приматов

зрительные нервы перекрещиваются не полностью и часть информации от глаз направляется в ипсилатеральное полушарие. Эти два факта вкупе осложняют исследования зрительной латерализации на приматах; оказывается сложно исключить участие ипсилатерального полушария в реакциях и иногда приходится прибегать к инвазивным методикам, таким как перерезание мозолистого тела, осуществляющего обмен информации между полушариями. Например, макаки-резус с перерезанным мозолистым телом в эксперименте лучше справлялись с тестом на различение лиц конспецификов, используя систему левый глаз-правое полушарие (Hamilton & Vermeire, 1988).

Несмотря на ограничения, вызванные широким полем бинокулярного зрения у приматов, некоторые тесты можно проводить и без хирургического вмешательства. Например, существует эксперимент, в котором примату предлагается изучить стимул, расположенный за ограничителем, через небольшое отверстие, в которое можно посмотреть только одним глазом. Галаго Гарнетта (*Otolemur garnettii*) предпочитали смотреть на пищевой стимул левым глазом, а на незнакомый объект – правым (Rogers et al., 1994). Макаки-резус в таком же эксперименте также на групповом уровне предпочитали смотреть на пищевой стимул левым глазом (Kruper et al., 1966). Обыкновенные игрунки (*Callithrix jacchus*) осматривали знакомый пищевой объект правым глазом, а модель хищника (две затаившиеся змеи) либо равноценно двумя глазами, либо левым (Michelle A. Hook-Costigan & Rogers, 1998). Схожим образом в эксперименте вели себя и шимпанзе (*Pan troglodytes*): на предпочитаемый тип пищи (бананы) они смотрели чаще правым глазом, а на модель змеи – левым (Braccini et al., 2012). Эдиповы тамарины (*Saguinus oedipus*) и капуцины-фавны (*Cebus apella*) продемонстрировали индивидуальные предпочтения в использовании глаз в эксперименте, но группового предпочтения установлено не было (McFerran, 1992; Westergaard & Suomi, 1996).

В нескольких экспериментах было продемонстрировано предпочтение приматов использовать систему левый глаз-правое полушарие при взаимодействиях с конспецификами. Гелады (*Theropithecus gelada*) агрессивнее реагируют на конспецификов, приближающихся с левой стороны, чем с правой. Предположительно, эта реакция начинается с восприятия конспецифика периферийным полем зрения и дальше контролируется правым полушарием мозга (Casperd & Dunbar, 1996). Гориллы (*Gorilla gorilla gorilla*) и шимпанзе (*Pan troglodytes*) продемонстрировали групповое предпочтение держать конспецифика в левом поле зрения (Quaresmini et al., 2014). Социальный ранг повлиял на латерализацию приближения к конспецифику: к высокоранговым мангабейм двух видов (*Cercocebus torquatus* и *Lophocebus albigena*) другие особи чаще приближались с левой стороны (Baraud et al., 2009).

Меньший объем статей охватывает латерализацию других млекопитающих, кроме приматов. В экспериментах на крысах продемонстрировано доминирование правого полушария в обработке топографической информации: они быстрее находили спасительную платформу в водном лабиринте (тест Морриса), используя левый глаз (монокулярный тест) (Cowell et al., 1997). Индийские афалины (*Tursiops aduncus*) предпочитают использовать левое поле зрения в социальных взаимодействиях (трение плавниками) (Sakai et al., 2006). Некоторые виды млекопитающих демонстрируют латерализацию в материнско-детских взаимодействиях: детёныши предпочитают приближаться и располагаться относительно матери так, чтобы она находилась в левом поле зрения как в обыденных ситуациях, так и в стрессорных (например, при побеге от хищника) (Karenina et al., 2017). Предположительно, подобное асимметричное поведение является не специфичной чертой материнско-детских взаимоотношений, а общей направленностью латерализации социальных взаимодействий: детёныши белухи (*Delphinapterus leucas*) и косатки (*Orcinus orca*) также предпочитали держать других детёнышей в поле зрения левого глаза (Karenina et al., 2010, 2013). Матери демонстрировали левосторонние предпочтения в стрессовых ситуациях (у гигантского кенгуру (*Macropus giganteus*) и косатки) (Karenina et al., 2013).

1.1.2. Асимметрии в использовании слухового анализатора у позвоночных животных

Существование слуховой латерализации у позвоночных доказано меньшим количеством работ, чем в случае зрительной латерализации. Основной причиной является сложность проведения экспериментов: сложно предъявлять звуковой сигнал так, чтобы звук попадал исключительно в одно ухо – достаточно быстро звук достигает и второго уха в интактных условиях. Прикрыть одно ухо также сложнее, чем один глаз, и даже если закрыть внешнее отверстие, звук все равно может распространяться через покровы тела. Ранее использовались инвазивные методики, однако в данное время предпочтение отдается неинвазивным экспериментам. Эксперименты с проигрыванием звука только в одно ухо возможно проводить на приматах, которых можно приучить использовать наушники. Также можно оценивать количество поворотов головы на звук, в ответ на звук, проигрываемый позади животного.

Эксперименты, демонстрирующие существование звуковой латерализации у рыб, достаточно редки. У некоторых рыб установлено анатомическое различие в размерах органов, производящих звук: у трехиглой рыбы-лягушки (*Batrachomoeus trispinosus*) размеры плавательных пузырей, которые они используют для создания звуков, отличаются: правый пузырь крупнее у 15 из 25 рыб (Rice & Bass, 2009), однако значение этих различий

не очевидно. Более очевидные результаты были получены при изучении поведения канального сомика (*Ictalurus punctatus*). Особи этого вида издают звуки с помощью трения отростка первого грудного позвонка о шероховатую поверхность бороздки на плечевом поясе, которое происходит при отведении плавника. Половина проанализированных рыб продемонстрировала предпочтение издавать звуки с помощью правого плавника (Fine et al., 1996). Подобное открытие может послужить доказательством доминирования левого полушария в создании звуков (так как большинство нервов, управляющих движениями плавников, перекрещиваются и управляются контралатеральным полушарием).

Несмотря на то, что многие виды амфибий обладают репертуаром звуков для коммуникации, доказательств латерализации этого процесса для них достаточно мало. Хирургическое «отключение» левого полушария у леопардовой лягушки (*Rana pipens*) привело к сильному снижению количества производимых звуков (Baueg, 1993). Самки лягушки *Babina daunchina* стали объектом эксперимента: с двух сторон от них проигрывались звуковые сигналы самцов, реакция самок регистрировалась с помощью ЭЭГ мозга. Результаты показали повышение активности левого полушария среднего мозга в ответ на сигналы с двух сторон, что может быть результатом более высокого внимания самок к сигналам, производимым самцами, и доминировании левого полушария в обработке этих сигналов (Fang et al., 2014).

Певчие птицы обладают одним из сложнейших вокальных аппаратов среди позвоночных животных и демонстрируют богатство производимых звуковых сигналов, что делает их привлекательной моделью для оценки звуковой латерализации. Для птиц существуют примеры асимметрии в производстве звука и в восприятии звуковых сигналов. У птиц существуют два вокальных центра в мозге – высший вокальный центр (higher vocal center, HVC) и nucleus robustus archistriatalis (RA), которые расположены в левом полушарии и управляют сиринксом. Эквиваленты этих центров в правом полушарии не участвуют в производстве песен (F. Nottebohm, 1980; Fernando Nottebohm et al., 1976). Сиринкс состоит из левой и правой частей, и песня может производиться двумя частями этого органа. Исследование на зебровых амадинах (*Taeniopygia guttata*) показало доминирование правого сиринкса в пении (Williams et al., 1992). Позже, эти результаты подверглись критике, и в новых исследованиях на амадинах было продемонстрировано ритмичное переключение между двумя частями звуковоспроизводящего аппарата (Schmidt & Ashmore, 2008). Электрофизиологические исследования активности в мозге зебровой амадины в ответ на песню конспецификов показали более сильную активацию в правом полушарии у самцов и опытных птиц (Phan & Vicario, 2010). Функциональная магнитно-резонансная томография мозга зебровой амадины также показала большую активацию в

правом полушарии зебровой амадины в ответ на проигрывание её собственной песни (Poirier et al., 2009). Обыкновенные скворцы (*Sturnus vulgaris*), подобно зебровым амадинам, не демонстрируют латерализации в производстве песни (Uchida et al., 2010), но прослушивание акустических сигналов приводило к более высокой активации в правом вокальном центре (HVC) (George et al., 2005). Более общая модель доминирования левого полушария в производстве и восприятии звуков также находит свое подтверждение у певчих птиц. Инъекции тестостерона самкам канареечных вьюрков (*Serinus canaries*) приводит к тому, что самки начинают воспроизводить песни самцов, и хирургическое отключение вокального центра в левом полушарии после такого воздействия приводило к более серьезным нарушениям в воспроизведении песни, чем в случае отключения правого вокального центра (Greenspon & Stein, 1983). Похожие результаты позже были получены на самцах этого вида (Halle et al., 2003). Доминирование левого полушария в восприятии песни было показано на японских амадинах (*Lonchura striata var. domestica*), которым потребовалось значительно больше времени на изучение новых песен от конспецифика после отключения левого вокального центра, чем после отключения правого (Okanoou et al., 2001).

Другие представители класса Птицы менее изучены в рамках латерализации, так как их вокальный репертуар меньше, что ограничивает варианты исследований. Повороты головы в ответ на воспроизведение звукового сигнала были изучены на южноамериканских гарпиях (*Harpia harpyja*) (Palleroni & Hauser, 2003). Опытные и неопытные птицы поворачивали голову вправо в ответ на голоса конспецификов и голоса жертв гарпии. Цыплята домашней курицы импринтируют голос матери почти сразу после рождения и отличают голос матери от голосов других куриц даже в темноте (Collias, 1952). Цыплятам в возрасте одного дня в течение двух-трех часов проигрывали звуки «кудахтанья», которое импринтировали, и чаще поворачивали голову так, чтобы слышать звук правым ухом, через пять-шесть часов после прослушивания они использовали левое ухо чаще (Miklósi et al., 1996). Такое переключение может быть связано с тем, что левое полушарие, задействованное первоначально, специализируется на обработке и категоризации важных сигналов, а правое – в обработке уже знакомых стимулов. Период между переключением может быть необходим для формирования запоминания.

Существуют доказательства асимметрии в использовании слухового анализатора у млекопитающих. Как и в случае со зрительной латерализацией, наиболее изученной группой млекопитающих остаются приматы. Эксперимент с воспроизведением звуков с двух сторон от тестируемого животного был изначально проведен на приматах. И правая, и левая зоны слуховой коры обрабатывают поступающие звуковые сигналы, но каждое из

полушарий получает больше проекций от контралатерального уха (Tervaniemi & Hugdahl, 2003). Таким образом, поворот головы в одну сторону означает доминирование полушария на противоположной стороне тела (Hauser & Andersson, 1994). 61 из 80 макак-резус (*Macaca mulatta*) поворачивали голову направо, когда слышали голос конспецификов и налево, когда слышали птичье пение (Hauser & Andersson, 1994). Эти результаты не были повторены на других приматах, что может свидетельствовать о том, что наблюдаемые предпочтения связаны не с доминированием полушарий в определенных реакциях, а с опытом, вниманием и ментальным состоянием тестируемых особей (Fischer et al., 2009). Более достоверные результаты можно получить, используя анализ на нейрофизиологическом уровне. Пять японских макак (*Macaca fuscata*) были обучены различать важные сигналы в голосах конспецификов. Все 5 протестированных животных демонстрировали предпочтение использовать правое ухо в этом задании (Zoloth et al., 1979). Этот результат был повторен в экспериментах с хирургическим отключением полушарий: отключение левой слуховой коры приводило к потере способности различать коммуникативные сигналы, отключение правого полушария не возымело подобного эффекта (Н. Е. Heffner & Heffner, 1986; Henry E. Heffner & Heffner, 1984). Анализ активности мозга макак-резус с использованием позитронно-эмиссионной томографии показал большую активацию левой височной доли мозга при прослушивании голосов конспецификов в сравнении с другими звуками (Poremba et al., 2004). В мозге приматов найдены также и анатомические отличия между правым и левым полушарием, которые могут свидетельствовать о существовании функциональных асимметрий. Левая височная доля в мозге приматов оказалась крупнее правой: у шимпанзе в левом полушарии крупнее зоны, являющиеся частью области Вернике (Gannon et al., 1998), у бонобо (*Pan paniscus*) и горилл крупнее левое поле Бродманна 44, которое является частью области Брока (Cantalupo & Hopkins, 2001).

Существуют доказательства существования слуховой латерализации и у других млекопитающих, не относящихся к приматам. Собакам (*Canis familiaris*) проигрывали записи голосов других собак и звуки грозы. В ответ на голоса конспецификов собаки чаще поворачивали голову вправо (что отражает доминирование левого полушария), однако голоса, отражающие яркие эмоции (например, страх), чаще приводили к повороту головы влево (доминирование правого полушария в обработке подобных сигналов). Звуки грозы чаще приводили к повороту головы влево (Siniscalchi et al., 2008). Гипотеза о том, что сигналы конспецификов обрабатываются в левом полушарии, была также подтверждена в экспериментах на калифорнийских морских львах (*Zalophus californianus*): она так же чаще поворачивали голову влево, когда слышали голоса конспецификов (Böye et al., 2005). У

грызунов более богатый вокальный репертуар, чем у хищных животных, что делает их более интересной моделью для изучения слуховой латерализации. Лактирующие самки домовый мыши (*Mus musculus*) были протестированы в условиях, в которых им нужно было выбирать между искусственным голосом мышат и нейтральным звуком. Самки с незакрытыми ушами и с закрытым левым ухом демонстрировали предпочтение к звукам детёнышей, в то время как мыши с закрытым правым ухом не показывали предпочтений к любому из сигналов, что вновь демонстрирует возможное доминирование левого полушария в обработке коммуникативных сигналов (Ehret, 1987).

1.1.3. Асимметрии в использовании обонятельного анализатора у позвоночных животных

Так как остальные сенсорные системы латерализованы, можно предполагать существование латерализации и в обонятельной системе. В строении обонятельной системы есть особенность, отличающая её от других сенсорных систем – сигналы, воспринимаемые обонятельным эпителием на одной стороне тела, в большинстве направляются в ипсилатеральное полушарие, и только небольшое количество волокон перекрещиваются (Shipley & Ennis, 1996).

Первые эксперименты, проверяющие существование асимметрии в восприятии запахов, были проведены на цыплятах домашней курицы (G. Vallortigara & Andrew, 1994). В эксперименте было проверено, вызывает ли какой-либо асимметричный ответ изменение запаха импринтированного объекта (внешний вид которого цыпленок помнит). Цыплята, левая ноздря которых была закрыта с помощью воска, предпочитали предмет со знакомым запахом, те, у кого была закрыта правая ноздря выбирали объекты случайно, без предпочтений. Предположительно, это может означать, что правое полушарие (с использованием правой ноздри) специализируется в различении знакомых и незнакомых запахов.

Любопытная функция латерализации обонятельной системы связана с навигацией. Речным угрям (*Anguilla anguilla*) закрывали одну из ноздрей с помощью инъекций силикона в период их миграции к местам размножения. Угри с закрытой левой ноздрей не справлялись с навигацией, а с закрытой правой – ориентировались без ошибок (Westin, 1998). Подобный эксперимент на птицах привел к обратным результатам – одностороннее закрытие ноздрей сизых голубей (*Columba livia domestica*) приводило к ухудшению способности ориентироваться, закрытие только правой ноздри - к потере способности ориентироваться (Gagliardo et al., 2007). Предположительно, продемонстрированное птицами в эксперименте доминирование левого полушария связано со сложившейся в

эволюции роли этого полушария в сфокусированном внимании и ориентации в ходе миграции (Rogers et al., 2011).

Обоняние является крайне важным чувством для млекопитающих в коммуникации и в отношениях хищников и жертв, однако, асимметричность использования обоняния у млекопитающих изучена относительно слабо. Одним из первых экспериментов в этой области стал эксперимент на собаках (*Canis familiaris*). В этом эксперименте собакам предлагали обнюхать предметы, различающиеся по вызываемому эмоциональному отклику: еда, лимон, вагинальный секрет самки в эструсе, а также запахи, вызывающие отторжение: адреналин и пот ветеринара (которого собаки знают и боятся). Оба отталкивающих запаха собака предпочтительно обнюхивала с использованием правой ноздри при первом предъявлении и в последующих, что демонстрирует специализацию правого полушария в обработке потенциально угрожающих стимулов. Не отталкивающие запахи сначала обнюхивались с использованием правой ноздри, при более поздних предъявлениях предпочтения переключались на использование левой ноздри (Siniscalchi et al., 2011). Полученные результаты вписываются в общую модель латерализации, по которой правое полушарие ответственно за обработку стимулов, обладающих новизной, а левое контролирует поведение в знакомых ситуациях и специализируется на обработке знакомых стимулов.

1.1.4. Асимметрии в использовании осязательного анализатора

Латерализация осязания была продемонстрирована на людях, но почти не изучена у других позвоночных животных. Выдающимся в этой области является исследование, проведенное на крысах (LaMendola & Bever, 1997). Крысы были протестированы в восьмилучевом круговом лабиринте, в котором пища располагалась в конце пяти рукавов из восьми. Крысы были обучены ориентироваться в этом лабиринте, опираясь на ориентиры, расположенные у каждого из лучей и особо расположенное над лабиринтом освещение. Усы крыс были анестезированы с одной из сторон тела. В ходе эксперимента крыс сажали в лабиринт в незнакомом месте, чтобы проверить их способность ориентироваться. Крысы с нечувствительными вибриссами на левой стороне тела лучше справлялись с прохождением лабиринта, с нечувствительными вибриссами на правой стороне – совершали больше ошибок при ориентировании. Это может быть связано с участием вибрисс в «ощупывании» ориентиров у каждого из входов в лабиринт, особенно тех, что ведут к нахождению еды (Rogers & Andrew, 2002). Соответственно, можно предполагать, что левое полушарие доминирует в ориентации крыс.

1.2. Сенсорные асимметрии у копытных животных (отряды *Perissodactyla* и *Artiodactyla*)

Термин «копытные животные» объединяет под собой филогенетически отдельные группы, два отряда – Парнокопытные *Artiodactyla* и Непарнокопытные *Perissodactyla*. Объединение этих групп считается возможным на основании экологического сходства этих отрядов травоядных животных. При оценке латерализации объединение этих групп можно считать возможным благодаря анатомическим свойствам и образу жизни этих животных, который мог служить основой для развития асимметрий в поведении и мозге животных (Ghirlanda et al., 2009; Ghirlanda & Vallortigara, 2004). Большинство копытных животных предпочитают групповой образ жизни, благодаря чему обладают широким спектром социальных взаимодействий. При этом, копытные являются частой добычей хищников, что в эволюции создавало особые условия для развития механизмов мониторинга окружающей среды для защиты от приближения хищников. Общая направленность асимметрий позволяет группам животных реализовать механизм «размытия», при котором вследствие синхронности действий отдельных особей хищник не может выбрать одну жертву из нескольких. В социальных взаимодействиях однонаправленность асимметрий позволяет лучше координироваться друг относительно друга. Таким образом, копытные животные оказываются удобной моделью для изучения сенсорных латерализаций, что отражено в большом количестве работ, описанных далее.

1.2.1. Зрительные асимметрии копытных

Как и для других позвоночных животных, для копытных наиболее изученной остается зрительная латерализация. Благодаря тому, что копытные животные являются видами-жертвами хищников, их зрительная система хорошо приспособлена к мониторингу окружающей среды: глаза, расположенные по бокам головы, обеспечивают широкие поля монокулярного зрения и только небольшое бинокулярное поле. Например, как минимум 110° полей зрения каждого из глаз лошади являются монокулярными, и только 60° -80° являются пересечением полей зрения двух глаз (Heesy, 2004; Murphy et al., 2009). Зрительные нервы копытных животных перекрещиваются в хиазме почти полностью: 90% волокон зрительных нервов у лошади и овцы направляются в контралатеральное полушарие (Cummins & Lahunta, 1969). Также исследован перекрест зрительных нервов для других копытных: 80,8% перекрещивается у пони, 82,9% у коров, 87,8% у свиней (Herron et al., 1978). Таким образом, оценивая использование одного из глаз в поведении копытных можно предполагать, что информация первоначально обрабатывается именно в

контралатеральном полушарии, что может отражать специализацию этого полушария в обработке информации данного типа.

Латерализованные реакции, изменяющиеся в зависимости от степени новизны предъявляемого объекта, изучены на некоторых видах позвоночных животных: для большинства позвоночных продемонстрировано предпочтение осматривать незнакомый объект с использованием левого глаза (соответственно, информация первично обрабатывается в правом полушарии), знакомый же объект предпочтительно осматривался правым глазом (доминирование левого полушария) (жабы-аги в работе Robins and Rogers 2006; цыплята домашней курицы в работе Rogers and Anson 1979). Подобные предпочтения объясняются тем, что незнакомый стимул требует быстрой обработки и реакции, а на подобных ответах специализируется именно правое полушарие (Rogers, 2005). Однако, есть и обратные результаты, демонстрирующие доминирование левого полушария в реакциях на новизну – эксперименты на рыбах брахиданио-рерио (Miklósi et al., 1997), на галаго (Rogers et al., 1994). Среди копытных животных асимметричная реакция на новизну также разнообразна: доминирование левого полушария продемонстрировано на лошадях (De Boyer Des Roches et al., 2008) и коровах (Kappel et al., 2017). Доминирование правого полушария продемонстрировано вновь на лошадях, но уже в других исследованиях: с использованием предметов (Larose et al., 2006), в исследовании реакции на нового человека, приносящего корм (Esch et al., 2019); в реакциях на незнакомого человека у коров (Phillips et al., 2015; Andrew Robins et al., 2018; Andrew Robins & Phillips, 2010). Реакции на знакомые объекты также разнообразны. Доминирование левого полушария продемонстрировано на лошадях, которые осматривают знакомого человека правым глазом (Proops & McComb, 2012), коровы так же реагируют на знакомого человека (Andrew Robins & Phillips, 2010). Трехдневные поросята, получавшие пищевое вознаграждение при предъявлении подвешенного оранжевого мяча, при предъявлении этого объекта без пищевого подкрепления более положительно реагировали на этот объект с закрытым левым глазом (Goursot et al., 2019). Предположительно, такая реакция свиней на объект связана с доминированием левого полушария в быстром распознавании положительного стимула. Поддерживая теорию о связи латерализации и эмоциональной валентности объекта, лошади активнее реагировали на стимул, вызывающий страх, предъявляемый с левой стороны (Austin & Rogers, 2007), чаще пытались убежать или принимали угрожающие позы при приближении человека слева (Sankey et al., 2011). Коровы более положительно принимали положение знакомого человека слева (Andrew Robins et al., 2018). В последнем исследовании не было продемонстрировано встречавшееся в других экспериментах переключение предпочтений (от доминирования правого полушария в обработке

информации о новых объектах к доминированию левого при предъявлении знакомых объектов), так как коровы осматривали правым глазом как знакомых, так и незнакомых людей – по мнению авторов, это может быть связано с процедурой эксперимента – коровы оказывались в разных условиях в ходе эксперимента, изменяли свое положение в загоне, приближались к кормушке, то есть элемент новизны присутствовал во всех вариантах проведения эксперимента.

Доминирование правого полушария в реакциях на новизну отражает его общие функциональные особенности: правое полушарие ответственно за быстрые, своевременные ответы на сигналы от окружающего пространства и управляет реакциями «бегства или битвы» (fight or flight) с помощью регулирования работы симпатической нервной системы. Переключение доминирующего полушария при повторных предъявлениях объекта соответствует идее о том, что правое полушарие служит для первоначальной оценки возможной угрозы, исходящей от незнакомого объекта, а левое полушарие, способное к категоризации, сравнивает объект с уже имеющимися в долговременной памяти образами и позволяет предположить возможные последствия от взаимодействия с объектом (Rogers et al., 2011).

Асимметричное поведение в состоянии бдительности и при мониторинге окружающей среды продемонстрировано на разных видах позвоночных животных, и для многих видов продемонстрировано доминирование системы левый глаз-правое полушарие (Bonati et al., 2013; Martín et al., 2010; Rogers & Kaplan, 2005), хотя в некоторых исследованиях подобный паттерн не обнаружен. Актуальным является вопрос о необходимости существования латерализованной реакции на хищников, так как подобное поведение может сделать добычу более предсказуемой для хищника. Однако, социальные виды, к которым относятся и копытные животные, получают выгоду от латерализации на групповом уровне, так как синхронное поведение облегчает движение в группе, когда всем животным необходимо быстро убежать и уклониться от хищника (Robins, 2019). Доминирование правого полушария в бдительности было продемонстрировано на одичавших домашних лошадях (*Equus caballus*) (Austin & Rogers, 2012), на лошадях Пржевальского (Austin & Rogers, 2014). Предпочтение поворачиваться левой стороной тела и смотреть левым глазом при оценке риска от приближающегося человека была показана на мигрирующих вапити (*Cervus canadensis*), причем степень латерализованности была выше у мигрирующих животных в сравнении с теми, кто не мигрирует и в течение всего года обитает вблизи людей (Found, 2017). В исследованиях на сайгаках были получены конфликтующие с общей теорией результаты, сайгаки чаще поворачивали голову вправо в состоянии бдительности, что, предположительно, связано с более общей ролью левого

полушария, как места категоризации объектов – для сайгаков оказывается важнее не быстрая реакция на стимул, а категоризация этого стимула, так как это проще сделать в среде обитания сайгаков – ровная одноцветная степь, на фоне которой появляющиеся объекты будут хорошо заметны и различимы (Fourie et al., 2021).

Большинство копытных животных живут в группах или стадах, часто содержащих большое число особей. Частые взаимодействия, происходящие при близком сосуществовании большого числа особей, часто оказываются латерализованными, причем направление латерализации часто сходится для большинства особей в группе. Эволюционно существование популяционных латерализаций у социальных видов объясняется существованием эволюционно-стабильной стратегии (evolutionary stable strategy, ESS) в контексте отношений хищник-жертва (Frasnelli & Vallortigara, 2018). Успешность вида определяется двумя контрастными влияниями: животные в группе, латерализованные «в одну сторону» при движении создают для хищника «эффект размытия» (dilution effect) – жертва, окруженная большим числом конспецификов имеет меньший шанс быть атакованной (Foster & Treherne, 1981); при этом цена общего направления асимметричных реакций – большая предсказуемость для хищника и более высокий шанс быть пойманными. Популяция выживает, используя эту эволюционно-стабильную стратегию, если два этих эволюционных влияния одинаково воздействуют на популяцию. Успешной стратегией для популяции является ситуация, в которой большинство особей действует согласованно, когда особи латерализованы в одну сторону, и небольшое число особей латерализовано в другом направлении и получает выгоды от возможности «удивить» хищника, проявляя нестандартное поведение, например, сбегая от хищника в другом направлении, чем большинство особей в популяции. Во внутривидовой коммуникации также есть свои выгоды и затраты относительно латерализованности на популяционном уровне: при кооперативных взаимодействиях выгодно быть синергичными, например, одинаково координироваться, при антагонистических – как и в случае с хищником, выгоднее отличаться от остальных, иметь способность удивить оппонента неожиданным направлением собственных реакций. Эта модель становится эволюционно-стабильной, если окружающая среда вынуждает особей кооперироваться и координировать свои действия, что вынуждает большинство особей в группе развивать сонаправленную с остальными членами группы асимметрию (Ghirlanda et al., 2009).

Важную роль в социальной жизни копытных животных играют агрессивные взаимодействия. Для большинства позвоночных животных характерно доминирование правого полушария в агрессивных взаимодействиях (Casperd & Dunbar, 1996; Deckel, 1995; News & Worthington, 2001; Rogers et al., 1985; G. Vallortigara et al., 1998), по причинам,

схожим с реакцией на новизну – в конфликтах важно быстро реагировать на небольшие изменения в поведении оппонента, поддерживать возбужденное состояние с помощью активации симпатической нервной системы. Общие закономерности подтвердились при оценке поведения до и во время схватки у самцов одичавшей лошади (Austin & Rogers, 2014), у сайгаков при преследовании оппонента (Giljov et al., 2019). Противоположно направленные асимметрии в агрессивных взаимодействиях демонстрируют зубры (*Bison bonasus*), которые чаще атакуют и ударяют в бок оппонента, расположенного в правом поле зрения (доминирование левого полушария) (Giljov & Karenina, 2019). Похожие результаты были получены на коровах, среди которых особи, предпочитавшие использовать правый глаз в агонистических взаимодействиях чаще побеждали, а коровы, использовавшие левый глаз, чаще сдавались (Phillips et al., 2015). Возможно, более бесстрашное, доминирующее поведение управляется левым полушарием, что и отразилось в выделяющемся из общей модели исследования на зубрах.

Поведение, направленное на избегание прямой конфронтации или на прекращение уже начавшейся схватки часто так же латерализованно, причем латерализованные взаимодействия могут стать способом разрешить конфликт «мирным путем» (Jennings, 2012). Например, на домашней свинье (*Sus scrofa domesticus*) продемонстрировано, что более латерализованные пары раньше прекращают стычку, чем слабо латерализованные особи (хотя в этом исследовании общего направления латерализации установлено не было) (Camerlink et al., 2018). Самцы лани (*Dama dama*) чаще прерывали демонстрации перед схваткой (“parallel walks”, особый тип взаимодействия, при котором самцы двигаются друг напротив друга, оценивая силы оппонента и принимая решение о необходимости схватки), когда наблюдали оппонента правым глазом, причем более часто прерывали схватку более крупные самцы, расположенные правым боком к оппоненту, в сравнении с более легкими самцами (Jennings, 2012). Зубры чаще прерывали схватку, когда оппонент находился в левом поле зрения (доминирование правого полушария). Предположительно, это связано со специализацией правого полушария в том числе и на снижении агрессии между особями (Giljov & Karenina, 2019); коровы так же чаще сдавались в схватках, когда оппонент находился в поле зрения левого глаза (Phillips et al., 2015). Исследование на сайгаках продемонстрировало, что самцы чаще сбегают от драки и преследуют оппонента, смотря на него левым глазом (Giljov et al., 2019). Исследования агрессивных взаимодействий на зубрах и сайгаках продемонстрировали, что часто это комплексное поведение, которое сложно описать простым доминированием правого полушария, и часто эти взаимодействия регулируются целым комплексом мотиваций, обеспечивающих разнонаправленные

асимметрии. При этом продемонстрировано, что нет одного «социального полушария» и оба принимают участие в разнообразных социальных взаимодействиях.

Разнообразные аффилиативные, положительные взаимодействия между особями часто сочетаются с асимметричным использованием органов чувств, причем в большинстве работ отражено доминирование правого полушария в обработке социальной информации. В исследовании Фармер (Farmer et al., 2018) было показано, что домашние лошади реже проявляют агрессию к конспецифику, который приближается слева. Содержащиеся в неволе канны (*Taurotragus oryx*) демонстрируют предпочтение располагаться относительно конспецификов так, чтобы смотреть на них левым глазом (Bordes et al., 2018). Овцы лучше распознают знакомых конспецификов, если изображение их лица предъявляется с левой стороны от животного (Peirce et al., 2000). В эксперименте, где овцам требовалось обойти преграду, чтобы присоединиться к членам своей группы, овцы демонстрировали предпочтение обходить преграду справа, что приводило к повороту головы вправо так, что конспецифики оказывались в поле зрения левого глаза (Versace et al., 2007).

Взаимодействия матери и детёныша являются положительно окрашенными для обоих участников процесса и подробно изучены (Karenina et al., 2017). В данной работе изучены виды с детёнышами, следующими за матерью при передвижении, учитывалось то, с какой стороны особь приближается к другой сзади, и с какой предпочитает находиться при движении. В данной работе из копытных животных изучены материнско-детские пары северного оленя (*Rangifer tarandus sibiricus*), сайгака (*Saiga tatarica tatarica*), овцебыка (*Ovibos moschatus*), диких лошадей (*Equus ferus caballus*), домашних овец (*Ovis aries*) и горных баранов (*Ovis ammon*). При медленном передвижении детёныши всех изученных видов предпочитали держать мать в поле зрения левого глаза. Такое предпочтение сохранялось не только в спокойных ситуациях, но и в стрессорных, например, при побеге. Жеребята чаще инициировали позитивные взаимодействия с матерью, когда располагались слева от неё, и реже разрывали связь с матерью, отходя от неё. Это может быть связано со специализацией правого полушария на обработке зрительно-пространственных сигналов из окружения, приводящей к особой внимательности к объектам в левом поле зрения. Предположительно, наблюдаемые предпочтения не ограничиваются только материнско-детскими взаимодействиями: детёныши овцебыков и сайгаков предпочитали приближаться к другим детёнышам так, чтобы те оказывались в поле зрения левого глаза. В стрессорных ситуациях матери также демонстрируют латерализованное поведение: в быстром беге кобылы предпочитают держать детёныша в левом поле зрения. В стрессорной ситуации матери требуется более точно и быстро анализировать состояние детёныша, что и приводит к доминированию в таких ситуациях системы левый глаз-правое полушарие.

Отдельно можно выделить зрительные латерализации, не относящиеся к перечисленным выше поведенческим реакциям. Изучение активности в мозге лошади с помощью ЭЭГ показало более высокую активацию в правом полушарии при внимательном отслеживании стимула (света от лазерной указки), а «отсутствие внимания» приводило к повышению активности в работе левого полушария, что соответствует идее о специализации правого полушария на внимании к деталям (Rochais et al., 2018). Асимметричное участие полушарий в ориентации животных продемонстрировано на других видах (Cowell et al., 1997; Tommasi & Vallortigara, 2001), но на копытных оно показано только на домашних козах (*Capra aegagrus hircus*), которые продемонстрировали более эффективное обучение ориентации в лабиринте с использованием пространственных ориентиров при участии правого полушария (Langbein, 2012).

1.2.2. Слуховые асимметрии копытных

Слуховые латерализации удобно изучать на копытных животных, так как у них, как и у многих других млекопитающих, есть подвижное внешнее ухо, которое служит для дополнительного усиления поступающих звуковых сигналов. Копытные двигают ушами, и по направлению ушей можно предполагать особое внимание особи к стимулам с этой стороны тела. Кроме того, можно анализировать реакции на стимул, прозвучавший справа или слева от особи (однако, как упоминалось в главе 1.2, достаточно сложно подавать звук так, чтобы он достиг только одного уха).

Реакции на звуки различаются в зависимости от их природы. Лошади поворачивают уши и голову вправо к колонке, когда слышат голоса соседствующих особей, но не показывают предпочтений при прослушивании звуков членов своей группы и незнакомых особей (Basile et al., 2009). На запись смеха людей (вероятно, положительно-звучащий для лошадей стимул, в сравнении с отрицательно-звучащим стимулом – рычанием человека) лошади чаще реагировали поворотом ушей вправо (Smith et al., 2018). Домашние козы поворачивали голову вправо при проигрывании голосов конспецификов (Baciadonna et al., 2018). Обоснованием таких реакций является гипотеза о специализации левого полушария в обработке знакомых, положительных либо не тревожных стимулов, как было продемонстрировано на собаках (Siniscalchi et al., 2008). В другом исследовании на лошадях (d'Ingeo et al., 2019) животные реагировали поворотом головы вправо на голоса людей, связанные с предыдущими положительными впечатлениями, а также был зарегистрирован тренд к повороту голову влево (доминирование правого полушария) на голоса, связанные с неприятными воспоминаниями.

1.2.3. Обонятельные асимметрии копытных

Как у других млекопитающих, у копытных стимулы от обонятельного эпителия обрабатываются ипсилатерально (например, использование левой ноздри отражает активацию левого полушария). Изучать обонятельные асимметрии можно изучая использование ноздрей при обнюхивании запахов с разной эмоциональной валентностью. Примером может послужить эксперимент, проведенный на домашней собаке (Siniscalchi et al., 2011). Животные предпочитали обнюхивать ватную палочку с нанесёнными пахучими веществами, используя разные ноздри: приятные, не отталкивающие запахи (еда, лимон, вагинальные выделения самки) собаки обнюхивали левой ноздрей, отталкивающие (адреналин, пот ветеринара) обнюхивали предпочтительно правой ноздрей. Эти результаты соответствуют общей модели, предполагающей превалирующее участие правого полушария в обработке возбуждающих и угрожающих стимулов и левого полушария – в анализе знакомых и/или позитивных стимулов. Участие правого полушария в обработке угрожающих стимулов было продемонстрировано и на лошадях – при обнюхивании запахов адреналина и мочи они использовали правую ноздрю и демонстрировали повышение поведенческой и физиологической реактивности (Siniscalchi et al., 2015). Правую ноздрю лошади также использовали при обнюхивании помета самцов (McGreevy & Rogers, 2005) и незнакомых объектов (De Boyer Des Roches et al., 2008).

1.2.4. Тактильные асимметрии копытных

Отдельного внимания заслуживает почти не изученная на данный момент латерализация тактильных ощущений. Лошадей часто тренируют, используя негативное подкрепление. В эксперименте (Ahrendt et al., 2015) лошадям надавливали на заднюю часть тела сбоку, и измеряли время, в течение которого лошадь не реагировала на такое воздействие. Гораздо большее количество приложенного давления потребовалось при воздействии на правый бок в сравнении с левым, что отражает меньшее восприятие в этой области с правой стороны тела. Похожие результаты были продемонстрированы в экспериментах на человеке – неприятные стимулы (прикладывание льда) люди лучше переносили, когда воздействовали на правую руку, в сравнении с левой (Schiff & Gagliesei, 1994). Предположительно, это объясняется тем, что правое полушарие (ответственное за чувствительность на левой стороне тела) специализируется на интенсивных и негативных эмоциях, соответственно обеспечивает более яркую реакцию на воздействие с левой стороны тела (Rogers & Andrew, 2002). Более подробно асимметричные реакции на тактильное воздействие были изучены в другом исследовании на лошадях (Sankey et al., 2011). Однолетние особи более негативно реагировали на прикосновения с левой стороны

тела, при этом особенно ярко лошади реагировали на прикосновение к левому плечу. Наоборот, при прикосновениях к правой части тела молодые лошади часто реагировали позитивно. Взрослые лошади одинаково позитивно реагировали на прикосновения с двух сторон тела. Тактильные взаимодействия (хэндлинг) с жеребьями в первые дни жизни могут приводить к развитию асимметрий в поведении в будущем. В исследовании (de Boyer des Roches et al., 2011) жеребята, получавшие односторонние тактильные стимуляции в детстве, по-разному реагировали на приближение человека в десятидневном возрасте: те, кого гладили с правой стороны, реже принимали приближающегося человека в сравнении с теми, кто не перенес хэндлинг или с теми, кого гладили с левой стороны тела. Негативные эффекты такого хэндлинга (нежелание десятидневных жеребят принимать приближение человека) могут быть результатом стрессорности воздействия в первый день жизни – жеребят испытывают стресс от того, что их заставляют в течение часа лежать на боку. Предположительно, сочетание поглаживаний с правой стороны и того, что жеребенок наблюдал экспериментатора правым глазом (так как лежал на боку) привело к быстрой ассоциации человека со стрессом, а проведение процедуры на левом боку не привело к закреплению негативного образа человека.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Зрительная латерализация у джейрана

Джейран (*Gazella subgutturosa*, Artiodactyla: Bovidae) – небольшая антилопа, величиной с некрпную овцу. Населяет пустыни и полупустыни Азии, ареал вида покрывает огромную территорию от Турции до Китая. Летом основная активность джейранов приходится на вечер и раннее утро, большую часть времени джерайны спокойно перемещаются и пасутся в небольших группах. В середине дня джейраны предпочитают прятаться в тени, лежа в небольших овальных ямках, которые самостоятельно себе выкапывают. Напуганные джейраны перемещаются на расстояние в 200-300 метров, развивая скорость до 60 км/ч. Воду в основном получают, поедая большое количество зелёной травы. Зимой они собираются в крупные стада, иногда состоящие из сотен особей. Джейранам свойственны сезонные миграции (Castelló, 2016).

Для изучения зрительных латерализаций у джейрана были использованы имеющиеся видеозаписи с квадрокоптера, сделанные в окрестностях национального парка Гоби-Гурван-Сайхан в Монголии. Всего было проанализировано 219 минут видеозаписей перемещений 82 джейранов из 16 групп.

В анализ были включены только видеозаписи, в которых квадрокоптер находился строго над группой джейранов – не анализировались те элементы записей, в которых квадрокоптер снимал животных сбоку, например, при полете к группе. Это позволяло точно фиксировать размеры особей, положение друг относительно друга и повороты головы. Также это позволило фиксировать реакцию джейранов на сам квадрокоптер, как на источник потенциальной опасности, по поворотам головы назад через правое или левое плечо.

Регистрировался размер каждой группы, перемещение особей в группах отслеживалось индивидуально (для удобства особи были случайным образом пронумерованы). Для каждой особи фиксировался её приблизительный возраст (на основе размера тела и рогов), для взрослых особей - пол. Самцы и самки джейрана окрашены одинаково, но самку отличает отсутствие лировидных рогов. При обработке видеозаписей положение особей в группе фиксировалось с десятисекундными интервалами. Для каждой особи в группе описывалось, есть ли в её монокулярном поле зрения особь, идущая впереди – «ведущая». Так как для джейрана нет точных данных о ширине его бинокулярного поля зрения, были взяты данные о размере бинокулярного поля у домашней козы (*Capra hircus*) – 63° (Heesy, 2004). Чтобы отслеживать положение впередиидущей особи именно в монокулярных полях зрения, был использован виджет Yahoo Widgets Protractor, который позволял накладывать поверх видео полупрозрачный транспортир, на котором можно было

отметить ширину бинокулярного поля зрения. Фиксировалась также дистанция, на которой находилась «ведущая» особь от описываемой – она оценивалась в длинах тел взрослой особи, причем из анализа исключались особи, находящиеся дальше, чем в пяти длинах тел от описываемой особи.

Все статистические анализы данных в данной работе проводились в программах GraphPad Prism 8 и JASP 0.11.1.0, а также на интернет-ресурсах VassarStats: Website for Statistical Computation (<http://vassarstats.net/index.html>) и Social Science Statistics (<https://www.socscistatistics.com/>). Во всех описанных далее тестах нормальность распределения оценивалась с помощью критериев Шапиро-Уилка и Колмогорова-Смирнова. Для нормально распределенных данных использовались параметрические критерии, ненормально распределенных – непараметрические критерии. Результаты принимались, как значимые, при значении $p < 0,05$.

Для проверки существования группового предпочтения осматривать источник потенциальной опасности правым или левым глазом был использован биномиальный тест, при этом от каждой особи в анализ был включен только первый зафиксированный поворот головы в сторону квадрокоптера. Анализ был проведен как для всех особей, так и отдельно для самок, самцов и детёнышей. Оценка индивидуальных предпочтений держать впередиидущую особь в правом или левом поле зрения была проведена для особей, у которых было зафиксировано более 10 латеральных положений впередиидущей особи – для этого анализа был использован индекс латеральности (laterality index, LI), который подсчитывался по формуле $LI = (L - R)/(L+R)$, где L и R соответствовали расположению впередиидущей особи слева или справа от описываемой. Значения индекса изменяются в диапазоне от -1,0 до +1,0, отрицательные значения соответствуют предпочтению держать особь в правом поле зрения, положительные – в левом поле зрения (Bisazza et al., 2000; Brown et al., 2007). Объединенные индексы для всех особей были проанализированы одновыборочным t-тестом Стьюдента. Далее, индексы анализировались по группам: предпочтения самцов, самок и детёнышей держать других особей в монокулярном поле зрения, предпочтения особей определенного пола и/или возраста держать детёнышей, самок или самцов в монокулярном поле зрения. Эти данные анализировались одновыборочным t-тестом Стьюдента или с использованием одновыборочного критерия знаковых рангов Уилкоксона. Зависимость между положением ведущей особи в правом или левом монокулярном поле зрения и дистанцией до неё анализировалась тестом Уилкоксона для парных данных (в анализ взяты только первые зафиксированные акты латерального положения конспецифика). Корреляция между LI особи и средним расстоянием до ведущей особи оценивалась с помощью корреляции Пирсона.

2.2. Сенсорные асимметрии у сайгака

Сайгак (*Saiga tatarica*, Artiodactyla: Bovidae) обитает в аридных регионах, предпочитая степи и полупустыни. Сайгак – кочующий вид, перемещающийся вслед за сезонно меняющейся растительностью. Сайгак распространен неравномерно, отдельные популяции номинативного подвида *Saiga t. tatarica* встречаются в Северно-Западном Прикаспии и в Казахстане. В зависимости от сезона меняется также и социальная структура популяции сайгака: осенью сайгаки формируют стада, насчитывающие до нескольких тысяч особей, массово мигрирующие на юг к зимним пастбищам. Стада перемещаются на 80-120 км в день (Castelló, 2016). К декабрю крупные стада распадаются на более мелкие группировки и с наступлением гона самцы начинают собирать гаремы самок. Весной сайгаки вновь собираются в крупные стада для кочевки на север в поисках мест для размножения. Летом самки с детёнышами держатся небольшими группами, в то время как самцы формируют самцовые стада. Когда сайгачата подрастают, они могут объединяться в небольшие группы (Соколов & Жирнов, 1998). В начале сентября наблюдаются смешанные группы, состоящие как из взрослых особей обоих полов, так и из подросших сайгачат (Gilev & Karenina, 2019).

Сбор данных проводился в ходе двух экспедиций в заказник «Степной» (Астраханская обл.) 14-25 сентября 2019 года и 16-25 сентября 2020 года. Сбор данных проводился у разлива вокруг артезианской скважины на территории заказника, который в тёплое время года ежедневно посещает большое количество сайгаков (более 1,5 тысяч особей при жаркой погоде). Сайгаки посещают артезиан для того, чтобы пить воду, поесть почву (источник минеральных солей), отдыхать и взаимодействовать с конспецификами; артезиан посещают особи разного пола и возраста (Gilev & Karenina, 2015; Giljov et al., 2019). Самцы отличаются от самок более крупными размерами, светлоокрашенными лировидными рогами и более крупным носом-хоботком. Детёныши в начале осени мельче взрослых особей, молодые самцы несут маленькие тёмные рожки.

Для оценки латерализованности состояния бдительности были сделаны видеозаписи из скрадка, расположенного вблизи скважины. Записи производились с 16 по 25 сентября 2019 года. Всего было получено 19 ч видеозаписей поведения 144 взрослых самок сайгака. Для каждой самки приблизительно оценивался размер группы по особям, находящимся вблизи от наблюдаемой самки. Состояние бдительности регистрировалось как прекращение предыдущей деятельности и подъем головы выше уровня плеч, латерализованность этого акта оценивалась по повороту головы вправо или влево. Предполагается, что поворот головы вправо или влево отражает бдительность по отношению к объектам именно в том поле зрения, куда животное поворачивает голову, так

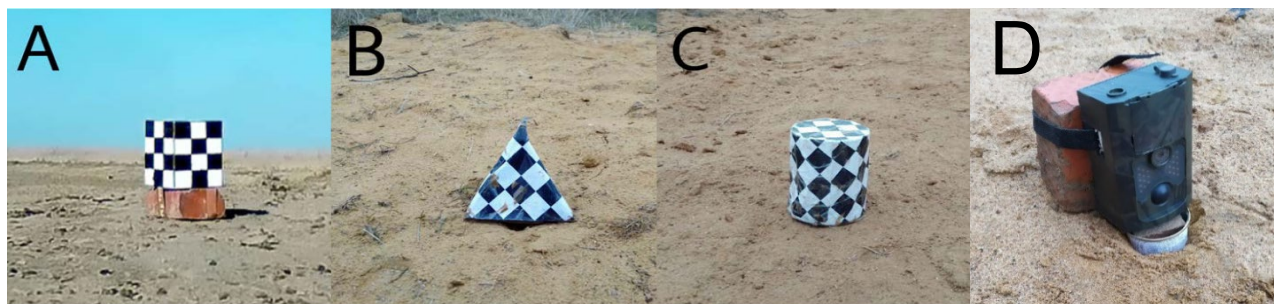
как изначально объект попадает в боковое поле зрения, а после животное поворачивает голову так, чтобы оценить объект более подробно, с использованием двух глаз и, например, оценить расстояние до угрозы с помощью стереоскопического зрения. Таким образом, поворот головы в сторону стимула отражает реакцию на стимул с этой стороны тела. Это разработанная и использованная ранее методика (Austin & Rogers, 2012). В анализ были включены только взрослые самки сайгака, что обусловлено выполненной ранее работой на взрослых самцах сайгака (Fourie et al., 2021) – данная работа позволяет дополнить картину групповых предпочтений у взрослых особей сайгака. Для каждой наблюдаемой особи регистрировались повороты головы вправо или влево в состоянии бдительности и длительность такого положения до опускания головы ниже уровня плеч. Для анализа всей популяции были использованы только первые латерализованные акты от каждой особи. Предпочитаемая сторона поворота головы была проанализирована биномиальным критерием, сравнение длительности осматривания в левую и правую сторону было проведено с использованием теста Манна-Уитни. Для всех проанализированных особей также была протестирована корреляция между размером группы и количеством поворотов головы (корреляция Спирмана). Для особей, у которых было описано более 10 актов, были подсчитаны LI. Существование индивидуальных предпочтений у особи было протестировано с помощью анализа LI одновыборочным t-тестом. С помощью корреляции Спирмана была проверена связь индексов латеральности с размером группы.

Для оценки латерализации при изучении незнакомого объекта вокруг описанного выше разлива артезианской скважины были размещены необычные для привычной для сайгака среды объекты формы и расцветки, которая предположительно является максимально незнакомой для сайгака. Были использованы три геометрические фигуры – куб, тетраэдр и цилиндр, обклеенные бумагой с черно-белым шахматным узором (Рисунок 2.1, А - С). Каждый объект оснащался фотоловушкой, регистрирующей с помощью датчиков движение, и в ответ на него включающей видеозапись на 30 секунд. Объекты каждый день перемещали на небольшое расстояние, чтобы снизить вероятность сайгаков привыкнуть к местоположению объекта и исключить влияние специфических условий месторасположения объекта. Также вблизи разлива размещалась камера без объекта, видеозаписи с которой послужили контрольными при обработке материалов. Возможность интерпретировать эти видеозаписи, как записи поведения сайгаков без дополнительного влияния связана с тем, что за два года до начала работы вокруг скважины сотрудники заказника разместили постоянно работающие фотоловушки для мониторинга численности популяции, посещающей скважину. Таким образом, можно предполагать, что сама по себе фотоловушка не является для сайгаков новым и незнакомым объектом. В 2020 году в

эксперимент также добавили фотоловушку, под которой размещался источник интенсивного, но, предположительно, незнакомого для сайгаков запаха – автомобильный ароматизатор с запахом «лимон» (Рисунок 2.1, D).

Рисунок 2.1. Фотографии объектов

A – куб, B – тетраэдр, C – цилиндр, D – фотоловушка с размещенным под ней автомобильным ароматизатором.



Всего в ходе работы проанализировано более 42 часов видеозаписей, описана реакция 1444 особей разных полов и возрастов. Взаимодействие с объектом регистрировалось как осматривание или обнюхивание объекта. Если животное демонстрировало реакцию на объект, описывалась эта реакция – бинокулярное осматривание, монокулярное осматривание (Рисунок 2.2, A) или принюхивание, его длительность и последующая реакция. Асимметричное обнюхивание регистрировалось по видимому сокращению носа-хоботка в сторону используемой ноздри (Рисунок 2.2, B).

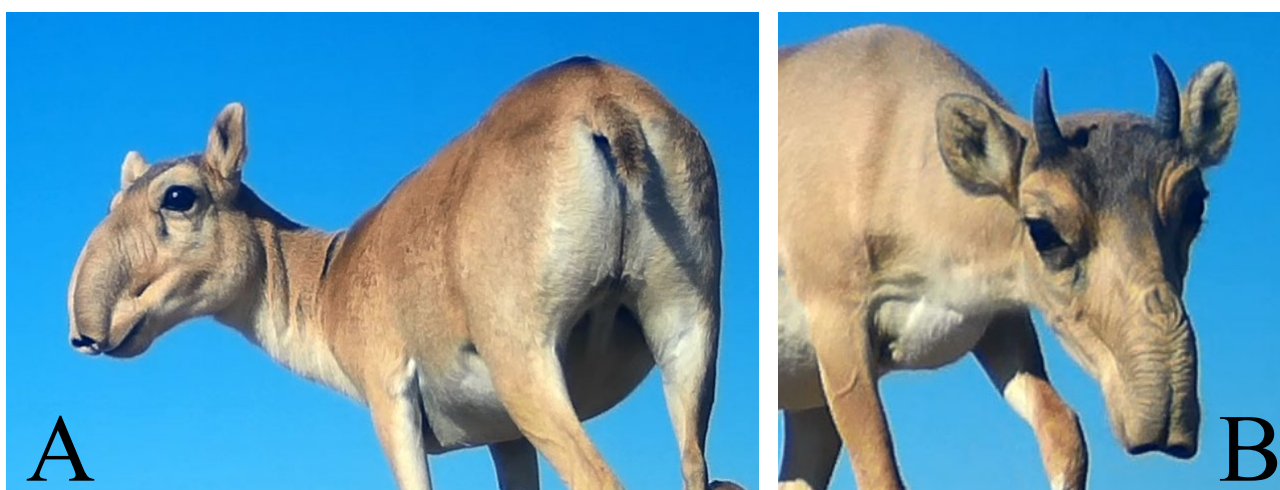


Рисунок 2.2. Асимметричное изучение объекта.

A – самка осматривает объект левым глазом, B – молодой самец осматривает объект бинокулярно и принюхивается правой ноздрей

Также отмечалось, движется ли сайгак или стоит на месте, и, если он двигался – сторона, в которую он направлялся относительно камеры. Для каждого акта взаимодействия с объектом регистрировалась дистанция, на которой сайгак находится от камеры, по

отношению высоты взрослого животного в холке к высоте кадра. Животные, высота которых была меньше $1/5$ кадра, исключались из анализа. Асимметричные реакции особей, находившихся на большем расстоянии было сложно оценить, поэтому, для исключения влияния способа обработки на полученные результаты было решено исключить из анализа реакции на большом расстоянии. Все нижеописанные анализы проводились отдельно для видеозаписей, полученных с одного объекта.

Вследствие методической ошибки при сборе данных с контрольной фотоловушки, над которой не был закреплен объект, данные за 2019 год были исключены из анализа (способ закрепления этой камеры отличался от остальных фотоловушек, поэтому эти данные нельзя использовать как контрольные для остальных анализов с использованием объектов). В ходе экспериментов в 2020 году вследствие непогоды цилиндр унесло ветром, поэтому данных получилось недостаточно для анализа (было записано поведение всего 29 особей), и эти данные были так же исключены из анализа. Данные, полученные за два года полевых экспериментов, были проверены по каждой фигуре на влияние конкретного года сбора для того, чтобы можно было провести объединение по годам. Для анализа влияния года сбора был использован точный тест Фишера и Z-тест для пропорций. В результате проведенных тестов в дальнейший анализ включены объединенные за два года данные с фотоловушки с закрепленным над ней кубом, а данные по тетраэдру анализировались отдельно, так как для них установлены значимые отличия в выборках по годам.

Для всех исследуемых особей было проанализировано движение вблизи камеры. Для каждой особи в анализе был использован первый акт взаимодействия с объектом. С помощью биномиального теста было проверено существование предпочитаемого направления (направо или налево) у объекта. Существование связи между направлением и расстоянием до объекта было протестировано с помощью теста Манна-Уитни.

Также было проанализировано асимметричное осматривание объекта. В анализ от каждой особи был взят только первый акт монокулярного осматривания (для некоторых анализов – первый акт любого осматривания объекта). Существование предпочтения осматривать определённый объект одним из глаз было протестировано с помощью биномиального критерия. Существование различий в расстоянии или длительности осматривания в зависимости от используемого глаза было проверено с помощью критерия Манна-Уитни. Взаимосвязь используемого глаза с полом сайгака и с последующей реакцией была протестирована с использованием точного теста Фишера. Для проверки существования предпочтения осматривать объект одним из глаз после бинокулярного осматривания был использован биномиальный тест. Связь предпочтения смотреть одним из глаз или бинокулярно с направлением движения была протестирована Z-тестом для

пропорций. Вследствие большого числа попарных сравнений в этом теста была использована поправка Бонферрони, по которой принимаемое значение *p-value* для результатов этого теста было снижено до $p > 0,017$.

Логистическая регрессия была использована для анализа влияния изученных факторов на используемый глаз, при этом длительность использования одного из глаз и расстояние, на котором было зафиксировано монокулярное осматривание, были использованы как непрерывные переменные, а направление движения или пол – как категориальная переменная.

Для анализа асимметричного использования ольфакторного анализатора для каждой особи в анализ были взяты по одному акту обнюхивания одной ноздрей. Существование предпочтений в использовании одной ноздри было протестировано биномиальным тестом. Существование связи между расстоянием до объекта и используемой ноздрей было проверено с помощью теста Манна-Уитни.

Логистическая регрессия была использована для анализа влияния изученных факторов на используемую ноздрю, при этом длительность использования одной из ноздрей и расстояние, на котором было зафиксировано одностороннее обнюхивание, были использованы как непрерывные переменные, а направление движения или пол – как категориальная переменная.

Глава 3. Результаты

3.1. Зрительная латерализация у джейрана при избегании источника потенциальной опасности и следовании за партнёром в группе

Анализ групповых предпочтений в асимметричном осматривании источника потенциальной опасности не выявил предпочтений как при объединении всех первых зафиксированных оглядываний (49% поворотов направо; биномиальный критерий, $z = -0,12$, $p = 0,9$), так и при объединении первых актов отдельно среди всех детёнышей (40% поворотов направо; $z = -0,8$, $p = 0,4$), самок (44% поворотов направо, $z = -0,38$, $p = 0,7$) и самцов (71% поворотов направо, $z = 1,34$, $p = 0,17$).

Анализ индивидуальных предпочтений джейранов в расположении относительно впередиидущей особи проводился с использованием индекса латеральности (LI). Из всех описанных особей LI удалось подсчитать для 54 особей, среди них 27 детёнышей, 15 самок и 12 самцов. Предпочтение не выявлено при объединении всех полученных индексов (одновыборочный t-тест, $t = 0,5073$, $df = 53$, $p = 0,614$). Для более детального анализа индивидуальных предпочтений были подсчитаны индексы для трех половозрастных групп, а также дополнительно подсчитаны для каждой особи предпочтения в расположении относительно только самок, самцов и детёнышей. Результаты приведены в Таблице 3.1 и на Рисунке 3.1, в некоторых сочетаниях особей данных оказалось недостаточно для анализа. Для нормально распределённых данных представлены результаты одновыборочного t-теста, для распределённых ненормально – результаты анализа с использованием одновыборочного критерия знаковых рангов Уилкоксона.

Таблица 3.1. Индивидуальные предпочтения в расположении относительно впередиидущей особи в зависимости от пола и возраста ведущей и следующей особи.

По столбцам распределены результаты в зависимости от пола и возраста описываемых особей, которые выбирают своё расположение относительно впередиидущей (ведущей)

особи. По строкам распределены по полу и возрасту ведущие особи.

НД – недостаточно данных.

| Ведущая Особь | Все | Самки | Самцы | Детёныши |
|------------------|--|----------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| Самки | $t=0,25$, $df=13$, $p = 0,80$ | НД | НД | $W = 20$, $p = 0,33$ |
| Самцы | $t = 1,43$, $df = 11$, $p = 0,18$ | НД | $t = 1,16$, $df=5$ $p = 0,29$ | НД |
| Детёныши | $t=0,26$, $df=26$, $p = 0,79$ | $t=0,78$, $df=15$ $p = 0,44$ | НД | $W = -37$, $p = 0,15$ |
| Все | $t = 0,51$, $df = 53$, $p = 0,61$ | $W = -82$, $p = 0,19$ | НД | $t=0,19$, $df=22$, $p = 0,84$ |

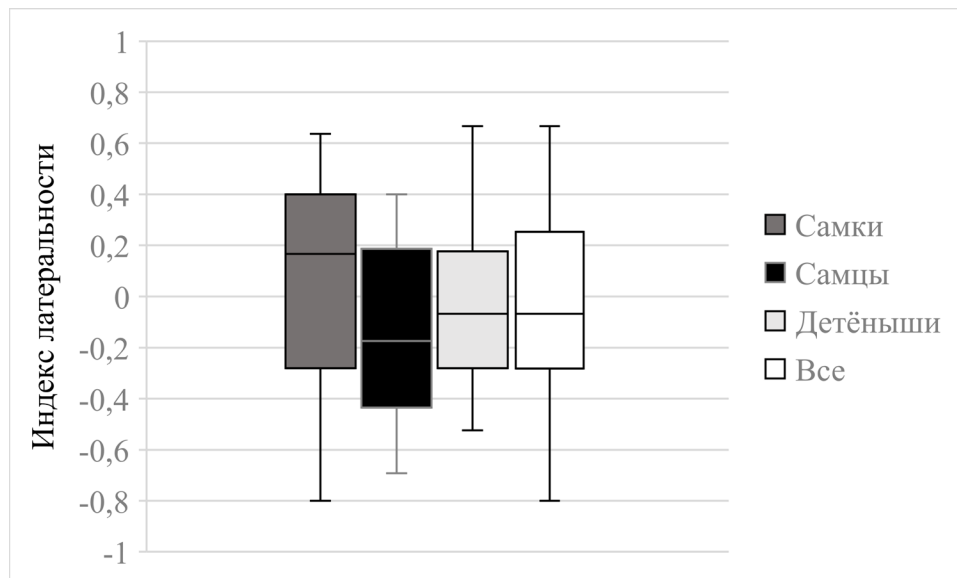


Рисунок 3.1. Диаграмма размаха индексов латеральности, отражающих индивидуальные предпочтения в расположении относительно впередиидущей особи для разных половозрастных групп.

Верхние и нижние границы прямоугольников отражают 75 и 25 квартили, линии внутри прямоугольников отражают средние значения (медианы). Линии, отходящие от каждого прямоугольника отражают максимальные и минимальные значения в каждой категории.

Не была установлена зависимость (на групповом уровне) между дистанцией до ведущей особи и расположением её в правом или левом монокулярном поле зрения (тест Уилкоксона для парных данных, $W = 265$, $p = 0,36$). Корреляции между средним расстоянием до ведущей особи и LI следующей особи установлено не было (корреляция Пирсона, $r = 0,127$, $p = 0,360$).

3.2. Зрительная латерализация у сайгака при изучении окружающего пространства (бдительности).

По анализу первых актов поворота головы в состоянии бдительности от каждой особи было установлено групповое предпочтение поворачивать голову вправо (86 поворотов из 144, 60%; биномиальный тест, $z = 2,25$, $p = 0,024$, Рисунок 3.2).

Не установлена зависимость направления поворота головы вправо или влево и длительности нахождения в таком состоянии (тест Манна-Уитни, $U = 2170$, $p =$

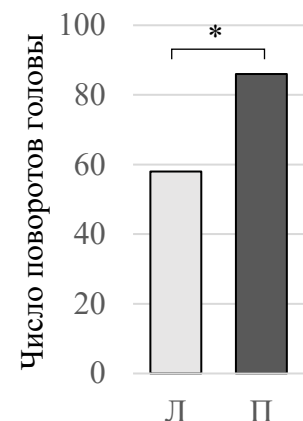


Рисунок 3.2. Сравнение числа поворотов головы в правую и левую сторону.

** - $p < 0,05$ (биномиальный тест)*

0,1747). Размер группы не коррелирует с числом поворотов головы (корреляция Спирмана, $r = 0,037$, $p = 0.664$).

Для анализа индивидуальных предпочтений были подсчитаны LI, всего получилось 15 индексов. Предпочтения поворачивать голову вправо или влево на основании индексов установить не удалось (одновыборочный t-тест, $t = 0,7633$, $df = 14$, $p = 0,458$). Корреляция индексов с размером группы также не была установлена (корреляция Спирмана, $r = -0,293$, $p = 0,289$).

3.3. Сенсорная латерализация при изучении незнакомого объекта.

В первую очередь были протестированы групповые предпочтения в движении вблизи камеры с объектом (куб, цилиндр, тетраэдр, Рисунок 2.1). Предпочитаемое направление движения было протестировано с использованием биномиального теста (в анализ включено только первое зафиксированное направление от каждой особи): сайгаки двигались вправо чаще вблизи фотоловушки с размещенным над ней цилиндром (59% описанных особей двигались вправо, $z = 3,52$, $p < 0,001$), с размещенным под ней запаховым стимулом (71% вправо, $z = 3,6$, $p < 0,001$). Относительно анализа направления движения вблизи тетраэдра, наблюдается различия по годам – в данных за 2019 год установлено предпочтение в движению влево (20% вправо, $z = -5,61$, $p < 0,001$), за 2020 – к движению вправо (70% вправо, $z = 3,13$, $p = 0,001$). Передвигаясь вблизи куба, сайгаки не демонстрировали предпочтения к определенному направлению (54% вправо, $z = 0,5$, $p = 0,62$). Контрольные данные, полученные с фотоловушки без объекта, демонстрируют отсутствие предпочтений при движении вблизи от неё (59% вправо, $z = 1,74$, $p = 0,08$). Не установлено зависимости между расстоянием до объекта и выбранным направлением движения для всех фигур и для контрольной фотоловушки (тест Манна-Уитни, $p > 0,05$) (Рисунок 3.3).

Для анализа групповых предпочтений в осматривании объектов также были использованы только первые акты асимметричного осматривания для каждой особи. Для контрольной фотоловушки предпочтений не установлено (63% осматриваний правым глазом, $z = +1,62$, $p = 0,103$). Не выявлено предпочтений при осматривании фотоловушки с закрепленным над ней кубом ($z = -1,52$, $p = 0,13$). Фотоловушку с закрепленным над ней цилиндром сайгаки чаще осматривали правым глазом (64% правых осматриваний, $z = +5,04$, $p < 0,001$). Предпочтения в осматривании тетраэдра различались по годам – в 2019 году продемонстрировано предпочтение осматривать фотоловушку левым глазом (31% правым, $z = -2,71$, $p = 0,006$), в 2020 – предпочтений не установлено (56% правых, $z = +0,75$, $p = 0,451$) (Рисунок 3.4).

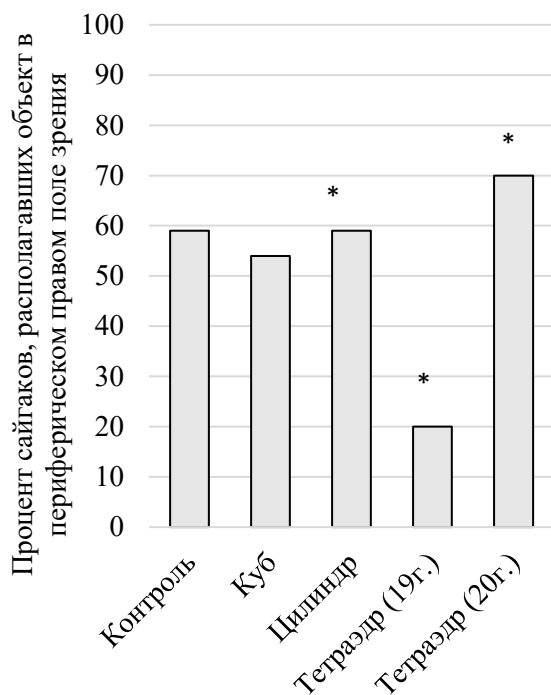


Рисунок 3.3. Проценты осматривания ловушки правым глазом при движении вблизи неё

* - $p < 0,05$ (биномиальный тест)

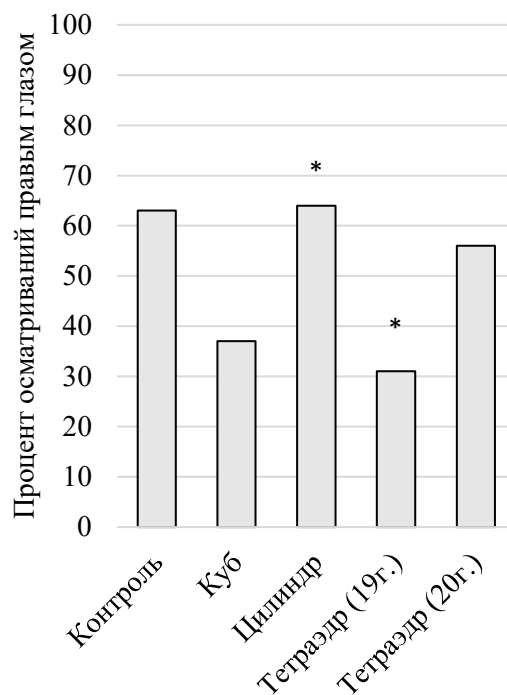


Рисунок 3.4. Проценты осматривания объектов и фотоловушки без объекта правым глазом

* - $p < 0,05$ (биномиальный тест)

Тест Манна-Уитни не выявил связь между монокулярным осматриванием объекта и расстоянием этого осматривания, а также длительностью этого осматривания (Таблица 3.2), за исключением более длительного изучения цилиндра правым глазом ($U = 10663, p = 0,047$).

Таблица 3.2. Результаты тестирования зависимости между используемым глазом при монокулярном осматривании, расстоянием осматривания и длительностью осматривания.

| Объект | Связь используемого глаза и расстояния | Связь используемого глаза и длительности |
|-----------------|--|--|
| Контроль | $U = 235,5, p = 0,797$ | $U = 228,5, p = 0,707$ |
| Куб | $U = 154, p = 0,112$ | $U = 203, p = 0,743$ |
| Тетраэдр (19г.) | $U = 373, p = 0,786$ | $U = 345,5, p = 0,472$ |
| Тетраэдр (20г.) | $U = 184,5, p = 0,127$ | $U = 213, p = 0,552$ |
| Цилиндр | $U = 11753, p = 0,543$ | $U = 10663, p = 0,047$ |

Для большинства фигур также не удалось установить зависимость зрительных асимметрий от пола. Анализ проводился с помощью попарного сравнения данных о

монокулярном осматривании представителями разных полов и возрастов с использованием точного теста Фишера ($p > 0,05$). Анализ с использованием логистической регрессии не продемонстрировал зависимости переменных от пола, кроме анализа данных по тетраэдру за 2020 год – сайгаки демонстрируют наибольшую вероятность использовать левый глаз, если они являются самцами ($p = 0,025$) (Приложение, Таблица 1.А)

При анализе зависимости между направлением движения и предпочитаемым способом осматривать объект с помощью Z-теста для пропорций установлено несколько закономерностей. При движении вправо относительно цилиндра установлено большее количество монокулярных осматриваний, чем бинокулярных ($z = -4.64, p < 0,001$). Для цилиндра и тетраэдра в оба года установлена зависимость направления движения влево и осматривания объекта левым глазом ($p < 0,001$), направления движения вправо и осматривания объекта правым глазом ($p < 0,001$).

Таблица 3.3. Связь осматривания объекта с направлением движения

Z тест для пропорций ($p < 0,017$), НД – недостаточно данных

| Пропорция ... | монокулярных осматриваний ко всем | осматриваний левым глазом к бинокулярным | осматриваний левым глазом к осматриваниям правым глазом | осматриваний правым глазом к бинокулярным |
|------------------|-----------------------------------|--|---|---|
| Контроль | <i>НД</i> | | | |
| Куб | $z = 1,64, p = 0,101$ | $z = 4,28, p < 0,001$ | $z = 0,86, p = 0,38$ | $z = -2,47, p = 0,013$ |
| Тетраэдр (19 г.) | $z = -0,62, p = 0,52$ | $z = 1,86, p = 0,06$ | $z = 4,94, p < 0,001$ | $z = -4, p < 0,001$ |
| Тетраэдр (20 г.) | $z = 0,98, p = 0,32$ | $z = 3,51, p < 0,001$ | $z = 5, p < 0,001$ | $z = -2,14, p = 0,03$ |
| Цилиндр | $z = -4,64, p < 0,001$ | $z = 6,05, p < 0,001$ | $z = 13,25, p < 0,001$ | $z = -9,9, p < 0,001$ |

При изучении следующих за осматриванием объекта реакций в большинстве случаев не удалось установить предпочитаемую реакцию на объект, однако осматривание цилиндра правым глазом чаще оканчивалось продолжением движения с потерей интереса к объекту

(точный тест Фишера, $p = 0,025$).

Таблица 3.4. Результаты анализа предпочтений в использовании одной ноздри при обнюхивании объекта

| Фигура | Предпочтение использовать одну ноздрию |
|-----------------|--|
| Куб | $z = 0, p = 1$ |
| Пустой | $z = 0,52, p = 0,6$ |
| Тетраэдр (19г.) | $z = -3,49, p < 0,001$ |
| Тетраэдр (20г.) | $z = 2,62, p = 0,007$ |
| Цилиндр | $z = 2,91, p < 0,001$ |
| Запах | $z = 0, p = 1$ |

Анализ асимметричного использования ноздрей продемонстрировал предпочтение в использовании правой ноздри при обнюхивании цилиндра и тетраэдра (2020 г.), левой – при обнюхивании тетраэдра в 2019 г. Для куба, контрольной камеры, а также в случае с камерой с дополнительным запаховым

стимулом предпочтений в использовании одной ноздри не обнаружено (Таблица 3.4). Зависимость между используемой ноздрей и расстоянием обнюхивания также не удалось установить (тест Манна-Уитни, $p > 0,05$ для всех фигур и запахового стимула).

Логистическая регрессия с использованием направления вблизи объекта, как фактора, выявила, что при движении влево вблизи контрольной фотоловушки и цилиндра сайгаки с большей вероятностью используют левую ноздрю (контроль – $p = 0,008$ (Приложение, Таблица 2.А), цилиндр – $p < 0,001$ (Приложение, Таблица 2.Б)). Использование пола, как фактора, позволило установить повышенную вероятность для сайгаков-самцов использовать левую ноздрю для обнюхивания цилиндра ($p = 0,015$) (Приложение, Таблица 2.В).

Глава 4. Обсуждение результатов

4.1. Зрительная латерализация у джейрана при избегании источника потенциальной опасности и следовании за партнёром в группе

В рамках тестируемых гипотез ожидалось, что доминирующем полем зрения в реакции на источник потенциальной опасности (квадрокоптер) будет левое. Гипотеза эмоциональной валентности предполагает доминирование правого полушария в реакциях, связанных с негативными эмоциями (M. A. Hook-Costigan & Rogers, 1998; Najt et al., 2013), гипотеза приближения-избегания предполагает доминирование той же системы в реакциях избегания (Harmon-Jones, 2004; Kelley et al., 2017). Доминирование правого полушария в реакциях, связанных со страхом и избеганием, было продемонстрировано на нескольких видах копытных, например, при предъявлении незнакомого пугающего стимула лошадям (Austin & Rogers, 2007) и при осматривании человека у диких вапити (Found, 2017). В то же время, в координации с конспецификами ожидаемым результатом было доминирование системы правый глаз-левое полушарие, так как это поведение связано с положительными эмоциями и со стремлением приблизиться для сохранения пространственной близости в группе. Доминирование левого полушария в социальных взаимодействиях так же отражено в нескольких работах, например, при прослушивании голосов конспецификов (Baciadonna et al., 2018; Basile et al., 2009). Однако, следует отметить, что описанное разделение полей между полушариями оспаривается результатами нескольких работ как на копытных, так и на позвоночных животных в целом (Bisazza et al., 1999; Karenina et al., 2017; Quaresmini et al., 2014; Santi et al., 2002).

В рамках данного эксперимента не удалось установить латерализации ни в реакциях на потенциальную опасность, ни в следовании за другим членом группы. В большинстве исследований степень проявления асимметричных реакций повышалась в стрессорных ситуациях. Например, у нескольких видов рыб показано значимое повышение выраженности латерализации поведенческих реакций, если в окружающей их среде присутствовал хищник (Ferrari et al., 2017). У млекопитающих в парах матерей с детёнышами матери не демонстрировали латерализацию при слежении за детёнышем в спокойной ситуации, но при стрессе демонстрировали доминирование правого полушария (Karenina et al., 2017). В данном исследовании продемонстрирован иной паттерн – в присутствии дополнительного стрессорного стимула, латерализация в поведении не выражена. Можно предположить, что данный результат связан с самим источником беспокойства животных. Квадрокоптер является совершенно незнакомым элементом окружения джейранов, и снижение проявлений латерализации может быть связано с

принципиальным отличием от естественного стрессора, такого как, например, приближающийся хищник, который бы, вероятно, вызвал естественное и описанное у других видов повышение степени асимметрии в поведении. Снижение проявлений латерализованного поведения вследствие влияния повышенного антропогенного беспокойства было продемонстрировано на популяциях гусей (Zaunagutdinova et al., 2020). В ситуациях, когда антропогенное беспокойство отсутствовало, наблюдалась выраженная латерализация во взаимном расположении членов моногамных пар, тогда как при избегании человека социальная латерализация в парах «исчезала».

Иное возможное объяснение связано с ролью правого полушария в наблюдаемом поведении. До сих пор остается спорным достоверное разделение функций между полушариями. Существуют несколько статей, демонстрирующих доминирование правого полушария в социальных взаимодействиях (Farmer et al., 2018; Karenina et al., 2017; Peirce et al., 2000), доминирование правого полушария в управлении реакциями, связанными со стрессом, было описано выше. Таким образом, правое полушарие может быть ответственно за обе изучаемые в данной работе реакции, возможно, вследствие использования сходных когнитивных навыков, например, высокой реактивности. В ситуациях, когда требуется обрабатывать социальную информацию и стрессогенные факторы, вследствие параллельной обработки двух реакций, очевидное, отражающееся в поведении доминирование полушария в каждой из этих реакций по отдельности может снижаться.

Обобщая полученные результаты, можно заключить, что в поведении джейрана не удалось установить латерализации. Вероятно, поведение этих копытных требует более подробного изучения с меньшим стрессорным воздействием, вследствие которого, вероятно, не удалось установить асимметрию в избегании источника потенциальной опасности и при передвижении в группе. Предположительно, в соответствии с другими изученными копытными животными (например, так же изученный в этой работе сайгак, относящийся к тому же подсемейству (*Antilopinae*), демонстрирует латерализацию в многих аспектах поведения), для джейранов так же свойственны асимметрии, которые еще не удалось установить.

4.2. Зрительная латерализация у сайгака при изучении окружающего пространства (бдительности).

Состояние бдительности направлено на мониторинг среды и связано с негативными эмоциями, например, со страхом вероятного приближения хищника. Оценить состояние бдительности в рамках гипотезы приближения-избегания сложнее, так как в состоянии бдительности копытные животные часто замирают и прекращают предыдущую

деятельность, сугубо изучая окружающую среду, не пытаясь убежать или приблизиться. В рамках гипотезы эмоциональной валентности в состоянии бдительности ожидаемо доминирование системы левый глаз-правое полушарие, что продемонстрировано в нескольких предыдущих работах (Bonati et al., 2013; Martín et al., 2010; Rogers & Kaplan, 2005). В данной работе при анализе числа поворотов головы вправо и влево в состоянии бдительности у самок сайгака установлено предпочтение к концентрации внимания к стимулу в правом поле зрения, что отражает доминирование левого полушария. Сходные результаты были получены на выборке взрослых самцов сайгака (Fourie et al., 2021). Таким образом, результаты исследований на сайгаке по направленности не соответствуют латерализации бдительности, обнаруженной ранее на других копытных животных. Функцией левого полушария является обработка поведения в знакомых, рутинных ситуациях, формирование реакции на знакомые стимулы (MacNeilage et al., 2009). Также, левое полушарие доминирует в реакциях, требующих зрительного различения объектов, как было продемонстрировано в эксперименте на цыплятах, которым требовалось отличить зерна от мелких камешков (Mench & Andrew, 1986). Вероятное объяснение противоречащих результатов связано с особенностями местности, анализируемой сайгаками: степь, по которой они передвигаются, является довольно однородной средой, открытой и однообразной, без резких цветов. Опасный объект, находящийся в этой среде, достаточно легко различить, так как он будет выделяться на однообразном знакомом фоне, угроза может быть легко различена и категоризирована среди знакомых стимулов. Кроме того, именно левое полушарие доминирует над правым при принятии окончательного решения о выбираемой стратегии поведения и ответственно за удержание внимания на стимуле (Rogers et al., 2011), что может помочь сайгакам в эффективном реагировании на возникшую угрозу. Особенности среды обитания сайгаков могут объяснять отличную от других исследованных животных направленность латерализации при бдительности.

При оценке длительности латерального положения головы в состоянии бдительности отличий между лево- и правосторонними осматриваниями установить не удалось. Правое полушарие ответственно за быструю обработку информации, в то время как левое чаще требует более длительного времени для взвешивания альтернатив и принятия решения (MacNeilage et al., 2009). Полученные результаты могут быть связаны с тем, что для равноценной обработки информации в обоих полушариях длительности осматривания левым глазом (правое полушарие) оказывается достаточно для анализа окружающей среды, а для целостного анализа в левом полушарии сайгаки смотрят не дольше, а чаще, что отражено в более высоком количестве поворотов головы вправо. Кроме того, длительность осматривания среды в состоянии бдительности ограничена временем

отрыва от питания. Продолжительное осматривание окружающей среды может быть эффективно в случае замеченной опасности, но в целом оно ограничено короткими промежутками времени – длительность не является маркером латерализации в данном случае.

Отрицательная корреляция времени нахождения в состоянии бдительности с размером группы была продемонстрирована в нескольких предыдущих работах (Elgar, 1989; Roberts, 1996), в том числе и в исследовании поведения самцов сайгаков (Fourie et al., 2021). Это достаточно ожидаемый результат – в присутствии большого числа особей животные чаще чувствуют себя спокойнее, так как более эффективно скрыты среди конспецификов – работает эффект размытия (*dilution effect*), при котором приближающийся хищник с меньшей вероятностью сможет выбрать конкретную особь для нападения, если перед ним их будет достаточно много – это будет его сбивать; кроме того, в группе из множества особей работает эффект «множества глаз» (*many eyes hypothesis*), при котором одна особь может быть менее бдительна к окружению вследствие бдительности других особей, так как в таком случае выше вероятность, что опасность заметит кто-то другой (Roberts, 1996). Отсутствие корреляции в данном исследовании может быть связано с недостаточно подробным анализом размера группы при видеофиксации – так как оценка размеров группы проводилась приблизительно, по особям, попавшим в кадр при записи поведения одной особи. Возможно, эти данные не являются достаточно точными, что и привело к отсутствию установленных ранее закономерностей.

4.3. Сенсорная латерализация при изучении незнакомого объекта.

В рамках гипотезы приближения-избегания ожидаемой реакцией на незнакомый объект было приближение, которое связано с доминированием левого полушария. Относительно гипотезы эмоциональной валентности – так как объекты, используемые в экспериментах, не обладали установленной эмоциональной валентностью для сайгаков (не связаны с очевидными эмоциями, как могла бы быть связана пища или модель хищника), вопрос о эмоциях, побуждаемых незнакомым объектом остается спорным – он может вызывать как страх (неофобия, соответственно в реакциях можно было ожидать доминирование правого полушария), так и не вызывать никаких эмоций.

Как было описано ранее (см. Обзор литературы, глава 1.1.1), для большинства позвоночных животных продемонстрировано предпочтение осматривать незнакомый объект с использованием левого глаза (доминирование правого полушария) (Larose et al., 2006; Miklósi et al., 1997; A. Robins & Rogers, 2006; Rogers et al., 1994; Rogers & Anson, 1979). В данной работе установлено соответствующее общей модели предпочтение осматривать

левым глазом незнакомый объект, имеющий форму тетраэдра (данные за 2019 год). Такое предпочтение ожидаемо, и соответствует гипотезе эмоциональной валентности, если предполагать, что незнакомый объект вызывает страх. Однако, стоит отметить, что последующей реакцией после осматривания объекта с равной частотой было продолжение осматривания или продолжение движения, реакции, отражающие страх, почти не проявлялись (также как и для других объектов). На основании этих данных можно предполагать, что незнакомые объекты, использованные в этих экспериментах, не вызывают страх у сайгаков. Кроме того, сами используемые объекты являются достаточно маленькими относительно размеров сайгака, поэтому существует вероятность, что небольшие объекты не могли вызвать страх у сайгаков. В таком случае, доминирование правого полушария при изучении тетраэдра нельзя отнести к гипотезе эмоциональной валентности. В целом, доминирование правого полушария обосновано тем, что это полушарие специализируется на быстрых ответах на изменения в окружающем пространстве и управляет реакциями «бегства или битвы» (fight or flight) (Rogers et al., 2011) – таким образом, это полушарие служит для быстрой оценки угрозы, исходящей от незнакомого объекта.

Для цилиндра, а также для тетраэдра за 2020 год продемонстрировано предпочтение проходить и обходить незнакомый объект с правой стороны, для цилиндра также установлено предпочтение осматривать его правым глазом. Предположительно, отсутствие предпочтений в осматривании тетраэдра (2020 г.) правым глазом при существующем предпочтении обходить его с правой стороны, может быть объяснено тем, что животное не фокусирует взгляд на объекте, но предпочитает двигаться так, чтобы держать его в периферическом поле зрения именно правого глаза. Не смотря на некоторые различия в результатах между двумя годами исследования, у сайгака прослеживается явная тенденция к правостороннему предпочтению при зрительном восприятии незнакомых объектов. Если предполагать нейтральную валентность незнакомого объекта для сайгаков, то полученные результаты можно сравнить со схожими исследованиями, например, на лошадях, которым в эксперименте предъявляли объекты разной эмоциональной валентности – нейтральный незнакомый объект (конус, используемый при дрессировке) лошади предпочтительно осматривали правым глазом (De Boyer Des Roches et al., 2008); коровы, которым предъявляли расположенные с двух сторон незнакомые объекты, не вызывавшие у них видимых эмоциональных реакций – надувные шары и шахматные доски, предпочитали первоначально изучать объект, расположенный с правой стороны от них (Kappel et al., 2017).

Можно предположить несколько объяснений доминированию левого полушария при зрительном восприятии незнакомого объекта. Возможно, наблюдаемое доминирование левого полушария связано с функциональной специализацией этого полушария на категоризации объектов на основании их конкретных визуальных характеристик (Siniscalchi et al., 2012; G. Vallortigara & Andrew, 1994) – предпочтение использовать анализатор с правой стороны тела может быть связано со стремлением изначально изучить его строение и категоризировать его на основании знакомых образов. Кроме того, если предполагать, что объект не вызывает страх у сайгаков, то левое полушарие может быть также быть доминантным вследствие способности ингибировать реакцию «бегства или битвы», управляемую правым полушарием (De Santi et al., 2001). Еще одна важная черта левого полушария – более длительная обработка информации и принятие решения в сравнении с правым полушарием, специализирующемся на быстрых реакциях, демонстрируется в обнаруженном в работе более длительном осматривании цилиндра правым глазом. При этом, более длительное изучение цилиндра правым глазом, вероятно, ведёт к более полному, законченному анализу объекта, так как следующей за осматриванием реакцией является продолжение движения, в то время как «быстрое» осматривание левым глазом и обработка в правом полушарии часто требуют последующего более подробного изучения объекта с использованием двух глаз, соответственно, включения в анализ объекта и левого полушария.

Другое возможное объяснение ведущей роли левого полушария при осматривании незнакомого объекта связано с гипотезой эмоциональной валентности, а именно с предполагаемой специализацией левого полушария на обработке положительных эмоций – возможно, наблюдаемое предпочтение осматривать и обнюхивать объект органом чувств с правой стороны тела связано с тем, что сайгаки испытывают заинтересованность и любопытство к незнакомому, не пугающему объекту, что можно описать, как положительные эмоции (об существовании любопытства у сайгаков может также свидетельствовать их стремление приближаться к объекту – в 20% случаев при изучении цилиндра сайгаки приближались к нему, в 26% - при изучении тетраэдра в 2020 г.).

Отсутствие предпочтений (как зрительных, так и обонятельных) при изучении куба может быть связано с его размерами – куб был крупнее остальных использованных объектов, и, вероятно, сайгаки боялись его и не приближались на расстояние, на котором проводилось описание поведения в эксперименте. Кроме того, проявления страха перед незнакомым объектом могли привести к смешению реакций на него, так как для части особей объект мог быть пугающим, в то время как для других такая реакция отсутствовала – и в наблюдаемом поведении не удалось установить общего направления латерализации.

Как и ожидалось, при изучении фотоловушки без закрепленного над ней объекта, сайгаки не демонстрируют латерализованных реакций – они знакомы с фотоловушкой, так как уже более пяти лет фотоловушки регулярно находятся вблизи разлива артезианской скважины и не вызывают у сайгаков необычных реакций – вероятнее всего, они практически игнорируют камеру, так как для них она является знакомой частью окружающего пространства, не связанной ни с негативными или положительными эмоциями, ни с реакциями приближения/избегания.

Анализ зависимости используемого глаза от направления движения привел к вполне логичным результатам: обходя объект с правой стороны, сайгаки чаще используют правый глаз (показано для тетраэдра и для цилиндра), обходя объект с левой стороны – левым глазом (показано для контрольной фотоловушки, для тетраэдра и для цилиндра). Анализ связи между предпочитаемой ноздрей и направлением движения также продемонстрировал сходные результаты – при движении влево вблизи контрольной фотоловушки и цилиндра сайгаки вероятнее используют левую ноздрю. Это ожидаемый результат – вероятно, он отражает изначальный выбор поля зрения – даже без прицельного осматривания объекта сайгаки предпочитают двигаться так, чтобы он располагался в предпочитаемом периферическом поле зрения.

Одним из неожиданных результатов является повышенная вероятность использовать определённый анализатор в зависимости от пола: сайгаки-самцы вероятнее использовали левую ноздрю для обнюхивания цилиндра и левый глаз для осматривания тетраэдра (2020 г.), чем правый глаз и ноздрю. Межполовые различия в степени асимметрии мозга были продемонстрированы как на человеке (мужчины более леворуки и демонстрируют большее участие левого полушария в использовании речи, чем у женщин, мозг которых менее асимметричен), так и на других позвоночных животных, вероятным объяснением существующих отличий служит влияние тестостерона на мозг (Pfanckuche et al., 2009). В эксперименте с незнакомыми объектами на лошадях было продемонстрировано отсутствие отличий между полами (Larose et al., 2006). Продemonстрированное самцами сайгака предпочтение использовать левый глаз отражает доминирование правого полушария, соответственно, можно предполагать, что объект вызывал в них больший страх, чем в самках или детёнышах. Большая склонность самцов использовать полушарие, отвечающее за реакции на опасность, может быть связана с тем, что именно они являются жертвой браконьеров, которые убивают сайгаков ради продажи их рогов, которые несут только самцы.

Наиболее неожиданным и сложным для объяснения остается вопрос различий в изучении тетраэдра, возникший по годам. В исследовании на коровах, проведенном

Каппель с коллегами (Kappel et al., 2017), коровам повторно предъявляли два стимула нейтральной эмоциональной валентности (надутые шарики и доски для шахмат), и единственное изменение, связанное с повторным предъявлением, было связано с исчезновением предпочтений в изучении доски на второй день исследования. Авторы связывают снижение латерализованного поведения со снижением степени новизны объекта для животных. В нашем исследовании предполагается, что большинство особей, проанализированных в 2020 году, не являются теми же, что посещали скважину в 2019 году: это связано с тем, что сайгаки много кочуют в пределах своего ареала, а численность локальной популяции сайгака (более 5000 особей, Шмунк 2020) значительно превышает число исследованных в работе особей. Вероятность повторного посещения одной особью одного и того же места через год в короткий период сбора материала достаточно мала. Кроме того, достаточно большое число проанализированных особей (приблизительно 35% от всех изученных особей) являются детёнышами этого года, а также среди сайгаков наблюдается достаточно высокая смертность вследствие суровых зим, относительно высокой численности волков и деятельности браконьеров, а так же фатального истощения самцов в период гона (Minoranskii & Dankov, 2016). Вследствие этих данных не предполагается вероятность привыкания сайгаков к объектам во второй год исследования.

В нашей работе продемонстрирована разнонаправленная латерализованная реакция на незнакомые нейтральные объекты (выделяются результаты анализа предпочтений к осматриванию и обнюхиванию тетраэдра), что не подтверждается и литературными данными. В исследовании на обыкновенных игрунках (Michelle A. Hook-Costigan & Rogers, 1998) приматам предлагались разные нейтральные объекты (наручные часы, зеркало, модель жука) для монокулярного осматривания через узкое отверстие. В этом эксперименте для каждого объекта установлено предпочтение осматривать его правым глазом. В похожем эксперименте на галаго Гарнетта было также продемонстрировано предпочтение смотреть на незнакомые объекты правым глазом (игрушечная обезьяна, лаборант в маске), что авторы связывают с возбужденным состоянием галаго, вызываемым этими стимулами (Rogers et al., 1994). В двух данных экспериментах несмотря на предъявление разных нейтральных объектов, предпочтения в осматривании каждого были единообразны.

Одно из объяснений полученных данных по тетраэдру за 2019 год, при анализе которых выявлено противоречащее остальным результатам предпочтение осматривать объект левым глазом, связано с характеристиками объекта – по какой-то причине именно тетраэдр мог оказаться для сайгаков пугающим, вследствие чего было продемонстрировано доминирование левого полушария. Сайгаки в заказнике «Степной» обитают вблизи от человека, и, возможно, в 2019 году они могли наблюдать форму тетраэдра вблизи человека

и связать его со страхом перед человеком (например, сайгаки могли увидеть конус на дорогах и связать его с приближением автомобиля), и реагировать на него соответственно. Другое объяснение может быть связано с не самым удачным расположением фотоловушки с тетраэдром вблизи разлива скважины, и вследствие подъема воды ближе к концу эксперимента пришлось перенести на достаточно большое расстояние. Удалось проанализировать только данные, полученные при изучении видеозаписей за последние два дня эксперимента – до этого сайгаки не приближались к тетраэдру достаточно близко либо не демонстрировали реакции на объект. Можно предполагать, что была выбрана неподходящая область у скважины для данного эксперимента (возможно, в связи с особенностями ландшафта или видимости в этом месте), что подтверждается нетипичным распределением данных по дням проведения эксперимента.

Последним вероятным объяснением полученного результата может быть влияние некоего неучтенного фактора, которое изменило направление предпочтений именно при изучении тетраэдра. Эта версия кажется вероятной вследствие наличия одинаковых предпочтений при осматривании и обнюхивании других объектов и того же тетраэдра в 2020 году, а также в связи с литературными данными, в которых не зафиксирована разнородная реакция на нейтральные незнакомые объекты.

Впервые в поведении сайгаков была установлена латерализация в использовании обонятельного анализатора. Сайгаки предпочитали использовать правую ноздрю при обнюхивании цилиндра и тетраэдра. Использование правой ноздри отражает доминирование правого полушария, что соответствует результатам многих предыдущих исследований, анализирующих реакцию на незнакомый объект (Esch et al., 2019; Larose et al., 2006; Andrew Robins & Phillips, 2010), в том числе и в рамках ольфакторных латерализаций (Kappel et al., 2017; McGreevy & Rogers, 2005). Доминирование правого полушария в реакциях на новизну связано с необходимостью быстрого реагирования на стимул, на чем как раз и специализируется правое полушарие – одна из его функций – реализация реакции «бегства или битвы» в ответ на стимул благодаря специализации в контроле над симпатической нервной системой (Rogers & Andrew, 2002). Однако, хоть направление латерализации и кажется логичным, остается вопрос относительно того, почему оно не соответствует установленному паттерну зрительной латерализации. Вероятно, разнородные стимулы параллельно обрабатываются в разных полушариях, что повышает общую скорость и эффективность комплексного анализа незнакомого стимула. Автомобильный ароматизатор, использованный в эксперименте, вероятно, оказался слишком интенсивным и необычным запаховым стимулом, поэтому латерализация в восприятии этого запаха могла проявляться на большом расстоянии, незаметном на записи.

Достаточно подробно в данной работе и статьях других авторов изучены разнообразные аспекты поведения сайгака, в которых была установлена латерализация. Тестируемые гипотезы предполагают, что правое полушарие доминирует в обработке негативных эмоций и реакций избегания, а левое полушарие – в обработке положительных эмоций и реакций приближения (Najt et al., 2013). В поведении сайгака доминирование правого полушария установлено в приближении детёныша к матери, которое связано с положительными эмоциями (Karenina et al., 2017); в агонистических межсамцовых контактах, а именно при преследовании самцом оппонента после сражения и при избегании оппонента после проигрыша в схватке – вероятно, обе эти реакции связаны с негативными эмоциями (Giljov et al., 2019). Доминирование левого полушария сайгаки демонстрируют при преследовании самцом самки (Giljov et al., 2019). В данной работе доминирование левого полушария отражено в состоянии бдительности (отрицательные эмоции) и при исследовании незнакомого объекта (демонстрируемая реакция – приближение, а эмоциональная окраска этой реакции, вероятно, нейтральная, так как сайгаки не демонстрировали страх при изучении объекта). Таким образом, накопленные данные о асимметрии сайгака не соответствуют ни одной из двух дихотомичных гипотез.

Копытные животные (отряды Парнокопытные и Непарнокопытные) достаточно подробно изучены в рамках латерализации благодаря анатомии их зрительного анализатора и образу жизни, который приводит к эволюции асимметричных реакций (Ghirlanda et al., 2009). Кроме того, широко изучены одомашненные копытные животные вследствие их доступности и важности исследования их поведения для улучшения жизни этих животных (Leliveld, 2019). Дикие копытные также изучены в рамках латерализации, хотя число исследований поведения копытных в дикой среде меньше (Found, 2017; Jennings, 2012; Karenina et al., 2017) (Таблицы 4.1 и 4.2).

Обобщая полученные в ходе исследования данные и информацию из других научных работ, можно сделать вывод о том, что ни одна из двух изучаемых гипотез не способна объяснить существующие асимметрии в поведении копытных. Изученные реакции, вероятно, слишком сложны, чтобы укладываться в простое дихотомичное разделение, часто им сопутствует множество факторов, влияющих на поведение, таких как влияние окружающей среды, социальное окружение (например, размер группы) и влияние антропогенного воздействия. Особенно сложно анализировать эмоции, обуславливающие поведение копытных – в некоторых реакциях можно только предполагать эмоциональную окраску той или иной реакции (например, сложности возникают с анализом реакции на незнакомый объект – вызывает ли он неофобию, или же побуждает любопытство в сайгаках). Кроме того, нельзя упускать из внимания особенности поведения конкретного вида – например,

направление латерализации в бдительности сайгака соответствует результатам исследования на лошадях (Austin & Rogers, 2012), в то время как установленное доминирование левого полушария при изучении незнакомого объекта противоречит установленному доминированию правого полушария в этой реакции на лошадях (Larose et al., 2006).

Таблица 4.1. Обобщение результатов исследований, отражающих доминирование левого полушария в асимметричном использовании зрительного, слухового, ольфакторного и тактильного анализатора

П/И – реакция, исследованная в статье: приближение или избегание, ЭВ – предполагаемая эмоциональная валентность изучаемой реакции: позитивная, негативная, нейтральная

| Вид | Статья | Сенсорная модальность | П/И | ЭВ | |
|--|---------------------------------|-----------------------|--|-------|------|
| Парнокопытные <i>Perissodactyla</i> | | | | | |
| Лошадь, <i>Equus ferus caballus</i> | De Boyer Des Roches et al. 2008 | Зрит. | Незнакомый объект | - | 0 |
| | Proops and McComb 2012 | | Распознавание (по виду и голосу) человека | - | - |
| | Basile et al. 2009 | Слух. | Голоса знакомых лошадей (не из своей группы) | - | - |
| | Smith et al. 2018 | | Прослушивание позитивных голосов людей | - | Поз. |
| | Sankey et al. 2011 | Такт. | Касание плеча детёнышей | - | Поз. |
| | de Boyer des Roches et al. 2011 | | Односторонняя тактильная стимуляции в детстве привела к избеганию людей во взрослом возрасте | - | - |
| Непарнокопытные <i>Artiodactyla</i> | | | | | |
| Корова, <i>Bos taurus</i> | Robins and Phillips 2010 | Зрит. | Знакомый стимул (экспериментатор сам по себе или держащий ряд знакомых предметов) | - | - |
| | Kappel et al. 2017 | | Незнакомый объект | Приб. | Нег. |
| Коза, <i>Capra aegagrus hircus</i> | Baciadonna et al. 2018 | Слух. | Лай собак и голоса конспецификов | - | Обе |
| Свинья, <i>Sus scrofa domesticus</i> | Goursot et al. 2019 | Зрит. | Положительно воспринимаемый объект | Приб. | Поз. |
| Лань, <i>Dama dama</i> | Jennings 2012 | Зрит. | Прерывание межсамцовой схватки | Изб. | - |
| Сайгак, <i>Saiga t. tatarica</i> | Giljov et al. 2019 | Зрит. | Преследование самцом самки | Приб. | - |
| Зубр, <i>Bison bonasus</i> | Giljov and Karenina 2019 | Зрит. | Сражение Удар сбоку (небольшая агрессия) | Приб. | Нег. |

Таблица 4.2. Обобщение результатов исследований, отражающих доминирование правого полушария в асимметричном использовании зрительного, слухового, ольфакторного и тактильного анализатора

П/И – реакция, исследованная в статье: приближение или избегание, ЭВ – предполагаемая эмоциональная валентность изучаемой реакции: позитивная или негативная

| Вид | Статья | Сенсорная модальность | П/И | ЭВ | |
|---|--------------------------|---|--|-------------------------|-------------|
| Парнокопытные <i>Perissodactyla</i> | | | | | |
| Лошадь, <i>Equus ferus caballus</i> | Larose et al. 2006 | Зрит. | Незнакомый объект | - | - |
| | Austin and Rogers 2007 | | Пугающий стимул | Изб. | Нег. |
| | Sankey et al. 2011 | | Приближающийся человек | Изб./- | Нег. |
| | Farmer et al. 2010 | | Неподвижный человек | - | - |
| | Smith et al. 2016 | | Злое лицо человека | - | Нег. |
| | Farmer et al. 2018 | | Аффилиативные взаимодействия | Приб. | Поз. |
| | Karenina et al. 2017 | | Приближение детёныша к матери | Приб. | - |
| | Rochais et al. 2018 | | Слежение за точкой от лазерной указки | - | - |
| | Esch et al. 2019 | | Новая кормушка | - | - |
| | McGreevy and Rogers 2005 | | Обонят. | Кал самца (незнакомого) | - |
| | Siniscalchi et al. 2015 | Адреналин и вагинальные выделения самки в эструсе | | - | Возб ужд. |
| | | Ahrendt et al. 2015 | Такт. | Давление на бока | - |
| Sankey et al. 2011 | | Приближение к детёнышам и касание их плеча | | - | Нег. |
| Дикая лошадь, <i>Equus caballus</i> | Austin and Rogers 2012 | Зрит. | Агонистические взаимодействия, реактивность и бдительность | - | Нег. |
| Лошадь Пржевальского, <i>Equus przewalskii</i> | Austin and Rogers 2014 | Зрит. | Бдительность | - | Нег. |
| Парнокопытные <i>Artiodactyla</i> | | | | | |
| Корова, <i>Bos taurus</i> | Robins and Phillips 2010 | Зрит. | Незнакомый экспериментатор сам по себе, или держащий незнакомые предметы | - | Нег. |
| | Phillips et al. 2015 | | Наблюдение за доминантами субординантов | Изб. | Нег. |
| | Robins et al. 2018 | | Незнакомый человек в маске | Изб. | Нег. |
| | | | Знакомый человек | - | - |
| | Kappel et al. 2017 | Обонят. | Незнакомый объект | Приб. | Нег. |
| Овца, <i>Ovis aries</i> | Peirce et al. 2000 | Зрит. | Распознавание знакомого конспецифика | Приб. | Поз. |
| | Versace et al. 2007 | | Воссоединение с членами стада | Приб. | Поз. |
| Коза, <i>Capra aegagrus hircus</i> | Langbein 2012 | Зрит. | Использование зрительных ориентиров в лабиринте | Изб. | Поз. |
| Вапити, <i>Cervus canadensis</i> | Found 2017 | Зрит. | Бдительность в ответ на приближение человека | Изб. | Нег. |

| | | | | | |
|--|-----------------------------|--------------|----------------------------------|-------|------|
| Канна, <i>Taurotragus</i> <i>oryx</i> | Bordes et al. 2018 | Зрит. | Наблюдение за членами стада | - | - |
| Северный олень, <i>Rangifer</i> <i>tarandus</i> <i>sibiricus</i> | Karenina et al. 2017 | Зрит. | Приближение детёныша к матери | Приб. | Поз. |
| Сайгак, <i>Saiga</i> <i>t. tatarica</i> | Karenina et al. 2017 | Зрит. | Приближение детёныша к матери | Приб. | Поз. |
| | Giljov et al. 2019 | | Преследование оппонента самцом | Приб. | Нег. |
| | | | Бегство самца от оппонента | Изб. | |
| Овцебык, <i>Ovibos</i> <i>moschatus</i> | Karenina et al. 2017 | Зрит. | Приближение детёныша к матери | Приб. | Поз. |
| Горный баран, <i>Ovis</i> <i>ammon</i> | Karenina et al. 2017 | Зрит. | Приближение детёныша к матери | Приб. | Поз. |
| Зубр, <i>Bison</i> <i>bonasus</i> | Giljov and Karenina 2019 | Зрит. | Прерывание схватки | Изб. | - |
| | | | Приближение детёныша к матери | Приб. | Поз. |
| | | | Воссоединение матери с детёнышем | - | Поз. |

Выводы

На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы:

1. Не удалось установить латерализацию у джейрана при избегании источника потенциальной опасности и следовании за партнёром в группе.
2. Выявлена латерализация в двух ранее не изученных типах поведения сайгака: в состоянии бдительности и при изучении незнакомого объекта.
3. В состоянии бдительности у сайгаков установлено доминирование левого полушария, которое выражается в предпочтении концентрировать внимание на стимулах, расположенных с правой стороны от особи.
4. При изучении незнакомого объекта у сайгаков установлено доминирование левого полушария, которое может выражаться как в предпочтении держать объект в правом поле зрения при перемещении мимо него, так и в направленном осматривании его правым глазом.
5. Выявлена латерализация ольфакторного анализатора у сайгаков, которая выражается в предпочтении использовать правую ноздрю при обнюхивании незнакомого объекта, что отражает доминирование правого полушария
6. Анализ существующих исследований на копытных показал, что значительный объём результатов не согласуется с предсказаниями рассмотренных гипотез: роли полушарий не разделяются по принципу приближения-избегания или эмоциональной валентности.
7. Результаты, полученные на сайгаке, также не согласуются с предсказаниями данных гипотез. Доминирование левого полушария при бдительном поведении противоречит гипотезе эмоциональной валентности, также как доминирование левого полушария при приближении к объекту противоречит предсказаниям гипотезы приближения-избегания.

Список использованной литературы

- Ahrendt, L. P., Labouriau, R., Malmkvist, J., Nicol, C. J., & Christensen, J. W. (2015). Development of a standard test to assess negative reinforcement learning in horses. *Applied Animal Behaviour Science*, *169*, 38–42. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.05.005>
- Austin, N. P., & Rogers, L. J. (2007). Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, *12*(5), 464–474. <https://doi.org/10.1080/13576500701495307>
- Austin, N. P., & Rogers, L. J. (2012). Limb preferences and lateralization of aggression, reactivity and vigilance in feral horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour*, *83*(1), 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.033>
- Austin, N. P., & Rogers, L. J. (2014). Lateralization of agonistic and vigilance responses in Przewalski horses (*Equus przewalskii*). *Applied Animal Behaviour Science*, *151*, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.11.011>
- Baciadonna, L., Nawroth, C., Briefer, E. F., & McElligott, A. G. (2018). Perceptual lateralization of vocal stimuli in goats. *Current Zoology*, *65*(1), 67–74. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy022>
- Baraud, I., Buytet, B., Bec, P., & Blois-Heulin, C. (2009). Social laterality and “transversality” in two species of mangabeys: Influence of rank and implication for hemispheric specialization. *Behavioural Brain Research*, *198*(2), 449–458. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.11.032>
- Basile, M., Boivin, S., Boutin, A., Blois-Heulin, C., Hausberger, M., & Lemasson, A. (2009). Socially dependent auditory laterality in domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition*, *12*(4), 611–619. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0220-5>
- Bauer, R. H. (1993). Lateralization of neural control for vocalization by the frog (*Rana pipiens*). *Psychobiology*, *21*(3), 243–248. <https://doi.org/10.3758/BF03327141>
- Berkowitz, L. (1993). *Aggression: Its causes, consequences, and control*. McGraw-Hill.
- Bibost, A. L., & Brown, C. (2014). Laterality influences cognitive performance in rainbowfish *Melanotaenia duboulayi*. *Animal Cognition*, *17*(5), 1045–1051. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0734-3>
- Bisazza, A., Cantalupo, C., Capocchiano, M., & Vallortigara, G. (2000). Population lateralisation and social behaviour: A study with 16 species of fish. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, *5*(3), 269–284. <https://doi.org/10.1080/713754381>
- Bisazza, A., De Santi, A., Bonso, S., & Sovrano, V. A. (2002). Frogs and toads in front of a mirror: Lateralisation of response to social stimuli in tadpoles of five anuran species. *Behavioural Brain Research*, *134*(1–2), 417–424. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00055-4)
- Bisazza, A., De Santi, A., & Vallortigara, G. (1999). Laterality and cooperation: Mosquitofish move closer to a predator when the companion is on their left side. *Animal Behaviour*, *57*(5), 1145–1149. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1075>
- Bishop, P. O., Jeremy, D., & Lance, J. W. (1953). The optic nerve. Properties of a central tract. *The Journal of Physiology*, *121*(2), 415–432. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1953.sp004955>
- Bonati, B., Csermely, D., & Sovrano, V. A. (2013). Looking at a predator with the left or right eye: Asymmetry of response in lizards. *Laterality*, *18*(3), 329–339.

<https://doi.org/10.1080/1357650X.2012.673623>

- Bordes, C. N. M., Ceacero, F., & Kotrba, R. (2018). Cues and mechanisms for lateral exposure preference in the common eland (*Taurotragus oryx*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2535-1>
- Böye, M., Güntürkün, O., & Vauclair, J. (2005). Right ear advantage for conspecific calls in adults and subadults, but not infants, California sea lions (*Zalophus californianus*): Hemispheric specialization for communication? *European Journal of Neuroscience*, 21(6), 1727–1732. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04005.x>
- Braccini, S. N., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Fitch, W. T. (2012). Eye preferences in captive chimpanzees. *Animal Cognition*, 15(5), 971–978. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0523-9>
- Brown, C., Western, J., & Braithwaite, V. A. (2007). The influence of early experience on, and inheritance of, cerebral lateralization. *Animal Behaviour*, 74(2), 231–238. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.014>
- Camerlink, I., Menneson, S., Turner, S. P., Farish, M., & Arnott, G. (2018). Lateralization influences contest behaviour in domestic pigs. *Scientific Reports*, 8(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30634-z>
- Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2001). Asymmetric broca's area in great apes: A region of the ape brain is uncannily similar to one linked with speech in humans. *Nature*, 414(6863), 505. <https://doi.org/10.1038/35107134>
- Casperd, J. M., & Dunbar, R. (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. *Behavioural Processes*, 37(1), 57–65. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(95\)00075-5](https://doi.org/10.1016/0376-6357(95)00075-5)
- Castelló, J. R. (2016). *BOVIDS OF THE WORLD Antelopes, Gazelles, Cattle, Goats, Sheep, and Relatives*. Princeton University Press.
- Collias, N. E. (1952). The Development of Social Behavior in Birds. *The Auk*, 69(2), 127–159. <https://doi.org/10.2307/4081265>
- Cowell, P. E., Waters, N. S., & Denenberg, V. H. (1997). The effects of early environment on the development of functional laterality in Morris maze performance. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 2(3–4), 221–232.
- Cummings, J. F., & Lahunta, A. (1969). An experimental study of the retinal projections in the horse and sheep. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167(1), 293–318. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1969.tb20452.x>
- d'Ingeo, S., Quaranta, A., Siniscalchi, M., Stomp, M., Coste, C., Bagnard, C., Hausberger, M., & Cousillas, H. (2019). Horses associate individual human voices with the valence of past interactions: a behavioural and electrophysiological study. *Scientific Reports*, 9(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47960-5>
- Davidson, R. J. (1992). Emotion and Affective Style: Hemispheric Substrates. *Psychological Science*, 3(1), 39–43. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1992.tb00254.x>
- de Boyer des Roches, A., Durier, V., Richard-Yris, M.-A., Blois-Heulin, C., Ezzaouïa, M., Hausberger, M., & Henry, S. (2011). Differential outcomes of unilateral interferences at birth. *Biology Letters*, 7(2), 177–180. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0979>
- De Boyer Des Roches, A., Richard-Yris, M.-A., Henry, S., Ezzaouïa, M., & Hausberger, M.

- (2008). Laterality and emotions: Visual laterality in the domestic horse (*Equus caballus*) differs with objects' emotional value. *Physiology & Behavior*, *94*(3), 487–490. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.03.002>
- De Santi, A., Sovrano, V. A., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2001). Mosquitofish display differential left- and right-eye use during mirror image scrutiny and predator inspection responses. *Animal Behaviour*, *61*(2), 305–310. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1566>
- Deckel, A. W. (1995). Laterality of aggressive responses in Anolis. *Journal of Experimental Zoology*, *272*(3), 194–200. <https://doi.org/10.1002/jez.1402720304>
- Denenberg, V. H., Garbanati, J., Sherman, G., Yutzey, D. A., & Kaplan, R. (1978). Infantile stimulation induces brain lateralization in rats. *Science*, *201*(4361), 1150–1151. <https://doi.org/10.1126/science.684436>
- Deng, C., & Rogers, L. J. (2002). Social recognition and approach in the chick: Lateralization and effect of visual experience. *Animal Behaviour*, *63*(4), 697–706. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1942>
- Depue, R. A., & Zald, D. H. (1993). Biological and environmental processes in nonpsychotic psychopathology: A neurobehavioral perspective. - PsycNET. In C. G. Costello (Ed.), *Basic issues in psychopathology* (pp. 127–237). Guilford Press. <https://psycnet.apa.org/record/1995-98080-004>
- Dharmaretnam, M., & Andrew, R. J. (1994). Age- and stimulus-specific use of right and left eyes by the domestic chick. *Animal Behaviour*, *48*(6), 1395–1406. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1375>
- Dunbar, R., Bradshaw, J., & Rogers, L. J. (1994). The Evolution of Lateral Asymmetries, Language, Tool Use, and Intellect. *Man*, *29*(2), 475. <https://doi.org/10.2307/2804496>
- Ehret, G. (1987). Left hemisphere advantage in the mouse brain for recognizing ultrasonic communication calls. *Nature*, *325*(6101), 249–251. <https://doi.org/10.1038/325249a0>
- Elgar, M. A. (1989). Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews - Cambridge Philosophical Society*, *64*(1), 13–33. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1989.tb00636.x>
- Esch, L., Wöhr, C., Erhard, M., & Krüger, K. (2019). Horses' (*Equus Caballus*) Laterality, Stress Hormones, and Task Related Behavior in Innovative Problem-Solving. *Animals*, *9*(5), 265. <https://doi.org/10.3390/ani9050265>
- Fang, G., Xue, F., Yang, P., Cui, J., Brauth, S. E., & Tang, Y. (2014). Right ear advantage for vocal communication in frogs results from both structural asymmetry and attention modulation. *Behavioural Brain Research*, *266*, 77–84. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.02.042>
- Farmer, K., Krueger, K., & Byrne, R. W. (2010). Visual laterality in the domestic horse (*Equus caballus*) interacting with humans. *Animal Cognition*, *13*(2), 229–238. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0260-x>
- Farmer, K., Krüger, K., Byrne, R. W., & Marr, I. (2018). Sensory laterality in affiliative interactions in domestic horses and ponies (*Equus caballus*). *Animal Cognition*, *21*(5), 631–637. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1196-9>
- Ferrari, M. C. O., McCormick, M. I., Mitchell, M. D., Allan, B. J. M., Gonçalves, E. J., & Chivers, D. P. (2017). Daily variation in behavioural lateralization is linked to predation stress in a coral reef fish. *Animal Behaviour*, *133*, 189–193.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.09.020>

- Fine, M. L., McElroy, D., Rafi, J., King, C. B., Loesser, K. E., & Newton, S. (1996). Lateralization of pectoral stridulation sound production in the channel catfish. *Physiology & Behavior*, *60*(3), 753–757. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(96\)00092-3](https://doi.org/10.1016/0031-9384(96)00092-3)
- Fischer, J., Teufel, C., Drolet, M., Patzelt, A., RübSamen, R., von Cramon, D. Y., & Schubotz, R. I. (2009). Orienting asymmetries and lateralized processing of sounds in humans. *BMC Neuroscience*, *10*(1), 14. <https://doi.org/10.1186/1471-2202-10-14>
- Foster, W. A., & Treherne, J. E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, *293*(5832), 466–467. <https://doi.org/10.1038/293466a0>
- Found, R. (2017). Lateral posture biases, habituation, and risk monitoring by wild ungulates. *Laterality*, *22*(5), 521–540. <https://doi.org/10.1080/1357650X.2016.1223091>
- Fourie, B., Berezina, E., Giljov, A., & Karenina, K. (2021). Visual lateralization in artiodactyls: A brief summary of research and new evidence on saiga antelope. *Laterality*, *26*(1–2), 106–129. <https://doi.org/10.1080/1357650X.2020.1852245>
- Frasnelli, E., & Vallortigara, G. (2018). Individual-level and population-level lateralization: Two sides of the Same Coin. *Symmetry*, *10*(12), 1–10. <https://doi.org/10.3390/sym10120739>
- Freeman, B. M., & Vince, M. A. (1974). Development of the Avian Embryo. In *Development of the Avian Embryo*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-5710-7>
- Gagliardo, A., Pecchia, T., Savini, M., Odetti, F., Ioalè, P., & Vallortigara, G. (2007). Olfactory lateralization in homing pigeons: initial orientation of birds receiving a unilateral olfactory input. *European Journal of Neuroscience*, *25*(5), 1511–1516. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05378.x>
- Gannon, P. J., Holloway, R. L., Broadfield, D. C., & Braun, A. R. (1998). Asymmetry of chimpanzee planum temporale: Humanlike pattern of Wernicke’s brain language area homolog. *Science*, *279*(5348), 220–222. <https://doi.org/10.1126/science.279.5348.220>
- George, I., Cousillas, H., Richard, J. P., & Hausberger, M. (2005). State-dependent hemispheric specialization in the songbird brain. *Journal of Comparative Neurology*, *488*(1), 48–60. <https://doi.org/10.1002/cne.20584>
- Ghirlanda, S., Frasnelli, E., & Vallortigara, G. (2009). Intraspecific competition and coordination in the evolution of lateralization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1519), 861–866. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0227>
- Ghirlanda, S., & Vallortigara, G. (2004). The evolution of brain lateralization: a game-theoretical analysis of population structure. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1541), 853–857. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2669>
- Gilev, A., & Karenina, K. (2015). The significance of artesian wells for saigas within the Stepnoi Sanctuary, Astrakhan region. *Saiga News*, *20*, 15–17.
- Gilev, A., & Karenina, K. (2019). The sex and age composition of saiga groups near the artesian well in the Stepnoy Reserve, Astrakhan Region, in the autumn of 2018. *Saiga News*, *24*, 25–26.
- Giljov, A., & Karenina, K. (2019). Differential roles of the right and left brain hemispheres in the social interactions of a free-ranging ungulate. *Behavioural Processes*, *168*, 103959. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.103959>

- Giljov, A., Malashichev, Y., & Karenina, K. (2019). What do wild saiga antelopes tell us about the relative roles of the two brain hemispheres in social interactions? *Animal Cognition*, 22(5), 635–643. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01259-0>
- Goursot, C., Döpjan, S., Tuchscherer, A., Puppe, B., & Leliveld, L. M. C. (2019). Visual laterality in pigs: monocular viewing influences emotional reactions in pigs. *Animal Behaviour*, 154, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.021>
- Greenspon, J. M., & Stein, D. G. (1983). Functional asymmetry of the songbird brain: Effects of testosterone on song control in adult female canaries (*serinus canarius*). *Neuroscience Letters*, 41(1–2), 125–131. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(83\)90234-3](https://doi.org/10.1016/0304-3940(83)90234-3)
- Halle, F., Gahr, M., & Kreutzer, M. (2003). Effects of unilateral lesions of HVC on song patterns of male domesticated canaries. *Journal of Neurobiology*, 56(4), 303–314. <https://doi.org/10.1002/neu.10230>
- Hamilton, C. R., & Vermeire, B. A. (1988). Complementary hemispheric specialization in monkeys. *Science*, 242(4886), 1691–1694. <https://doi.org/10.1126/science.3201258>
- Harmon-Jones, E. (2004). On the relationship of frontal brain activity and anger: Examining the role of attitude toward anger. *Cognition & Emotion*, 18(3), 337–361. <https://doi.org/10.1080/02699930341000059>
- Hauser, M. D., & Andersson, K. (1994). Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant, rhesus monkeys: Field experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(9), 3946–3948. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.9.3946>
- Heesy, C. P. (2004). On the relationship between orbit orientation and binocular visual field overlap in mammals. *The Anatomical Record*, 281A(1), 1104–1110. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20116>
- Heffner, H. E., & Heffner, R. S. (1986). Effect of unilateral and bilateral auditory cortex lesions on the discrimination of vocalizations by Japanese macaques. *Journal of Neurophysiology*, 56(3), 683–701. <https://doi.org/10.1152/jn.1986.56.3.683>
- Heffner, Henry E., & Heffner, R. S. (1984). Temporal lobe lesions and perception of species-specific vocalizations by macaques. *Science*, 226(4670), 75–76. <https://doi.org/10.1126/science.6474192>
- Herron, M. A., Martin, J. E., & Joyce, J. R. (1978). Quantitative study of the decussating optic axons in the pony, cow, sheep, and pig. *American Journal of Veterinary Research*, 39(7), 1137–1139. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/677532/>
- Hews, D. K., Castellano, M., & Hara, E. (2004). Aggression in females is also lateralized: Left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Animal Behaviour*, 68(5), 1201–1207. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.11.024>
- Hews, D. K., & Worthington, R. A. (2001). Fighting from the right side of the brain: Left visual field preference during aggression in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 58(6), 356–361. <https://doi.org/10.1159/000057576>
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36(12), 1265–1273. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(98\)00037-2](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00037-2)
- Hook-Costigan, Michelle A., & Rogers, L. J. (1998). Eye Preferences in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*): Influence of Age, Stimulus, and Hand Preference. *Laterality*:

Asymmetries of Body, Brain and Cognition, 3(2), 109–130.
<https://doi.org/10.1080/713754297>

- Izvekov, E. I., Pavlova, V. V., Ognevaja, E. M., Nepomnyashchikh, V. A., & Malashichev, Y. B. (2018). Pattern of lateralized behaviors in a caudate amphibian, *Ambystoma mexicanum*. *Russian Journal of Herpetology*, 25(1), 31–42. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2018-25-1-31-42>
- Jennings, D. J. (2012). Right-sided bias in fallow deer terminating parallel walks: Evidence for lateralization during a lateral display. *Animal Behaviour*, 83(6), 1427–1432. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.014>
- Kappel, S., Mendl, M. T., Barrett, D. C., Murrell, J. C., & Whay, H. R. (2017). Lateralized behaviour as indicator of affective state in dairy cows. *PLOS ONE*, 12(9), e0184933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184933>
- Karenina, K., Giljov, A., Baranov, V., Osipova, L., Krasnova, V., & Malashichev, Y. (2010). Visual laterality of calf-mother interactions in wild whales. *PLoS ONE*, 5(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013787>
- Karenina, K., Giljov, A., Ingram, J., Rowntree, V. J., & Malashichev, Y. (2017). Lateralization of mother-infant interactions in a diverse range of mammal species. *Nature Ecology and Evolution*, 1(2). <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0030>
- Karenina, K., Giljov, A., Ivkovich, T., Burdin, A., & Malashichev, Y. (2013). Lateralization of spatial relationships between wild mother and infant orcas, *Orcinus orca*. *Animal Behaviour*, 86(6), 1225–1231. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.025>
- Kelley, N. J., Hortensius, R., Schutter, D. J. L. G., & Harmon-Jones, E. (2017). The relationship of approach/avoidance motivation and asymmetric frontal cortical activity: A review of studies manipulating frontal asymmetry. *International Journal of Psychophysiology*, 119, 19–30. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2017.03.001>
- Kruper, D. C., Boyle, B. E., & Patton, R. A. (1966). Eye and hand preference in rhesus monkeys *Macaca mulatta*. *Psychonomic Science*, 5(7), 277–278. <https://doi.org/10.3758/BF03328393>
- LaMendola, N. P., & Bever, T. G. (1997). Peripheral and cerebral asymmetries in the rat. *Science*, 278(5337), 483–486. <https://doi.org/10.1126/science.278.5337.483>
- Langbein, J. (2012). Investigations on training, recall and reversal learning of a Y-maze by dwarf goats (*Capra hircus*): The impact of lateralisation. *Behavioural Processes*, 89(3), 304–310. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.12.013>
- Larose, C., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., & Rogers, L. J. (2006). Laterality of horses associated with emotionality in novel situations. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 11(4), 355–367. <https://doi.org/10.1080/13576500600624221>
- Leliveld. (2019). From Science to Practice: A Review of Laterality Research on Ungulate Livestock. *Symmetry*, 11(9), 1157. <https://doi.org/10.3390/sym11091157>
- MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2009). Origins of the left and right brain. *Scientific American*, 301(1), 60–67. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0709-60>
- Martín, J., López, P., Bonati, B., & Csermely, D. (2010). Lateralization When Monitoring Predators in the Wild: A Left Eye Control in the Common Wall Lizard (*Podarcis muralis*). *Ethology*, 116(12), 1226–1233. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01836.x>
- McFerran, J. (1992). Head-cocking and visual exploration in cotton-top tamarins. *Honor Thesis*,

University of Sterling.

- McGreevy, P. D., & Rogers, L. J. (2005). Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. *Applied Animal Behaviour Science*, *92*(4), 337–352. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2004.11.012>
- Mench, J. A., & Andrew, R. J. (1986). Lateralization of a food search task in the domestic chick. *Behavioral and Neural Biology*, *46*(2), 107–114. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(86\)90570-4](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(86)90570-4)
- Miklósi, A., Andrew, R. J., & Dharmaretnam, M. (1996). Auditory lateralisation: Shifts in ear use during attachment in the domestic chick. *Laterality*, *1*(3), 215–224. <https://doi.org/10.1080/713754242>
- Miklósi, A., Andrew, R. J., & Savage, H. (1997). Behavioural lateralisation of the tetrapod type in the zebrafish (*Brachydanio rerio*). *Physiology and Behavior*, *63*(1), 127–135. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(97\)00418-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(97)00418-6)
- Minoranskii, V. A., & Dankov, V. I. (2016). Saiga tatarica L. Russia's endangered species. *South of Russia: Ecology, Development*, *11*(1), 88–103. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-88-103>
- Murphy, J., Hall, C., & Arkins, S. (2009). What horses and humans see: A comparative review. In *International Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1155/2009/721798>
- Najt, P., Bayer, U., & Hausmann, M. (2013). Models of hemispheric specialization in facial emotion perception—a reevaluation. *Emotion*, *13*(1), 159–167. <https://doi.org/10.1037/a0029723>
- Nottebohm, F. (1980). Brain pathways for vocal learning in birds: A review of the first 10 years. In J. M. Sprague, & A. N. Epstein (eds.). In *Progress in psychobiology and physiological psychology*. New York: Academic Press.
- Nottebohm, Fernando, Stokes, T. M., & Leonard, C. M. (1976). Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *Journal of Comparative Neurology*, *165*(4), 457–486. <https://doi.org/10.1002/cne.901650405>
- Ognevaja, E., Lajus, D., Izvekov, E., Nepomnyashchikh, V., & Malashichev, Y. (2018). Mirrors inhibit growth and stimulate lateralized response to prey in larvae of the Mexican axolotl *Ambystoma mexicanum*. *Biological Communications*, *63*(2), 133–139. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2018.206>
- Okanoya, K., Ikebuchi, M., Uno, H., & Watanabe, S. (2001). Left-side dominance for song discrimination in Bengalese finches (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Animal Cognition*, *4*(3–4), 241–245. <https://doi.org/10.1007/s10071-001-0120-9>
- Palleroni, A., & Hauser, M. (2003). Experience-dependent plasticity for auditory processing in a raptor. *Science*, *299*(5610), 1195. <https://doi.org/10.1126/science.1078813>
- Peirce, J. W., Leigh, A. E., & Kendrick, K. M. (2000). Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. *Neuropsychologia*, *38*(4), 475–483. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00088-3](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00088-3)
- Pfannkuche, K. A., Bouma, A., & Groothuis, T. G. G. (2009). Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour? A meta-analysis in humans and other animal species. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 364, Issue 1519, pp. 929–942). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0282>

- Phan, M. L., & Vicario, D. S. (2010). Hemispheric differences in processing of vocalizations depend on early experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(5), 2301–2306. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900091107>
- Phillips, C. J. C., Oevermans, H., Syrett, K. L., Jespersen, A. Y., & Pearce, G. P. (2015). Lateralization of behavior in dairy cows in response to conspecifics and novel persons. *Journal of Dairy Science*, *98*(4), 2389–2400. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-8648>
- Poirier, C., Boumans, T., Verhoye, M., Balthazart, J., & Van Linden, A. Der. (2009). Own-song recognition in the songbird auditory pathway: Selectivity and lateralization. *Journal of Neuroscience*, *29*(7), 2252–2258. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4650-08.2009>
- Poremba, A., Malloy, M., Saunders, R. C., Carson, R. E., Herscovitch, P., & Mishkin, M. (2004). Species-specific calls evoke asymmetric activity in the monkey's temporal poles. *Nature*, *427*(6973), 448–451. <https://doi.org/10.1038/nature02268>
- Proops, L., & McComb, K. (2012). Cross-modal individual recognition in domestic horses *Equus caballus* extends to familiar humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1741), 3131–3138. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0626>
- Proudfoot, R. E. (1983). Hemiretinal differences in face recognition: Accuracy versus reaction time. *Brain and Cognition*, *2*(1), 25–31. [https://doi.org/10.1016/0278-2626\(83\)90026-X](https://doi.org/10.1016/0278-2626(83)90026-X)
- Quaresmini, C., Forrester, G. S., Spiezio, C., & Vallortigara, G. (2014). Social environment elicits lateralized behaviors in gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, *128*(3), 276–284. <https://doi.org/10.1037/a0036355>
- Reddon, A. R., & Hurd, P. L. (2008). Aggression, sex and individual differences in cerebral lateralization in a cichlid fish. *Biology Letters*, *4*(4), 338–340. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0206>
- Reddon, A. R., & Hurd, P. L. (2009). Individual differences in cerebral lateralization are associated with shy-bold variation in the convict cichlid. *Animal Behaviour*, *77*(1), 189–193. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.026>
- Rice, A. N., & Bass, A. H. (2009). Novel vocal repertoire and paired swimbladders of the three-spined toadfish, *Batrachomoeus trispinosus*: Insights into the diversity of the *Batrachoididae*. *Journal of Experimental Biology*, *212*(9), 1377–1391. <https://doi.org/10.1242/jeb.028506>
- Roberts, G. (1996). Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, *51*(5), 1077–1086. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0109>
- Robins. (2019). The Alpha Hypothesis: Did Lateralized Cattle–Human Interactions Change the Script for Western Culture? *Animals*, *9*(9), 638. <https://doi.org/10.3390/ani9090638>
- Robins, A., & Rogers, L. J. (2006). Complementary and lateralized forms of processing in *Bufo marinus* for novel and familiar prey. *Neurobiology of Learning and Memory*, *86*(2), 214–227. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2006.03.002>
- Robins, Andrew, Goma, A. A., Ouine, L., & Phillips, C. J. C. (2018). The eyes have it: lateralized coping strategies in cattle herds responding to human approach. *Animal Cognition*, *21*(5), 685–702. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1203-1>
- Robins, Andrew, & Phillips, C. (2010). Lateralised visual processing in domestic cattle herds responding to novel and familiar stimuli. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, *15*(5), 514–534. <https://doi.org/10.1080/13576500903049324>

- Rochais, C., Sébilleau, M., Menoret, M., Oger, M., Henry, S., Hausberger, M., & Cousillas, H. (2018). Attentional state and brain processes: State-dependent lateralization of EEG profiles in horses. *Scientific Reports*, 8(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28334-9>
- Rogers, L. J. (2002). Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern, and development. *Advances in the Study of Behavior*, 31, 107–161. [https://doi.org/10.1016/s0065-3454\(02\)80007-9](https://doi.org/10.1016/s0065-3454(02)80007-9)
- Rogers, L. J. (2005). Evolution of Side Biases: Motor versus Sensory Lateralization. *Side Bias: A Neuropsychological Perspective*, 3–40. https://doi.org/10.1007/0-306-46884-0_1
- Rogers, L. J. (2009). Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1519), 943–954. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0225>
- Rogers, L. J. (2010). Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. In *Applied Animal Behaviour Science* (Vol. 127, Issues 1–2, pp. 1–11). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2010.06.008>
- Rogers, L. J. (2017). Eye and ear preferences. In *Neuromethods* (Vol. 122, pp. 79–102). Humana Press Inc. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6725-4_3
- Rogers, L. J., & Andrew, R. J. (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge University Press.
- Rogers, L. J., & Anson, J. M. (1979). Lateralisation of function in the chicken fore-brain. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 10(5), 679–686. [https://doi.org/10.1016/0091-3057\(79\)90320-4](https://doi.org/10.1016/0091-3057(79)90320-4)
- Rogers, L. J., & Kaplan, G. (2005). An eye for a predator: Lateralization in birds with particular reference to the Australian Magpie. In Y. Malashichev and A. W. Deckel (eds.). *Behavioural and Morphological Asymmetries in Vertebrates*. Landes Boiscience., 47–57.
- Rogers, L. J., Vallortigara, G., & Andrew, R. J. (2011). Divided brains: The biology and behaviour of brain asymmetries. In *Divided Brains: The Biology and Behaviour of Brain Asymmetries*. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511793899>
- Rogers, L. J., Ward, J. P., & Stanford, D. (1994). Eye dominance in the small-eared bushbaby, *Otolemur garnettii*. *Neuropsychologia*, 32(2), 257–264. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(94\)90011-6](https://doi.org/10.1016/0028-3932(94)90011-6)
- Rogers, L. J., & Workman, L. (1989). Light exposure during incubation affects competitive behaviour in domestic chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, 23(3), 187–198. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(89\)90109-3](https://doi.org/10.1016/0168-1591(89)90109-3)
- Rogers, L. J., Zappia, J. V., & Bullock, S. P. (1985). Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. *Experientia*, 41(11), 1447–1449. <https://doi.org/10.1007/BF01950028>
- Sakai, M., Hishii, T., Takeda, S., & Kohshima, S. (2006). Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): Caused by asymmetry of eye use? *Behavioural Brain Research*, 170(2), 204–210. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2006.02.018>
- Salva, O. R. (2012). *Cerebral and behavioural asymmetries in animal social recognition*. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2012.70006>
- Sankey, C., Henry, S., Clouard, C., Richard-Yris, M. A., & Hausberger, M. (2011). Asymmetry of behavioral responses to a human approach in young naive vs. trained horses. *Physiology*

- and Behavior*, 104(3), 464–468. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.05.009>
- Santi, A., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2002). Complementary left and right eye use during predator inspection and shoal-mate scrutiny in minnows. *Journal of Fish Biology*, 60(5), 1116–1125. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01708.x>
- Saunders, J. C., Coles, R. B., & Richard Gates, G. (1973). The development of auditory evoked responses in the cochlea and cochlear nuclei of the chick. *Brain Research*, 63(C), 59–74. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90076-0](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90076-0)
- Schiff, B. B., & Gagliesei, L. (1994). The Consequences of Experimentally Induced and Chronic Unilateral Pain: Reflections of Hemispheric Lateralization of Emotion. *Cortex*, 30(2), 255–267. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(13\)80197-9](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(13)80197-9)
- Schmidt, M. F., & Ashmore, R. (2008). Integrating breathing and singing: forebrain and brainstem mechanisms. *Neuroscience of Birdsong*, 115–135.
- Sedláček, J. (1970). Development of the optic afferent system in chick embryos. *Ceskoslovenska Fysiologie*, 19(1), 37–59. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5507402>
- Shipley, M. T., & Ennis, M. (1996). Functional organization of olfactory system. In *Journal of Neurobiology* (Vol. 30, Issue 1, pp. 123–176). John Wiley & Sons, Ltd. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4695\(199605\)30:1<123::AID-NEU11>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4695(199605)30:1<123::AID-NEU11>3.0.CO;2-N)
- Silberman, E. K., & Weingartner, H. (1986). Hemispheric lateralization of functions related to emotion. *Brain and Cognition*, 5(3), 322–353. [https://doi.org/10.1016/0278-2626\(86\)90035-7](https://doi.org/10.1016/0278-2626(86)90035-7)
- Siniscalchi, M., Dimatteo, S., Pepe, A. M., Sasso, R., & Quaranta, A. (2012). Visual Lateralization in Wild Striped Dolphins (*Stenella coeruleoalba*) in Response to Stimuli with Different Degrees of Familiarity. *PLoS ONE*, 7(1), e30001. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030001>
- Siniscalchi, M., Padalino, B., Aubé, L., & Quaranta, A. (2015). Right-nostril use during sniffing at arousing stimuli produces higher cardiac activity in jumper horses. *Laterality*, 20(4), 483–500. <https://doi.org/10.1080/1357650X.2015.1005629>
- Siniscalchi, M., Quaranta, A., & Rogers, L. J. (2008). Hemispheric Specialization in Dogs for Processing Different Acoustic Stimuli. *PLoS ONE*, 3(10), e3349. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003349>
- Siniscalchi, M., Sasso, R., Pepe, A. M., Dimatteo, S., Vallortigara, G., & Quaranta, A. (2011). Sniffing with the right nostril: lateralization of response to odour stimuli by dogs. *Animal Behaviour*, 82(2), 399–404. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.020>
- Smith, A. V., Proops, L., Grounds, K., Wathan, J., & McComb, K. (2016). Functionally relevant responses to human facial expressions of emotion in the domestic horse *Equus caballus*. *Biology Letters*, 12(2), 20150907. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0907>
- Smith, A. V., Proops, L., Grounds, K., Wathan, J., Scott, S. K., & McComb, K. (2018). Domestic horses (*Equus caballus*) discriminate between negative and positive human nonverbal vocalisations. *Scientific Reports*, 8(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30777-z>
- Snyder, P. J., & Harris, L. J. (1997). The intracarotid amobarbital procedure: An historical perspective. *Brain and Cognition*, 33(1), 18–32. <https://doi.org/10.1006/brcg.1997.0882>
- Sovrano, V. A., & Andrew, R. J. (2006). Eye use during viewing a reflection: Behavioural

- lateralisation in zebrafish larvae. *Behavioural Brain Research*, 167(2), 226–231.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2005.09.021>
- Sovrano, V. A., Rainoldi, C., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (1999). Roots of brain specializations: Preferential left-eye use during mirror- image inspection in six species of teleost fish. *Behavioural Brain Research*, 106(1–2), 175–180.
[https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00105-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00105-9)
- Tervaniemi, M., & Hugdahl, K. (2003). Lateralization of auditory-cortex functions. In *Brain Research Reviews* (Vol. 43, Issue 3, pp. 231–246). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2003.08.004>
- Tommasi, L., & Vallortigara, G. (2001). Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemispheres of the avian brain. *Behavioral Neuroscience*, 115(3), 602–613.
<https://doi.org/10.1037/0735-7044.115.3.602>
- Uchida, A. M., Meyers, R. A., Cooper, B. G., & Goller, F. (2010). Fibre architecture and song activation rates of syringeal muscles are not lateralized in the European starling. *Journal of Experimental Biology*, 213(7), 1069–1078. <https://doi.org/10.1242/jeb.038885>
- Vallortigara, G., & Andrew, R. J. (1994). Olfactory lateralization in the chick. *Neuropsychologia*, 32(4), 417–423. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(94\)90087-6](https://doi.org/10.1016/0028-3932(94)90087-6)
- Vallortigara, G., Rogers, L. J., Bisazza, A., Lippolis, G., & Robins, A. (1998). Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. *NeuroReport*, 9(14), 3341–3344. <https://doi.org/10.1097/00001756-199810050-00035>
- Vallortigara, Giorgio. (1992). Right hemisphere advantage for social recognition in the chick. *Neuropsychologia*, 30(9), 761–768. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(92\)90080-6](https://doi.org/10.1016/0028-3932(92)90080-6)
- Vallortigara, Giorgio. (2000). Comparative neuropsychology of the dual brain: A stroll through animals' left and right perceptual worlds. *Brain and Language*, 73(2), 189–219.
<https://doi.org/10.1006/brln.2000.2303>
- Versace, E., Morgante, M., Pulina, G., & Vallortigara, G. (2007). Behavioural lateralization in sheep (*Ovis aries*). *Behavioural Brain Research*, 184(1), 72–80.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.06.016>
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1996). Lateral Bias for Rotational Behavior in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 110(2), 199–202.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.110.2.199>
- Westin, L. (1998). The spawning migration of European silver eel (*Anguilla anguilla* L.) with particular reference to stocked eel in the Baltic. *Fisheries Research*, 38(3), 257–270.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00162-3](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00162-3)
- Williams, H., Crane, L. A., Hale, T. K., Esposito, M. A., & Nottebohm, F. (1992). Right-side dominance for song control in the zebra finch. *Journal of Neurobiology*, 23(8), 1006–1020.
<https://doi.org/10.1002/neu.480230807>
- Zaynagutdinova, E., Karenina, K., & Giljov, A. (2020). Lateralization in monogamous pairs: wild geese prefer to keep their partner in the left hemifield except when disturbed. *Current Zoology*. <https://doi.org/10.1093/cz/zoaa074>
- Zoloth, S. R., Petersen, M. R., Beecher, M. D., Green, S., Marler, P., Moody, D. B., & Stebbins, W. (1979). Species-specific perceptual processing of vocal sounds by monkeys. *Science*, 204(4395), 870–873. <https://doi.org/10.1126/science.108805>

Соколов, В. Е., & Жирнов, Л. В. (1998). *Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование*. Типография Россельхозакадемии.

Шмунк, В. О. (2020). Инновационная методика оценки численности популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия. *Saiga News*, 26, 21–22.

Приложение

Таблица 1. Результаты анализа с использованием логистической регрессии для оценки латерализованного осматривания объектов.

А. Логистическая регрессия по латерализации осматривания тетраэдра (2020 г.)

Результат модели

| Модель | Отклонение | AIC | BIC | df | X ² | p | McFadden R ² | Nagelkerke R ² | Tjur R ² | Cox & Snell R ² |
|----------------|------------|-------|-------|----|----------------|------|-------------------------|---------------------------|---------------------|----------------------------|
| H ₀ | 60,17 | 62,17 | 63,96 | 43 | | | | | | |
| H ₁ | 48,54 | 60,54 | 71,24 | 38 | 11,63 | 0,04 | 0,193 | 0,31 | 0,16 | 0,23 |

Коэффициенты

| | Значение | Стандартная ошибка | z | Wald Test | | |
|--------------|----------|--------------------|-------|----------------|----|-------|
| | | | | Wald Statistic | df | p |
| (intercept) | -1,57 | 2 | -0,78 | 0,62 | 1 | 0,431 |
| Расстояние | 13,58 | 8,91 | 1,52 | 2,32 | 1 | 0,127 |
| Длительность | -0,29 | 0,62 | -0,47 | 0,22 | 1 | 0,635 |
| Пол (М) | -2,24 | 1 | -2,23 | 4,99 | 1 | 0,025 |
| Пол (Мол. Ж) | -1,45 | 0,84 | -1,72 | 2,98 | 1 | 0,084 |
| Пол (Мол. М) | -1,45 | 1,31 | -1,1 | 1,22 | 1 | 0,268 |

Примечание. Использованию правого глаза присвоен класс (вероятность) 1.

Таблица 2. Результаты анализа с использованием логистической регрессии для оценки латерализованного обнюхивания объектов.

А. Логистическая регрессия по латерализации обнюхивания контрольной камеры

Результат модели

| Модель | Отклонение | AIC | BIC | df | X ² | p | McFadden R ² | Nagelkerke R ² | Tjur R ² | Cox & Snell R ² |
|----------------|------------|-------|-------|----|----------------|--------|-------------------------|---------------------------|---------------------|----------------------------|
| H ₀ | 81,36 | 83,36 | 85,44 | 58 | | | | | | |
| H ₁ | 48,62 | 60,62 | 73,09 | 53 | 32,74 | <0,001 | 0,4 | 0,57 | 0,46 | 0,42 |

Коэффициенты

| | Значение | Стандартная ошибка | z | Wald Test | | |
|-----------------|----------|--------------------|-------|----------------|----|-------|
| | | | | Wald Statistic | df | p |
| (Intercept) | -0,99 | 1,356 | -0,73 | 0,54 | 1 | 0,463 |
| Расстояние | 3,96 | 4,288 | 0,92 | 0,85 | 1 | 0,356 |
| Длительность | 0,24 | 0,361 | 0,66 | 0,44 | 1 | 0,507 |
| Направление (Л) | -2,55 | 0,967 | -2,64 | 6,95 | 1 | 0,008 |
| Направление (П) | 0,85 | 0,876 | 0,97 | 0,94 | 1 | 0,332 |
| Направление (С) | 17,21 | 1741,79 | 0,01 | <0,001 | 1 | 0,992 |

Примечание. Использованию правой ноздри присвоен класс (вероятность) 1.

Б. Логистическая регрессия по латерализации обнюхивания цилиндра

Результат модели

| Модель | Отклонение | AIC | BIC | df | X ² | p | McFadden R ² | Nagelkerke R ² | Tjur R ² | Cox & Snell R ² |
|----------------|------------|--------|--------|-----|----------------|--------|-------------------------|---------------------------|---------------------|----------------------------|
| H ₀ | 158,63 | 160,63 | 163,42 | 120 | | | | | | |
| H ₁ | 100,3 | 112,3 | 129,07 | 115 | 58,32 | <0,001 | 0,368 | 0,524 | 0,269 | 0,382 |

Коэффициенты

| | Значение | Стандартная ошибка | z | Wald Test | | |
|-----------------|----------|--------------------|-------|----------------|----|--------|
| | | | | Wald Statistic | df | P |
| (Intercept) | 0,99 | 1,01 | 0,97 | 0,95 | 1 | 0,330 |
| Расстояние | 0,74 | 1,59 | 0,46 | 0,21 | 1 | 0,643 |
| Длительность | 0,11 | 0,24 | 0,48 | 0,23 | 1 | 0,629 |
| Направление (Л) | -3,9 | 0,93 | -4,19 | 17,53 | 1 | <0,001 |
| Направление (П) | 0,48 | 0,69 | 0,69 | 0,48 | 1 | 0,488 |
| Направление (С) | -1,52 | 0,75 | -2,02 | 4,08 | 1 | 0,043 |

Примечание. Использованию правой ноздри присвоен класс (вероятность) 1.

В. Логистическая регрессия по латерализации обнюхивания цилиндра

Результат модели

| Модель | Отклонение | AIC | BIC | df | X ² | p | McFadden R ² | Nagelkerke R ² | Tjur R ² | Cox & Snell R ² |
|----------------|------------|--------|--------|-----|----------------|-------|-------------------------|---------------------------|---------------------|----------------------------|
| H ₀ | 158,63 | 160,63 | 163,42 | 120 | | | | | | |
| H ₁ | 146,94 | 158,94 | 175,71 | 115 | 11,69 | 0,039 | 0,07 | 0,12 | 0,19 | 0,09 |

Коэффициенты

| | Значение | Стандартная ошибка | z | Wald Test | | |
|--------------|----------|-----------------------|-------|----------------|----|-------|
| | | | | Wald Statistic | df | p |
| (intercept) | -0,26 | 0,68 | -0,38 | 0,14 | 1 | 0,704 |
| Расстояние | 2,41 | 1,34 | 1,79 | 3,21 | 1 | 0,073 |
| Длительность | 0,21 | 0,19 | 1,11 | 1,22 | 1 | 0,269 |
| Пол (М) | -1,62 | 0,67 | -2,42 | 5,87 | 1 | 0,015 |
| Пол (Мол. Ж) | -0,02 | 0,49 | -0,05 | 0,002 | 1 | 0,962 |
| Пол (Мол. М) | -0,52 | 0,56 | -0,94 | 0,89 | 1 | 0,346 |

Примечание. Использованию правой ноздри присвоен класс (вероятность) 1.