

На правах рукописи



ГИЛЁВ

Андрей Николаевич

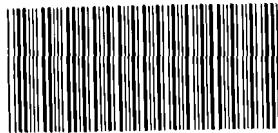
ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У СУМЧАТЫХ
(MAMMALIA: MARSUPIALIA)

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

29 ЯНВ 2015



005558261

Санкт-Петербург – 2014

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

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

Официальные оппоненты:

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

Ведущая организация:

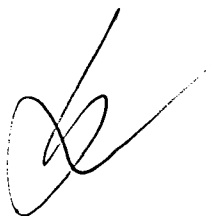
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Зоологический институт» РАН, г. Санкт-Петербург.

Защита состоится «05» марта 2015 года в 16 часов
на заседании диссертационного совета Д.212.232.08 при Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб., д. 7/9, аудитория 133.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. А. М. Горького Санкт-Петербургского государственного университета

Автореферат разослан «08» января 2015 года

Учёный секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



Н. В. Балеева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. Под латерализацией функций конечностей у животных принято понимать асимметричное участие парных конечностей в осуществлении двигательных задач (Hook, 2004; Rogers, 2009). Интенсивные исследования в этой области в течение последних десятилетий показали, что выраженная в различной степени латерализация функций конечностей является распространённой чертой позвоночных и проявляется в поведении животных в форме предпочтений использовать левую или правую конечность при выполнении определённых действий (Бианки, 1985; Ströckens et al., 2013). Традиционно модельной группой для изучения предпочтений в использовании конечностей у млекопитающих служили приматы (Primates) (Hopkins, 2006), тогда как другие отряды не подвергались систематическому исследованию (Ströckens et al., 2013). На примере приматов были выявлены основные факторы, влияющие на проявление латерализации функций передних конечностей на внутри- и межвидовом уровнях. Недостаток информации по другим группам млекопитающих не позволяет оценить универсальность влияния этих факторов и выявить общие закономерности проявления латерализации функций конечностей у млекопитающих. Благодаря ряду черт, таких как развитая манипулятивная активность (Iwaniuk et al., 2000), разнообразие позных и локомоторных адаптаций (Webster, Dawson, 2003; Kear et al., 2008), раннее развитие передних конечностей в онтогенезе (Cooper, Steppan, 2010), сумчатые млекопитающие (Mammalia: Marsupialia) могут служить удобной модельной группой для дальнейшего разностороннего изучения латерализации функций конечностей.

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

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

латерализации у особей в неволе и в природе;

4. Сравнить проявление латерализации у видов с бипедальной и квадропедальной локомоцией.

Научная повизна работы. Впервые проведено разностороннее исследование латерализации функций конечностей у сумчатых млекопитающих. У семи видов из четырёх семейств изучены индивидуальные и групповые предпочтения в использовании передних конечностей в различных типах поведения. Проведена оценка влияния на латерализацию таких факторов, как пол и возраст особи, тип поведения и положение тела при выполнении действия (квадропедальное/бипедальное). В работе впервые исследована латерализация у детёнышей сумчатых и выявлены ранние проявления латерализованной манипулятивной активности на стадии постоянного нахождения в сумке матери. Влияние положения тела животного на проявление асимметричного использования передних конечностей было впервые продемонстрировано для млекопитающих, не принадлежащих к отряду Приматы. В работе впервые получены данные о латерализации у сумчатых в природе.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы расширяют представление о распространённости латерализации функций конечностей среди позвоночных животных. Сравнение проявления предпочтений в использовании конечностей у сумчатых и плацентарных, содержащееся в работе, имеет значение для понимания эволюции латерализации функций конечностей у млекопитающих. Результаты, полученные по детёнышам сумчатых, подтверждают возможность изучения ранних проявлений манипулятивной активности на примере сумчатых. Материалы диссертации могут быть использованы для подготовки лекций и пособий по поведению и физиологии позвоночных животных, териологии.

Методы исследования. Использованы методы сбора и анализа материала, широко применяемые в современных исследованиях латерализации функций передних конечностей у млекопитающих (Blois-Heulin et al., 2007; Zhao et al., 2008; Meguerditchian et al., 2010).

Положения, выносимые на защиту:

1. В зависимости от видовой принадлежности, латерализация функций передних конечностей у исследованных сумчатых проявляется на групповом уровне

или только у отдельных особей.

2. На направленность латерализации в использовании передних конечностей у сумчатых может оказывать влияние пол особи (у домового опоссума и карликовой сумчатой летяги) и характеристики выполняемого действия (у рыже-серого валлаби).

3. У представителей семейства *Macropodidae* (рыже-серых валлаби и серых кенгуру) латерализация функций передних конечностей характерна как для взрослых особей, так и для детёнышей, у которых она проявляется уже на стадии постоянного нахождения в сумке матери;

4. У представителей семейства *Macropodidae* (рыже-серых валлаби и серых кенгуру) латерализация функций передних конечностей проявляется как в неволе, так и в природных популяциях, причём направленность латерализации у особей в неволе и природе не различается;

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

Апробация результатов. Результаты работы были представлены на международной научно-практической конференции «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2012), на «Биосеминаре» Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, 2012), а также на научных семинарах на факультете зоологии университета Тасмании (Хобарт, Австралия, 2012), факультете ветеринарных наук университета Квинсленда (Геттон, Австралия, 2012), в научном отделе Московского зоопарка (Москва, 2013), факультете биологии и наук о Земле и окружающей среде университета Нового Южного Уэльса (Сидней, Австралия, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, из них 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК.

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

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю к.б.н., доценту Егору Борисовичу Малашичеву (СПбГУ) за руководство и всестороннюю поддержку на протяжении исследования. Особая благодарность выражается сотрудникам зоопарков, в которых проводились исследования, в особенности О. Г. Ильченко, Л. В. Кондратьевой, Г. В. Вахрушевой (Московский зоопарк) и К. Керну (Берлинский зоопарк). Неоценимую помощь в планировании, организации и проведении исследования оказали: Г. О. Черепанов, А. В. Сморгачёва и К. А. Каренина (СПбГУ), С. Николь и Дж. Инграм (университет Тасмании), К. Леггет (университет Нового Южного Уэльса). Автор благодарит всех сотрудников кафедры зоологии позвоночных за научное образование, ценные дискуссии и рекомендации по теме работы, оказавшие большое влияние на выполнение исследования. Работа осуществлялась при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России», государственного контракта № П2379 по теме «Асимметрия мозга: генетические основы, развитие и эволюция», гранта №9261-13 Комитета по научным исследованиям Национального географического общества (CRE, National Geographic Society; США) по теме «Handedness in wild bipedal marsupials of Australia» (руководитель – Е. Б. Малашичев), гранта фонда кругосветных экспедиций (Transglobe Expedition Trust; Великобритания) по теме «Investigation of manual laterality in wild kangaroos and wallabies» (руководитель – А. Н. Гилёв). Анализ и обобщение результатов экспедиций осуществлялись при финансовой поддержке гранта РФФИ №14-14-00284 по теме «Моторные и зрительные асимметрии у позвоночных животных: эволюция и роль в жизни вида» (руководитель – Е. Б. Малашичев).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обоснована актуальность, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, охарактеризована степень разработанности темы исследования, сформулированы цель и задачи.

Глава 1. Обзор литературы. В данной главе кратко охарактеризовано современное состояние исследований в области латерализации поведения позвоночных животных; проведён детальный анализ данных литературных источников о распространённости латерализации функций конечностей среди позвоночных; рассмотрены основные подходы к изучению и методы оценки

предпочтений в использовании конечностей; проанализированы факторы, влияющие на проявление латерализации функций передних конечностей у млекопитающих.

Глава 2. Материал и методика. Материал был собран в 2009–2013 гг. Объектами работы стали семь видов сумчатых млекопитающих: домовый опоссум, *Monodelphis domestica* Wagner, 1842 (Didelphimorphia, Didelphidae), карликовая сумчатая летяга, *Petaurus breviceps* Waterhouse, 1838 (Diprotodontia, Petauridae), кенгуру Гудфеллоу, *Dendrolagus goodfellowi* Thomas, 1908, рыже-серый валлаби, *Macropus (Notamacropus) rufogriseus* Desmarest, 1817, серый кенгуру, *M. (M.) giganteus* Shaw, 179, рыжий кенгуру, *M. (Osphranter) rufus* Desmarest, 1822 (Diprotodontia, Macropodidae), гребнехвостый кенгуру, *Bettongia penicillata* Gray, 1837 (Diprotodontia, Potoroidae). В неволе (в 10 зоопарках России, Германии, Испании и Австралии) были исследованы: домовый опоссум (число особей, $n = 26$), карликовая сумчатая летяга ($n = 23$), кенгуру Гудфеллоу ($n = 14$), рыже-серый валлаби ($n = 33$), серый ($n = 54$) и гребнехвостый кенгуру ($n = 15$). В среднем (\pm стандартная ошибка средней) за животными каждого вида было проведено по 150 ± 29 ч наблюдений. В природе материал был собран по рыже-серому валлаби ($n = 35$) и серому кенгуру ($n = 38$) в национальном парке «Остров Мария» ($42^{\circ}38'$ ю. ш. $148^{\circ}05'$ в. д., Тасмания, Австралия) в течение 49 дней, а также по рыжему кенгуру ($n = 41$) на территории исследовательской станции «Фаулере Гэй» ($31^{\circ}21'$ ю. ш. $141^{\circ}39'$ в. д., Новый Южный Уэльс, Австралия) в течение 42 дней. В среднем было проведено по 228 ± 19 ч наблюдений за животными каждого вида в природе.

Основными исследованными типами поведения являлись: питание (использование одной конечности для того, чтобы взять пищу), опора в трипедальном положении (т.е. стоя на двух задних конечностях и одной передней), манипулирование гнездовым материалом (подтягивание материала к себе одной конечностью), аутогруминг (учитывали использование одной конечности для чистки носа). В соответствии с принятой классификацией (Fagot, Vaclair, 1991; Westergaard et al., 1998) раздельно анализировали действия, выполняемые из квадропедального положения тела (перед началом действия животное стояло на всех четырёх конечностях) и из бипедального положения (перед началом действия животное стояло на двух задних конечностях, а обе передние были свободны), а также питание неживой пищей и ловлю живой добычи. У каждого вида латерализация была изучена

как минимум в четырёх типах поведения. Оценка предпочтений в использовании конечностей у домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и гребнехвостого кенгуру была проведена в таких типах поведения, как манипулирование неживыми пищевыми объектами, ловля живой добычи, опора на одну переднюю конечность в трипедальном положении и манипулирование гнездовым материалом. У кенгуру Гудфеллоу, рыже-серого валлаби, серого и рыжего кенгуру асимметричное использование передних конечностей было исследовано при манипулировании пищей из бипедального и квадропедального положений тела, аутогруминге и опоре в трипедальном положении. У рыже-серого валлаби и серого кенгуру было исследовано использование одной конечности для манипулирования растительной пищей при высвобождении из сумки матери головы и обеих передних конечностей у детёнышей, постоянно находящихся в сумке («pouch-young»; Southwell, 1984), и при оттягивании края сумки матери во время питания молоком у детёнышей, уже покинувших сумку («young-at-foot»; Southwell, 1984). Для регистрации типов поведения с использованием одной передней конечности проводили видеосъёмку поведения животных. Индивидуальная идентификация животных в природе проводилась с помощью созданного в ходе работы фотокаталога исследованных особей.

За один акт принимали однократное использование передней конечности. После регистрации одного акта, следующий – учитывался только после того, как животное делало более трёх шагов квадропедально. Для определения индивидуальных предпочтений особей отдельно в каждом типе поведения число актов использования левой и правой конечности сравнивали с помощью бинomialного критерия (z) (Siegel, 1956). Анализ проводился только по особям, для которых было получено не менее 15 актов использования одной конечности. В результате всех особей классифицировали как латерализованных, то есть имеющих предпочтение использовать одну конечность чаще другой, или как нелатерализованных, то есть не имеющих предпочтения. Латерализованных особей определяли как левшей или правшей – особей значительно чаще использующих левую или правую конечность, соответственно. Оценка группового предпочтения (или групповой латерализации) – одностороннего тренда в предпочтении конечности в исследуемой выборке – проводилась на основе широко используемого индекса рукости (англ.: «handedness index») (Strauss, Wada, 1983; Hopkins et al., 2011;

Meguerditchian et al., 2012). Индекс рукости (ИР) для каждой особи в каждом типе поведения вычисляли по формуле

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

где Л – число актов использования левой конечности;

П – число актов использования правой конечности.

Групповую латерализацию у каждого вида оценивали с помощью одновыборочного критерия знаковых рангов Уилкоксона (*W*) (Wilcoxon, 1945). Для оценки проявления латерализации функций конечностей принято использовать два показателя: направленность, отражающую лево-/правосторонний уклон в латерализации, и степень, отражающую насколько сильно выражен односторонний уклон вне зависимости от его направленности [Wells, 2003; Hopkins et al., 2011]. При определении влияния таких факторов как пол, возраст и тип поведения на направленность латерализации использовали значения индекса рукости (ИР), тогда как для оценки влияния данных факторов на степень латерализации использовали абсолютные значения индекса рукости (Абс-ИР) (англ.: «absolute handedness index»). Половые различия и различия между особями одного вида в неволе и в природе оценивали с помощью *U*-критерия Манна-Уитни (Mann, Whitney, 1947). Для оценки связи между проявлением предпочтения конечности и возрастом особей (в месяцах) использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Caruso, Cliff, 1997). Различия считали значимыми при $p < 0,05$. Статистический анализ был выполнен с помощью средств статистического пакета GraphPad Prism ver. 6.03, 2013 (GraphPad Software, Inc., США).

Глава 3. Латерализация функций передних конечностей у сумчатых в неволе

Индивидуальные предпочтения и групповая латерализация. Соотношение латерализованных и нелатерализованных особей в исследованных выборках семи видов сумчатых было различным. У домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и кенгуру Гудфеллоу число латерализованных особей не отличалось от числа нелатерализованных во всех исследованных типах поведения (биномиальный критерий z , $p > 0,05$). Среди остальных видов латерализованных особей было значимо больше, чем нелатерализованных: у рыже-серых валлаби – при питании из бипедального положения тела ($z = 3,08$, $p = 0,002$), у серых кенгуру – при питании из

бипедального положения ($z = 4,18, p < 0,001$), опоре в трипедальном положении ($z = 2,46, p = 0,013$) и аутогруминге ($z = 3,61, p < 0,001$), у гребнехвостых кенгуру – при питании неживой пищей ($z = 3,10, p < 0,001$), ловле живых насекомых ($z = 3,33, p < 0,001$) и манипулировании гнездовым материалом ($z = 2,77, p = 0,003$). Различия между числами особей, предпочитавших левую и правую конечность, были обнаружены только у рыже-серых валлаби, серых и гребнехвостых кенгуру. У рыже-серых валлаби большинство особей являлись левшами при питании из бипедального положения ($z = 3,62, p < 0,001$), тогда как при опоре в трипедальном положении большинство животных предпочитало использовать правую конечность ($z = 2,43, p = 0,013$). Левшей было больше, чем правшей во всех типах поведения среди серых (z от 2,62 до 4,04, $p \leq 0,007$) и гребнехвостых кенгуру (z от 2,21 до 2,94, $p \leq 0,021$). Анализ, основанный на средних значениях индекса руки для всех исследованных особей вида, не выявил латерализации на групповом уровне у домового опоссума (в зависимости от типа поведения W от -1 до $40, p \geq 0,601$), карликовой сумчатой летяги (W от 61 до $85, p \geq 0,202$) и кенгуру Гудфеллоу (W от -49 до $-26, p \geq 0,131$). У рыже-серых валлаби групповая латерализация варьировала в зависимости от типа поведения: предпочтение левой передней конечности было обнаружено при питании из бипедального положения ($W = 302, p < 0,001, n = 27$) и аутогруминге ($W = 45, p = 0,009, n = 9$), предпочтение правой конечности – при опоре в трипедальном положении ($W = -232, p = 0,006, n = 27$), а отсутствие групповой латерализации – при питании из квадропедального положения ($W = 109, p = 0,120, n = 27$). Предпочтение использовать левую переднюю конечность на групповом уровне во всех типах поведения было обнаружено у серых (W от 94 до $513, p \leq 0,008$) и гребнехвостых кенгуру (W от 79 до $112, p \leq 0,010$).

Влияние пола и возраста. Половые различия в направленности латерализации при использовании конечностей были обнаружены только у домовых опоссумов и карликовых сумчатых летяг (U -критерий Манна-Уитни, $p > 0,05$). Самки обоих видов предпочитали использовать левую конечность (у опоссума: W от 65 до $83, p \leq 0,041$; у летяги: W от 36 до $53, p \leq 0,038$), а самцы преимущественно пользовались правой конечностью (у опоссума: W от -66 до $-53, p \leq 0,041$) или не проявляли латерализации (у летяги: W от -21 до $-12, p \geq 0,250$). У остальных видов не выявлено влияния пола особи на латерализацию (U -критерий Манна-Уитни, $p > 0,05$).

Зависимости между возрастом особей и направленностью или степенью латерализации не было обнаружено ни у домового опоссума, ни у карликовой сумчатой летяги (корреляция Спирмена, $p > 0,05$). Исследовать такую зависимость у остальных видов не было возможности, однако у серых кенгуру отдельно были изучены предпочтения конечностей у детёнышей. Детёныши на стадии постоянного нахождения в сумке предпочитали использовать левую конечность для манипулирования пищей ($W = 36, p = 0,008, n = 8$). Детёныши серых кенгуру, уже покинувшие сумку, проявляли групповое предпочтение в использовании левой передней конечности при оттягивании края материнской сумки во время питания молоком ($W = 73, p = 0,005, n = 12$).

Глава 4. Латерализация функций передних конечностей у сумчатых в природе

Индивидуальные предпочтения и групповая латерализация. У серых и рыжих кенгуру наблюдали сходное распределение индивидуальных предпочтений в использовании конечностей: латерализованных особей было больше, чем нелатерализованных (серые кенгуру: в зависимости от типа поведения z от 2,40 до 2,97, $p \leq 0,015$; рыжие кенгуру: z от 2,75 до 3,80, $p \leq 0,004$), а число левшей было выше, чем число правшей (серые кенгуру: z от 2,29 до 3,25, $p \leq 0,013$; рыжие кенгуру: z от 2,41 до 3,67, $p \leq 0,013$). У рыже-серых валлаби число латерализованных особей также преобладало над числом нелатерализованных во всех типах поведения (z от 2,12 до 2,94, $p < 0,031$). При питании из квадропедального положения число левшей значительно не отличалось от числа правшей ($z = 1,34, p = 0,180$). Большинство рыже-серых валлаби предпочитало использовать левую конечность при питании из бипедального положения ($z = 2,91, p = 0,002$) и аутогруминге ($z = 3,33, p < 0,001$), тогда как при опоре большинство – предпочитало использовать правую конечность ($z = -2,94, p = 0,002$). Предпочтение в использовании левой конечности на групповом уровне во всех типах поведения проявляли как серые (W от 138 до 330, $p \leq 0,023$), так и рыжие кенгуру (W от 93 до 289, $p \leq 0,014$). Рыже-серые валлаби демонстрировали групповое предпочтение левой конечности при питании из бипедального положения ($W = 168, p < 0,001, n = 20$) и при аутогруминге ($W = 105, p < 0,001, n = 14$), а также групповое предпочтение правой конечности при опоре в трипедальном положении ($W = -139, p = 0,001, n = 18$). При питании из квадропедального положения у рыже-серых валлаби не было обнаружено групповой латерализации ($W = 58, p = 0,178, n = 17$).

У рыже-серых валлаби отдельно было исследовано бимануальное питание кустарниками и деревьями, при котором животное использует одну переднюю конечность того, чтобы удерживать ветку на необходимой высоте, а вторую – для того, чтобы манипулировать листвой и побегами, направляя их ко рту. Было зарегистрировано 42 случая бимануального питания (один акт от одной особи). Большинство особей удерживало ветку правой конечностью, а направляло пищу ко рту – левой ($z = 4,17, p < 0,001$).

Влияние условий (в природе/в неволе) и пола, латерализация у детёнышей.

У рыже-серых валлаби и серых кенгуру не было обнаружено различий в направленности латерализации между особями в неволе и в природе (U -критерий Манна-Уитни, $p > 0,05$). Различия в степени латерализации между животными в неволе и в природе были выявлены только у рыже-серых валлаби в одном типе поведения – питании из квадроцикла положения ($U = 18,0, p < 0,001$). У всех исследованных в природе видов пол особей не оказывал влияния ни на направленность, ни на степень латерализации в использовании конечностей (U -критерий Манна-Уитни, $p > 0,05$). Детёныши рыже-серого валлаби, исследованные на стадии постоянного нахождения в сумке матери, демонстрировали групповое предпочтение использовать левую переднюю конечность для манипулирования пищей ($N = 48, p = 0,032, n = 11$).

Глава 5. Обсуждение. Латерализация функций передних конечностей на индивидуальном уровне была обнаружена у всех семи исследованных в настоящей работе видов сумчатых. У четырёх видов: рыже-серого валлаби, серого кенгуру, рыжего и гребнехвостого кенгуру, была выявлена латерализация на групповом уровне. Ранее латерализация функций передних конечностей была исследована у многих видов плацентарных млекопитающих, преимущественно из отряда Приматы (Primates) (Hook, 2004; Meguerditchian et al., 2012). Практически для всех исследованных видов приматов характерны индивидуальные предпочтения левой или правой передней конечности, однако лишь часть видов проявляет латерализацию на групповом уровне (Ströckens et al., 2013). Результаты настоящей работы указывают на то, что в целом латерализация функций конечностей у сумчатых сопоставима с таковой у приматов. В обеих группах предпочтительные конечности может проявляться на индивидуальном и групповом уровнях, а выраженность латерализации может

варьировать в зависимости от вида, пола животного и характеристик выполняемого действия.

У двух представителей семейства *Macropodidae* – рыже-серых валлаби и серых кенгуру, латерализация в использовании конечностей была исследована как в неволе, так и в природе. Направленность предпочтений не различалась между особями в разных условиях во всех исследованных типах поведения, что указывает на стабильность проявления латерализации у этих видов. Различия в степени латерализации между животными в неволе и в природе были выявлены только в одном из типов поведения (питании из квадропедального положения) у рыже-серых валлаби.

У домового опоссума, карликовой сумчатой летяги и гребнехвостого кенгуру латерализация при питании была исследована как при манипулировании неживой пищей, так и при ловле живых насекомых. Согласно классификации типов унимануальных действий (Fagot, Vauclair, 1991), питание статичными пищевыми объектами, не требующими обработки, является заданием «низкого уровня» сложности, а ловля живой добычи – заданием «высокого уровня» сложности. У приматов задания «высокого уровня» вызывают более сильное проявление предпочтения конечности по сравнению с заданиями «низкого уровня» (Fagot, Vauclair, 1991; King, Landau, 1993). Однако у исследованных сумчатых, в отличие от приматов, не было обнаружено различий между проявлением латерализации при питании неживой пищей (действии «низкого уровня» сложности) и ловле живых насекомых (действии «высокого уровня» сложности).

У рыже-серых валлаби направленность латерализации зависела от выполняемой задачи. При манипулировании пищей (из бипедального положения) и аутогруминге большинство особей проявляли предпочтение использовать левую конечность, тогда как при опоре на одну переднюю конечность в трипедальном положении большинство особей преимущественно использовали правую. Такое разделение функций между конечностями согласуется с латерализацией в бимануальном питании, при котором рыже-серые валлаби чаще использовали правую переднюю конечность, чтобы удерживать ветку дерева или кустарника на необходимой высоте, а левую – для манипулирования листвой и побегами. Можно заключить, что рыже-серые валлаби предпочитают использовать правую конечность

для выполнения действий, связанных со статическими силовыми нагрузками, а левую конечность – для манипуляций, требующих тонкой координации. Сходная специализация функций передних конечностей характерна для ряда видов приматов (Ward, 1995; Milliken et al., 2005; Rigamonti et al., 2005; Mangalam et al., 2014).

Половые различия в проявлении латерализации обнаружены только у двух исследованных видов. Самки домового опоссума и карликовой сумчатой летяги были более склонны к использованию левой передней конечности, чем самцы. У многих видов плацентарных, наоборот, для самок более характерна праворукость, чем для самцов (Pfanckuche et al., 2009; Wells, Millsopp, 2009). Таким образом, влияние пола особи на направленность латерализации в использовании конечностей у исследованных видов сумчатых и плацентарных различается. Возможно, эти различия связаны с отсутствием у сумчатых мозолистого тела (Heath, Jones, 1971) – структуры, предположительно связанной с половыми различиями в проявлении латерализации у плацентарных (Phillips et al., 2007).

В работе было исследовано латерализованное использование передних конечностей у детёнышей рыже-серого валлаби и серого кенгуру. Было обнаружено, что уже на стадии постоянного нахождения в сумке матери («pouch-young»; Southwell, 1984) детёныши проявляют индивидуальную и групповую латерализацию при манипулировании растительной пищей. Детёныши обоих видов преимущественно использовали левую конечность, что совпадает с направленностью латерализации при питании у взрослых особей.

Исследованные виды сумчатых демонстрировали различное проявление латерализации функций конечностей. Для межвидового сравнения латерализации у млекопитающих принято использовать так называемую «систему латерализации» (McGrew, Marchant, 1996; 1997; Wells, 2003; Leca et al., 2010). Эта пятиуровневая классификация латерализации в использовании конечностей учитывает выраженность индивидуальных и групповых предпочтений, а также стабильность их проявления в разных типах поведения. Первый уровень, согласно данной системе, отражает наиболее слабую выраженность латерализации, а пятый уровень – наиболее сильную (McGrew, Marchant, 1996). Для исследованных видов сумчатых характерны разные уровни латерализации (Таблица 1).

Таблица 1 – Латерализация функций передних конечностей у исследованных видов сумчатых.

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

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

У плацентарных млекопитающих различия в проявлении латерализации функций конечностей между разными видами не объясняются филогенетическими связями (Scheumann et al., 2011; Meguerditchian et al., 2012). К примеру, виды одного рода могут демонстрировать принципиально разные паттерны моторных предпочтений, а виды из разных семейств – проявлять латерализацию одинаково (Ströckens et al., 2013). Сходным образом у сумчатых представители разных семейств: домовый опоссум (Didelphidae), карликовая сумчатая летяга (Petauridae) и кенгуру Гудфеллоу (Macropodidae), имеют одинаковый уровень латерализации, а представители одного семейства: кенгуру Гудфеллоу, рыже-серый валлаби, серый и рыжий кенгуру (Macropodidae) проявляют разные уровни латерализации (Таблица 1).

Бипедальное положение тела ассоциировано с усилением выраженности латерализации в использовании передних конечностей у многих видов приматов (Hopkins, 1993; Ward, 1995; Blois-Heulin et al., 2007). Была прослежена связь между

бипедальной локомоцией и ярко выраженным предпочтением одной конечности (Ward, 1995; Westergaard et al., 1998; Corbetta, 2003). Исследованные виды сумчатых различаются по предпочитаемым типам локомоции: домовые опоссумы, карликовые сумчатые летяги и кенгуру Гудфеллоу передвигаются преимущественно квадропедально, а рыже-серые валлаби, серые, рыжие и гребнехвостые кенгуру преимущественно используют бипедальную локомоцию. Результаты работы демонстрируют, что наиболее высокие уровни латерализации в использовании передних конечностей характерны для бипедальных видов сумчатых (Таблица 1). Латерализацию на групповом уровне проявляют только виды, использующие преимущественно бипедальную локомоцию. У исследованных сумчатых, так же как у плацентарных, прослеживается связь между проявлением латерализации функций конечностей и типичным для вида способом локомоции.

Выводы:

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

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

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

4. Для рыже-серых валлаби характерна специализация функций передних конечностей, при которой правая конечность предпочтительно используется для

выполнения действий, связанных со статическими силовыми нагрузками (опора, удерживание ветки дерева или кустарника), а левая – для осуществления действий, требующих более тонкой координации (манипулирование пищей).

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

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

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

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы была описана латерализация функций передних конечностей у семи видов сумчатых млекопитающих, и исследовано влияние на неё ряда ключевых факторов, определяющих проявление латерализации у плацентарных. Сумчатые демонстрируют ряд сходных с плацентарными тенденций в проявлении латерализованного использования конечностей: разделение функций между конечностями, влияние положения тела на выраженность предпочтений, различия в проявлении латерализации между видами с разными локомоторными характеристиками. Выявленные сходства свидетельствуют о существовании общих факторов, определяющих проявление латерализации на индивидуальном и групповом уровнях у млекопитающих. Сумчатые млекопитающие могут быть рекомендованы в качестве удобной модельной группы для изучения латерализации, так как позволяют исследовать влияние позных и локомоторных характеристик на проявление латерализованного поведения, а также изучать наиболее ранние проявления латерализации у детёнышей, находящихся в сумке матери. Перспективным для понимания эволюции латерализации функций конечностей представляется изучение других групп млекопитающих, использующих бипедальную локомоцию.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Гилёв, А. Н. В стране диких кенгуру / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина // Наука из Первых Рук. – 2012. – Т.5, №47. – С.82–95.
2. Giljov, A. Does bipedality predict the group-level manual laterality in mammals? / A. Giljov, K. Karenina, Y. Malashichev // PLoS ONE. – 2012. – Vol.7, No.12. – P.e51583.
3. Giljov, A. Limb preferences in a marsupial, *Macropus rufogriseus*: evidence for postural effect / A. Giljov, K. Karenina, Y. Malashichev // Animal Behaviour. – 2012. – Vol.83, No.2. – P.525–534.
4. Giljov, A. Forelimb preferences in quadrupedal marsupials and their implications for laterality evolution in mammals / A. Giljov, K. Karenina, Y. Malashichev // BMC Evolutionary Biology. – 2013. – Vol.13. – P.61.

Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:

5. Гилёв, А. Н. Асимметричное использование передних конечностей у домашнего опоссума, *Monodelphis domestica* / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина, Е. Б. Малашинчев // Научные исследования в зоологических парках, вып. 28; под ред. С.В. Попова. – М.: Московский зоопарк; Тверь: Триада, 2012. – С.63–76.
6. Гилёв, А. Н. Разделение функций между передними конечностями при питании у древесного кенгуру Гудфеллоу (*Dendrolagus goodfellowi*) / А. Н. Гилёв, К. А. Каренина, Е. Б. Малашинчев // Материалы международной научно-практической конференции «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, Россия, 13-16 ноября 2012). – Рязань: НП «Голос губернии», 2012. – С.222–223.
7. Гилёв, А. Н. Моторная асимметрия у сумчатых млекопитающих семейства Macropodidae / А. Н. Гилёв // Асимметрия. – 2014. – Т.8, №1. – С.22–33.

Подписано в печать 24.12.2014. Формат 60x84/16. Печать цифровая.
Усл. печ. л. 1,0. Тираж 100. Заказ 12632б.

Отпечатано с готового оригинал-макета, предоставленного автором,
в Типографии Политехнического университета.
195251, Санкт-Петербург, Политехническая ул., 29.
Тел.: (812) 552-77-17; 550-40-14