

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ:
ВОСПРИЯТИЕ ВНЕШНИХ СТИМУЛОВ, ДВИГАТЕЛЬНАЯ
АКТИВНОСТЬ, ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 612.821+УДК 612.084

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
ЛИСИЦ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ОТБОРА ПО СОЦИАЛЬНЫМ
РЕАКЦИЯМ НА ЧЕЛОВЕКА**

© 2019 г. И. А. Мухамедшина¹, А. В. Харламова^{1,*}, Л. Н. Трут¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
“Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук” (ИЦиГ СО РАН), Новосибирск, Россия

* e-mail: kharlam@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 27.12.2017 г.

После доработки 20.03.2018 г.

Принята к публикации 14.05.2018 г.

Исследовали поведение лисиц, прошедших длительный отбор по двум контрастным признакам — приручаемости и агрессивному реагированию на человека. В качестве контроля были использованы лисицы, не подвергавшиеся такому отбору. Все лисицы прошли через серию тестов, что позволило оценить некоторые особенности их нервной деятельности. Оценивали способность животных к обучению инструментальному навыку нажимать на одну из двух предъявляемых педалей и способность к переделке навыка при смене подкрепляемой педали. В ходе теста ручные (доместичированные) лисицы отличались более высокой поисково-исследовательской активностью, что позволило им быстрее достичь критерия переделки выработанной реакции. Измерена двигательная активность лисиц при предъявлении им пищевого раздражителя. Она оказалась выше у ручных лисиц по сравнению с неселекционируемыми и агрессивными, что позволяет высказать предположение о повышении уровня общей возбудимости при отборе лисиц на доместикационное поведение. Исследован один из показателей, характеризующий вокальную активность животных — “частота следования звуков”, измеренный в присутствии человека. Ее значения оказались выше у прирученных и агрессивных лисиц, что может являться свидетельством повышения их эмоциональности по сравнению с представителями неселекционируемого контроля, поскольку для лисицы показано, что этот признак отражает уровень эмоционального напряжения животного.

Ключевые слова: доместикация, агрессивность, лисицы, обучение инструментальному навыку, переобучение, особенности высшей нервной деятельности, возбудимость

DOI: 10.1134/S0044467719010076

ВВЕДЕНИЕ

С целью экспериментального воспроизведения эволюционного процесса доместикации в ИЦиГ СО РАН многолетним отбором по поведению созданы две популяции лисиц с контрастным реагированием на человека — дружелюбным и агрессивным. Последствия этого отбора на физиологические и биохимические параметры, участвующие в регуляции поведения, детально анализировали на протяжении всего эксперимента. Так показано, что в ходе отбора на ручное поведение снижается нейрогормональная реакция лисиц в стрессирующей ситуации [Оськина и др.,

2008], пролонгируется чувствительный период первичной социализации и усиливается исследовательское поведение [Belyaev et. al., 1985], изменяется набор звуков, издаваемых лисицами при общении с человеком [Гоголева и др., 2017]. Однако исследованию влияния экспериментальной доместикации лисиц на особенности их поведения, не адресованного человеку, не уделялось достаточного внимания. Остался невыясненным вопрос о влиянии отбора на агрессивное и аффилиативное отношение к человеку на базовые свойства высшей нервной деятельности лисиц.

Интересно и важно также сопоставление данных, касающихся особенностей ВНД экспериментальных лисиц с аналогичными данными для собак разных пород, которые, как и лисицы, претерпели значительное давление отбора по признакам поведения, направленного на человека. В настоящее время наблюдается возрастающий интерес к развитию методов оценки темперамента и признаков “*personality*” у разных пород собак [см. обзор: Jones, Goslink, 2005; Hall, Wynne, 2012]. Создаются системы и критерии оценки, ведется разработка универсальных шкал для детальной характеристики индивидуальных особенностей поведения и описания межпородных различий в темпераменте [Svartberg, Forkman, 2002; Rayment et al., 2015]. С одной стороны, такой анализ облегчается наличием информации о родословных собак, зарегистрированных в кинологовических ассоциациях. С другой – индивидуальные условия содержания собак, участвующих в исследованиях, не могут быть идентичными, что накладывает отпечаток на их поведение. Отличительная особенность экспериментальных популяций ручных и агрессивных лисиц, разводимых в ИЦиГ СО РАН, заключается в возможности изучать поведение животных в контролируемых стандартных условиях, а также в возможности провести сравнение лисиц, чье поведение изменено отбором на экстремально агрессивное и дружелюбное по отношению к человеку, с исходной популяцией лисиц, содержащихся в тех же условиях, в тот же период времени, но при этом во многом сохранивших комплекс природной, “дикий” реакции на человека и избегающих (насколько это позволяют клеточные условия) контакта с ним.

Однако как работы, выполненные на собаках, так и полученные нами данные на экспериментальных лисицах, зачастую содержат разноречивые данные. Так, в опытах на лисицах показано, что отбор на ручное поведение по отношению к человеку сопровождается понижением порога нервно-мышечной возбудимости и, как следствие, повышением общей нервной возбудимости [Васильева, 1991а]. Доместицируемые лисицы быстрее, чем селектируемые, обучаются избегать ударов током в челночной камере [Васильева, 1991а,б], что также может быть обусловлено более высокой общей возбудимостью их ЦНС. Известна высокая положительная корреляция двигательной активности, которая

отражает степень возбудимости нервной системы, со способностью животных к обучению некоторым навыкам [Крушинский, 1960, с. 65].

И.П. Павлов, напротив, считал высшим проявлением возбудимого типа собак агрессивное поведение по отношению к человеку [Павлов, 1951]. На собаках разных пород показано, что импульсивная агрессия связана с дефицитом внимания, гиперактивным поведением, а также реактивностью к громким звукам и агрессивностью по отношению к человеку, непропорциональной провокации [Peremans et al., 2003; Hejjas et al., 2007; Vas et al., 2007; Kubinyi et al., 2012; Wan et al., 2013; Arata et al., 2014]. Несмотря на эволюционную близость собаки и лисицы, этого не наблюдается у лисиц, отбираемых по признаку агрессивного поведения по отношению к человеку. Напротив, нами было показано, что агрессивные лисицы отличаются более высокой способностью к концентрации внимания на источнике пищевого подкрепления и способностью к угашению выработанного навыка, чем представители доместицируемой популяции [Мухамедшина и др., 2014].

Из всего изложенного можно сделать вывод, что нет четких свидетельств и единого мнения о влиянии доместикации на базовые свойства высшей нервной деятельности животных. По этой причине детальный анализ таких характеристик у экспериментальных лисиц, на наш взгляд, представляется актуальным.

В настоящей работе нам представляется важным выявить особенности реагирования лисиц из селектируемых групп в различных тестовых условиях; исследовать те параметры поведения, которые не были предметом прямого отбора, но могли претерпеть изменение как в процессе экспериментальной доместикации, так и при селекции на агрессивное поведение по отношению к человеку. Кроме того, на основе этих данных обсудить, какие особенности высшей нервной деятельности могут стоять за этими внешними проявлениями поведения и какова их взаимосвязь с отбором по характеру оборонительного реагирования на человека, который является ключевым механизмом начала доместикации любого вида животных.

МЕТОДИКА

Исследование выполнено на экспериментальной базе ИЦиГ СО РАН на серебристо-черных лисицах (*Vulpes vulpes*), прошедших длительный отбор в направлении усиления экспрессии доместикационного (“ручного”) поведения (более 50 поколений) и на усиление агрессивного поведения (более 40 поколений), а также на неселекционируемых по поведению лисицах (“контроль”). В эксперименте были использованы взрослые лисицы в возрасте 1.5 года, в равном количестве самцы и самки. Двигательная активность и вокализация были оценены у 14 агрессивных, 15 ручных и 16 неселекционируемых лисиц.

Все отобранные для эксперимента животные были протестированы по стандартной методике оценки поведения [Трут, 1980; Kukekova et al., 2013; Трут и др., 2017]. В тестах использовали только животных с максимальной экспрессией как ручного, так и агрессивного поведения по отношению к человеку. Эксперименты проводили в осенний период (август – октябрь), в производственных условиях содержания лисиц. Для минимизации возможных стрессирующих воздействий на животных тестирование лисиц проводили в их домашних клетках. Все тесты проведены на одних и тех же животных.

Тест на способность к обучению инструментальному навыку нажимать на педаль с целью получения подкрепления, и переделке навыка при смене подкрепляемой педали

Исследуемые животные за две недели до эксперимента были рассажены в индивидуальные клетки, соседние клетки справа и слева от лисицы оставались пустыми. Поскольку в эксперименте использовалась классическая методика пищевого подкрепления, он проводился после суточной пищевой депривации животных.

В эксперименте была использована специальная съемная установка, которая ранее использовалась нами при исследовании способности лисиц к концентрации внимания [Мухамедшина и др., 2014]. Эта установка имела небольшой бункер для загрузки корма, желобок, который подводился к домашней миске животного, и электрический механизм подачи корма в этот желобок.

Прежде чем начать тест, экспериментатор адаптировал лисиц к съемной установке – нажимал на кнопку, при этом внутри уста-

новки срабатывал механизм, издавая специфический звук, и из желобка высыпался корм. Эта процедура подготовки к эксперименту продолжалась до тех пор, пока лисица не съела корм без задержки. Тест состоял из трех последовательных этапов. Этап № 1. На стенку домашней клетки лисицы крепили педаль (педаль № 1), при нажатии на которую осуществлялась механическая подача корма. Сразу после помещения в клетку педали включали видеокамеру, запись вели в течение всего теста. Лисица самостоятельно обучалась нажимать на педаль и таким образом получать корм из установки. В качестве пищевого подкрепления использовали сухой корм для котят “Forza 10”. Подробное описание этой методики приведено ранее [Мухамедшина и др., 2014].

Индивидуальная продолжительность каждого из этапов теста варьировала и зависела от времени достижения установленного критерия. Это время (в секундах) фиксировали по видеозаписи, и оно отражало время обучения на каждом из этапов. За критерий обученности на этапе № 1 принимали пять нажатий на педаль, каждое из которых подкреплялось подкормкой. После достижения установленного критерия переходили к этапу № 2 – в клетку помещали педаль № 2, нажатие на которую не подкрепляли. Критерием выработки инструментального навыка считали 5 нажатий подряд на подкрепляемую педаль (в данном случае педаль № 1) при отсутствии нажатий на неподкрепляемую педаль. После того, как лисица достигала установленного критерия, экспериментатор переключал механизм подачи корма с первой педали на вторую (этап № 3) (видеозапись доступна на сайте <http://www.bionet.nsc.ru/razrabotki/prikladnyie-razrabotki/zhivotnovodstvo/lisiczyi/spokojnaya-neselekcioniruemaya-lisicza-uspeshno-pereobuchaetsya.html>). Этап по переделке навыка продолжался до достижения критерия – пяти безошибочных нажатий подряд на педаль № 2, без нажатий на педаль № 1.

Как правило, длительность тестирования лисицы в течение одного дня составляла 10–15 минут, но не превышала 40 мин. Если в течение 5 дней лисица не достигала критерия этапа № 1, данное животное считали необучившимся и прекращали эксперимент с ним. Из теста с педалями нами были исключены 4 агрессивных, 1 ручная и 2 неселекционированных лисицы. Если какой-либо из

этапов занимал более одного дня, то время до достижения установленного критерия суммировалось, и следующий день тестирования начинался как продолжение предыдущего этапа.

После завершения теста лисицы получали свою порцию корма, независимо от правильности решения задачи.

Измерение двигательной активности

Для оценки общей возбудимости нервной системы измеряли двигательную активность (ДА) лисиц на фоне предъявления им пищевого раздражителя. Как ранее было показано Л.В. Крушинским, двигательная активность наиболее приемлема для оценки степени общей нервной возбудимости [Крушинский, 1960, с. 62, 66] (для этой цели Л.В. Крушинский проводил измерения ДА на голодных животных с помощью шагомера). На экспериментальной ферме ИЦиГ СО РАН все лисицы содержатся в одинаковых условиях, получают корм одновременно и в равном количестве, что дает нам основание считать сопоставимым уровень голода у всех лисиц. Для измерения ДА в нашем эксперименте было сконструировано специальное устройство, состоящее из датчика, укрепленного на дне клетки и реагирующего на колебания, и электронного счетчика, который автоматически отсчитывал число колебаний, происходящих при активных движениях животного. Исследование проводили на тех же лисицах, которых использовали в тесте с двумя педалями, при тех же условиях содержания, но всегда в разные дни. Подсчет колебаний дна клетки производили в течение 1 мин, пока голодная лисица активно двигалась, видя приближающуюся к ней работницу и ожидая ежедневную порцию корма. С каждым животным было проведено 3 измерения ДА в разные дни и затем вычислено среднее значение этого показателя.

Все лисицы получали порцию корма сразу после измерения двигательной активности.

Исследование частоты следования звуков

Ранее для лисиц было показано, что такой показатель вокальной активности, как “частота следования звуков” (“*calling rate*”, или число производимых в единицу времени звуков), вне зависимости от длительности или типа издаваемого звука, максимально адек-

ватно отражает уровень эмоционального возбуждения лисиц [Gogoleva et al., 2010b]. В настоящей работе авторы использовали сокращенный вариант теста “приближения – удаления” [Gogoleva et al., 2010c]. Экспериментатор вплотную подходил к домашней клетке лисицы и в течение трех минут делал плавные вращательные движения руками (поочередно правой и левой) напротив клетки. Все звуки, издаваемые лисицей в течение этого времени, записывали на диктофон и в дальнейшем анализировали с помощью профессиональной спектрографической программы Avisoft-SASLab Pro v. 4.3 (©R. Specht). Фиксировали общее число криков лисицы в течение данного временного интервала.

Статистическая обработка результатов

Для статистической обработки данных применен пакет программ Statistica 6. Средние значения приведены как $\text{mean} \pm \text{SEM}$. Различия между исследуемыми группами оценивали с помощью непараметрического теста Манна–Уитни для независимых выборок (Mann_Whitney U test). Различия в показателях между этапами теста для каждой из групп оценивали с помощью теста Вилкоксона для зависимых переменных (Wilcoxon matched pairs test). Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$.

Вся работа проводилась в соответствии с международными нормами охраны животных, используемых в научных целях (Директива 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского Союза).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В тесте с использованием экспериментальной установки фиксировали несколько показателей. Первые два показателя – латентное время до первого прикосновения к педали и время до первого нажатия на педаль – оценивали однократно при первом помещении единственной педали в клетку к лисице. Прикосновение к педали определяли по видеозаписи, и оно отличалось от обнюхивания тем, что в случае прикосновения педаль колебалась. Эти показатели отражают скорость адаптации лисиц к процедуре тестирования (табл. 1). Как ручные, так и агрессивные лисицы быстрее, чем неселекционируемые, подходили к педали и прикасались к ней ($p = 0.00091$ ручные по сравнению с несе-

Таблица 1. Среднее латентное время прикосновения и нажатия педали при первом ее предъявлении
Table 1. Average time interval before first touch and first press of lever, after lever appeared

Популяция	Среднее время до прикосновения к педали (с)	Среднее время до нажатия на педаль (с)
Ручные ($n = 15$)	$1.6 \pm 0.83^{***}$	$17.6 \pm 3.9^{***}$
Агрессивные ($n = 10$)	$2.2 \pm 1.24^{**}$	$343.4 \pm 105.4^{###}$
Неселекционируемые ($n = 15$)	22.33 ± 7.82	205.33 ± 51.8

Примечание: Тест Манна–Уитни: $** p \leq 0.01$, $*** p \leq 0.001$ по сравнению с неселекционируемыми. $### p \leq 0.001$ по сравнению с ручными.

Note: Mann–Whitney U-test: $** p \leq 0.01$, $*** p \leq 0.001$ in comparison with unselected foxes. $### p \leq 0.001$ in comparison with tame foxes.

Таблица 2. Основные показатели в тесте с экспериментальной установкой
Table 2. Scores of learning and reversal learning in the test with removable device

Популяция	Обучение нажимать на единственную педаль (этап № 1)		Обучение нажимать на педаль 1 при первом помещении в клетку педали 2 (этап № 2)	Переобучение нажимать на педаль 2 после того, как нажатие на педаль 1 перестали подкреплять (этап № 3)
	Время, с	Число правильных нажатий		
Ручные ($n = 14$)	Время, с	$319.0 \pm 70.7^*$	502.1 ± 100.6	$534.8 \pm 129.7^{\#}$
	Число правильных нажатий (включая 5 правильных нажатий подряд)	12.3 ± 2.2	13.5 ± 1.9	18.3 ± 2.1
	Число ошибочных нажатий		12.8 ± 2.4	22.3 ± 4.5
Агрессивные ($n = 10$)	Время, с	508.3 ± 160.4	419.9 ± 50.9	$824.8 \pm 135.3^{\epsilon}$
	Число правильных нажатий	9.8 ± 1.5	12.4 ± 0.8	$16.5 \pm 2.1^{\epsilon}$
	Число ошибочных нажатий		11.5 ± 1.3	$26.3 \pm 3^{\epsilon\epsilon\epsilon}$
Неселекционируемые ($n = 14$)	Время, с	830.5 ± 174	508.2 ± 98.1	$1128.7 \pm 265.3^{\epsilon}$
	Число правильных нажатий	11.1 ± 1.5	10.7 ± 1.6	16 ± 1.9
	Число ошибочных нажатий		15.2 ± 3.4	$42.3 \pm 12^{\epsilon}$

Примечание: тест Манна–Уитни: $* p \leq 0.05$ по сравнению с неселекционируемыми; $\# p \leq 0.05$ по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми лисицами. Тест Вилкоксона: $\epsilon p \leq 0.05$; $\epsilon\epsilon\epsilon p \leq 0.0001$ по сравнению с этапом № 2 (внутри групп).

Note: Mann–Whitney U-test: $* p \leq 0.05$ in comparison with unselected foxes; $\# p \leq 0.05$ in comparison with aggressive and unselected foxes. Wilcoxon matched test: $\epsilon p \leq 0.05$; $\epsilon\epsilon\epsilon p \leq 0.0001$ in comparison with the stage № 2 (inside groups).

лекционируемыми, Mann-Whitney U test). Многие из них сразу после первого прикосновения начинали непрерывно нажимать на педаль или пытались грызть ее. Агрессивные и неселекционируемые продолжали проявлять осторожность по отношению к педали. Чтобы впервые нажать на педаль, агрессивным лисицам требовалось значительно больше времени по сравнению с ручными лисицами (табл. 1). Все эксперименты видеорегистрировали, показатели снимали экспериментатором с видеозаписи. Началом эксперимента мы считали момент помещения педали и включения видеокамеры. Многие

ручные лисицы начинали грызть педаль еще в момент закрепления ее на стенке их домашней клетки. В этом случае время первого прикосновения и первого нажатия на педаль у них принимали равным нулю (табл. 1).

Время достижения критерия пяти нажатий подряд на подкрепляемую педаль, число правильных и число ошибочных нажатий на педаль в процессе обучения и переобучения для каждого из последовательных этапов тестирования приведено в табл. 2. Ошибочными считали нажатия на неподкрепляемую педаль.

Время обучения нажатию на единственную педаль для получения подкрепления

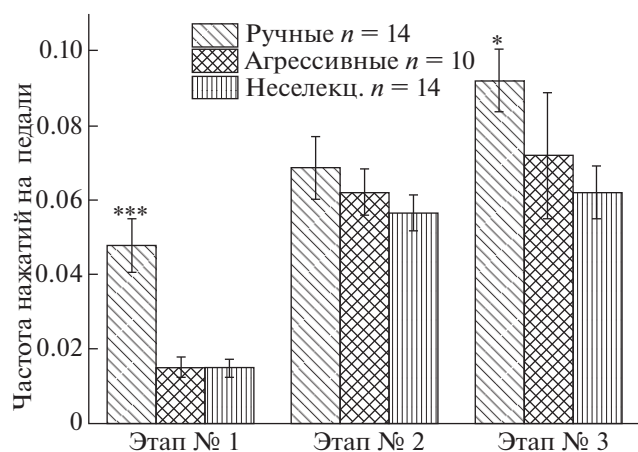


Рис. 1. Частота нажатий на единственную педаль в этапе № 1 и суммарная частота нажатий на обе педали для этапов № 2 и 3 (число нажатий в секунду). Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test): *** $p \leq 0.001$ по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми лисицами; * $p \leq 0.05$ по сравнению с неселекционируемыми лисицами.

Fig. 1. Frequency of pressing on a single lever in stage № 1 as well as frequency of total pressing on the both levers in stages № 2 and № 3 (number of pressing, per sec). Mann–Whitney U-test: *** $p \leq 0.001$ in comparison with aggressive and unselected foxes; * $p \leq 0.05$ in comparison with unselected foxes.

(этап № 1) оказалось меньше у ручных лисиц по сравнению с неселекционируемыми. При помещении же в клетку второй, неподкрепляемой педали (этап № 2), как описано в разделе МЕТОДИКА, отсутствовали статистически значимые различия по времени обучения нажимать на исходно “правильную” (подкрепляемую) педаль (табл. 2).

При смене подкрепляемой педали (этап № 3, в котором подкрепляли нажатие не на первую, а на вторую педаль) ручные лисицы вновь оказались более успешными – они тратили меньше времени на переделку навыка по сравнению как с агрессивными, так и с неселекционируемыми лисицами (табл. 2). Интересным фактом, на наш взгляд, является то, что число правильных и ошибочных нажатий на педаль не различается между тремя исследованными группами лисиц ни на одном из этапов тестирования, несмотря на статистически значимые различия во времени обучения и переделки навыка. Из этого следует, что более быстрое обучение ручных лисиц объясняется тем, что они производили больше действий (нажатий на педаль) в единицу времени, данные представлены на

рис. 1. “Общая частота нажатий” (суммарно – правильных и ошибочных) оказалась выше у ручных лисиц по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми на этапе № 1, и выше по сравнению с неселекционируемыми лисицами на этапе № 3 (рис. 1). Между этапами № 2 и № 3 у ручных лисиц при изучении динамики обучения не было обнаружено различий ни по времени обучения, ни по числу правильных и ошибочных нажатий. В то время как у агрессивных и неселекционируемых лисиц мы получили статистически значимые различия по длительности обучения, числу правильных и ошибочных нажатий между этапом № 2 и этапом № 3 (табл. 2).

Еще один показатель, который мы считали важным на этапах эксперимента, когда в клетке присутствовали одновременно две педали, – число поочередных нажатий то на одну, то на другую педаль, отнесенное к общему числу нажатий на обе педали. Это выражалось в том, что лисицы перебегали от одной педали к другой, попеременно нажимая то на одну, то на другую педаль. Нами были выявлены две стратегии поведения у животных. Эти стратегии, по нашему мнению, ярче всего отражают различия между популяциями. Многие из неселекционируемых лисиц продолжали нажимать на первую педаль даже после того, как это действие перестало приводить к получению подкормки (видеозапись доступна на сайте <http://www.bionet.nsc.ru/razrabotki/prikladnyie-razrabotki/zhivotnovodstvo/lisiczyi/neselekczioniruemaya-lisicza-prodolzhaet-nazhimat-na-pedal.html>). Напротив, многие из ручных лисиц металась от одной педали к другой (видеозапись доступна на сайте <http://www.bionet.nsc.ru/razrabotki/prikladnyie-razrabotki/zhivotnovodstvo/lisiczyi/ruchnaya-lisicza-poocheredno-nazhimaet-to-na-odnu-to-na-druguyu-pedal.html>). Число попеременных нажатий то на одну, то на другую педаль, отнесенное к общему числу нажатий на обе педали, у ручных лисиц на этапе № 2 статистически значимо превышает это значение как у неселекционируемых, так и у агрессивных лисиц (табл. 3). При смене подкрепляемой педали (этап № 3) оно также статистически значимо выше у ручных, чем у неселекционируемых, и выше на уровне тенденции, чем у агрессивных (табл. 3).

В тесте по исследованию общей возбудимости (голодной лисицы) основным измеряемым показателем являлось число колебаний дна клетки за одну минуту во время ожидания

Таблица 3. Число попеременных нажатий то на одну, то на другую педаль, отнесенное к общему числу нажатий на обе педали**Table 3.** The number of alternative pressing to one or the other lever, referred to the total number of lever pressing

Популяция	Обучение нажимать на одну педаль при первом помещении в клетку второй педали (этап № 2)	Переделка навыка. Обучение нажимать на вторую педаль после того, как нажатие на первую педаль перестало подкрепляться (этап № 3)
Ручные ($n = 15$)	0.399 ± 0.033	0.413 ± 0.043
Агрессивные ($n = 10$)	$0.297 \pm 0.028^*$	0.331 ± 0.036
Неселекционируемые ($n = 15$)	$0.279 \pm 0.021^*$	$0.266 \pm 0.036^*$

Примечание: Тест Манна–Уитни: * $p \leq 0.05$ по сравнению с ручными лисицами.

Note: Mann–Whitney U-test: * $p \leq 0.05$ in comparison with tame foxes.

лисицей ежедневной порции корма. Его значение оказалось выше у ручных лисиц, чем у агрессивных и неселекционируемых (рис. 2).

Исследование вокализации лисиц в присутствии человека в течение фиксированного временного интервала показало, что доместичированные издают большее число звуков, чем агрессивные и неселекционированные. Агрессивные лисицы демонстрируют достоверно более высокую частоту следова-

ния звуков по сравнению с неселекционируемыми (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Более высокая частота нажатий на педаль на этапе № 1 у ручных лисиц по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми может говорить о менее выраженной у них реакции на новизну. На этапе № 3 время передел-

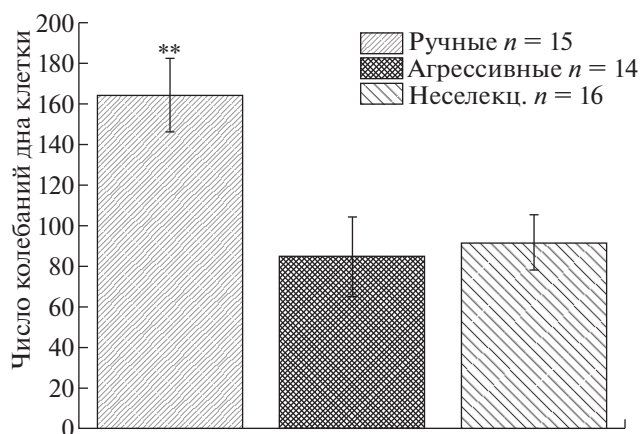


Рис. 2. Двигательная активность лисиц, измеренная во время ежедневной процедуры кормления (число прыжков лисицы оценивали по числу колебаний дна клетки за одну минуту). Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test): ** $p \leq 0.01$ по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми лисицами.

Fig. 2. Foxes motor activity measured in the daily feeding procedure (number of jumps on a cage floor during one minute). Mann–Whitney U-test: ** $p \leq 0.01$ – in comparison with aggressive and unselected foxes.

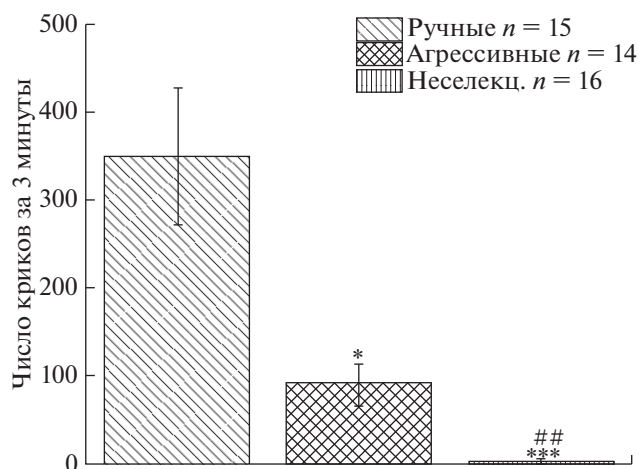


Рис. 3. “Частота следования звуков” – общее число звуков, издаваемых лисицей в течение фиксированного времени (3 минуты). Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test): * $p \leq 0.05$, *** $p \leq 0.001$ по сравнению с ручными лисицами; ## – $p < 0.01$ по сравнению с агрессивными лисицами.

Fig. 3. “Calling rate” – total number of calls produced by fox during 3-minute interval. Mann–Whitney U-test: * $p \leq 0.05$, *** $p \leq 0.001$ – in comparison with tame foxes; ## – $p < 0.01$ in comparison with aggressive foxes.

ки навыка оказалось меньше у ручных лисиц по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми. Но поскольку число нажатий до достижения критерия (как правильных, так и ошибочных) не различается между популяциями, более быстрая переделка навыка у ручных лисиц объясняется тем, что они чаще нажимают на педаль. Большая активность по отношению к педали у ручных лисиц может косвенно свидетельствовать о более высокой общей возбудимости у этих животных. Ранее нами была показана низкая способность ручных лисиц к концентрации внимания [Мухамедшина и др., 2014], которую мы считаем связанной у них со сдвигом баланса нервных процессов в сторону возбуждения. Предположение подтверждается измерениями двигательной активности на фоне ежедневной процедуры кормления, которая оказалась выше у ручных лисиц по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми.

Было показано, что звуки, издаваемые ручными лисицами при приближении человека, отличаются от звуков, издаваемых агрессивными и неселекционируемыми особями. Они были названы “шумное дыхание” и “кудахтанье” [Гоголева и др., 2017]. По оценкам специалистов, оба звука имеют аффилиативную окраску – в природе они используются лисицами и собаками для приветствия и приглашения к игре [Cohen, Fox, 1976, цит. по: Гоголева и др., 2017]. Агрессивные же лисицы издадут при приближении человека “кашель” – звук, описанный у лисицы в агонистических взаимодействиях [Cohen, Fox, 1976, цит. по: Гоголева и др., 2017]. Поскольку частота следования звуков выше у ручных лисиц, можно предположить, что отбор на эмоционально-положительные реакции по отношению к человеку привел у них в целом к повышенной эмоциональности. В исследовании [Gogoleva et al., 2010a] было показано, что частота следования звуков при взаимодействии с конспецификами у ручных также была выше для каждого исследованного типа поведения. Эти данные также могут служить косвенным свидетельством большей эмоциональности ручных лисиц.

Значимым результатом, по нашему мнению, являются и полученные различия по частоте следования звуков между агрессивными и неселекционируемыми лисицами. Поскольку этот показатель является универсальным индикатором уровня возбуждения, независимо от знака эмоций [Gogoleva et al., 2010b],

мы можем предположить, основываясь на наших данных, что агрессивные лисицы более эмоциональны, чем неселекционируемые. Это представляется логичным, учитывая, что при отборе лисиц как на ручное, так и на агрессивное поведение, на племя оставляются только животные с максимальной экспрессией отбираемого поведения, которая невозможна без внешних проявлений соответствующих по знаку эмоций.

Важным показателем, измеренным нами в тесте на способность к переделке навыка при смене подкрепляемой педали, является частота попеременных нажатий лисицей то на одну, то на другую педаль. Она отражает более высокую способность ручных лисиц переключать внимание с одной педали на другую. Т.е. ручные лисицы используют более эффективную тактику, они быстрее отказываются от действий, не приносящих результатов. В то время как агрессивные и неселекционируемые лисицы продолжали нажимать на педаль, ранее приводившую к получению подкормки. Исходя из этого, позволим себе предположение о большей подвижности нервных процессов у ручных лисиц, что проявляется у них в виде усиленной поисково-исследовательской активности, которую мы наблюдаем в тестах в виде поочередных нажатий на разные педали. Схожее поведение наблюдалось у ручных лисиц и в тесте с челночной камерой [Васильева, 1991а, б]. При подаче в одну из половин камеры электрического тока ручные лисицы начинали перебегать из одной камеры в другую, в то время как неселекционируемые по поведению лисицы чаще демонстрировали пассивную стратегию (замирание). Автор также объясняет это различие в поведении более высоким уровнем поисково-исследовательской активности и большей пластичностью поведения ручных лисиц по сравнению с неселекционируемыми.

В целом по многим параметрам поведения ручные лисицы больше отличаются от “контрольных”, чем агрессивные. Это было показано ранее по параметрам реагирования на стрессирующее воздействие [Оськина и др., 2008] и по голосовым реакциям [Гоголева и др., 2017]. Несмотря на то что каждая из популяций характеризуется разнообразием по исследованным параметрам, мы считаем допустимым сделать некоторые обобщения полученных результатов.

ВЫВОДЫ

1. В процессе обучения нажимать на подкрепляемую педаль в присутствии второй педали, а также при переделке навыка при смене подкрепляемой педали поведение ручных лисиц характеризуется более высокой поисково-исследовательской активностью, что проявляется большим числом эпизодов очередного нажатия на две педали.

2. Отбор на доместикационное поведение приводит к повышению уровня общей возбудимости, что выражается более высоким уровнем двигательной активности ручных лисиц при предъявлении им пищевого раздражителя.

3. Ручные и агрессивные лисицы в присутствии человека издают больше звуков за фиксированный промежуток времени, что в совокупности с другими данными может косвенно свидетельствовать о более высоком уровне эмоциональности экспериментальных животных по сравнению с лисицами, не подвергавшимися отбору по поведению.

Выражаем благодарность сотрудникам ЦКП “Генофонды пушных и с/х животных” ИЦиГ СО РАН за помощь в работе с животными, ЦКП “Генофонды пушных и с/х животных” ИЦиГ СО РАН за предоставленных животных. Работа по тестированию животных выполнена при поддержке гранта РФФ № 16-14-10216. Финансирование инфраструктуры для исследований выполнено за счет бюджетного проекта № 0324-2018-0016.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Л.Л.* Феногенетический анализ поведения серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) при ослаблении эффективности отбора на доместикацию. Дисс. ... к.б.н. Новосибирск. ИЦиГ СО РАН. 1991а. 184 с.
- Васильева Л.Л.* Анализ эффекта доместикации в изменении способности серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) к обучению. В Сб.: Эволюционно-генетические и генетико-физиологические аспекты доместикации пушных зверей. Новосибирск. 1991б. с. 57–69.
- Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Харламова А.В., Трут Л.Н.* Влияние экспериментальной доместикации серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) на вокальное поведение. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. 21 (4): 402–413.
- Крушинский Л.В.* Формирование поведения животных в норме и патологии. М.: Издательство МГУ, 1960. 264 с.
- Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н.* Изменяет ли отбор лисиц на доместикацию и агрессивность их способность концентрировать внимание и формировать двигательный навык? Журн. высш. нерв. деят. 2014. 64 (5): 521–530.
- Оськина И.Н., Гербек Ю.Э., Шихевич С.Г., Плюснина И.З., Гулевич Р.Г.* Изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы при отборе животных на доместикационное поведение. Вестн. ВОГиС. 2008. 2 (1/2): 39–49.
- Павлов И.П.* Полное собрание сочинений. Издательство Академии Наук СССР, 1951. Т. 3. С. 84.
- Трут Л.Н.* Роль поведения в доместикационных преобразованиях животных (на примере серебристо-черных лисиц). Дисс. ... д.б.н. Новосибирск, 1980. 410 с.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимирова А.В., Гербек Ю.Э.* Об отборе лисиц по поведению: параллельны ли коррелированные последствия отбора на агрессивность и доместикацию. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. 21 (4): 392–401.
- Arata S., Takeuchi Y., Inoue M., Mori Y.* “Reactivity to Stimuli” Is a Temperamental Factor Contributing to Canine Aggression. PLoS ONE. 2014. 9 (6): e100767.
- Belyaev D.K., Plyusnina I.Z., Trut L.N.* Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus desm*): changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. Appl. Anim. Behav. Sci. 1985. 13: 359–370.
- Cohen J.A., Fox M.W.* Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication. Behav. Process. 1976. 1: 77–92.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N.* Vocalization toward conspecifics in silver foxes (*Vulpes vulpes*) selected for tame or aggressive behavior toward humans. Behav. Process. 2010a. 84: 547–554.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N.* Sign and strength of emotional arousal: vocal correlates of positive and negative attitudes to humans in silver foxes (*Vulpes vulpes*). Behaviour. 2010b. 147: 1713–1736.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N.* The gradual vocal responses to human-provoked discomfort in farmed silver foxes. Acta ethol. 2010c. 13 (2): 75–85.
- Hall N.J., Wynne C.D.* The canid genome: behavioral geneticists’ best friend? Genes. Brain. Behav. 2012. 11 (8): 889–902.
- Hejjas K., Vas J., Kubinyi E., Sasvari-Szekely M., Miklosi A., Ronai Z.* Novel repeat polymorphisms of the dopaminergic neurotransmitter genes among dogs and wolves. Mammalian Genome. 2007. 18: 871–879.

- Jones A., Gosling S.* Temperament and personality in dogs (*Canis familiaris*): A review and evaluation of past research. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2005. 95: 1–53.
- Kubinyi E., Vas J., Hejjas K., Ronai Z., Bruder I., Turcsan B., Sasvari-Szekely M., Miklosi A.* Polymorphism in the Tyrosine Hydroxylase (TH) Gene Is Associated with Activity-Impulsivity in German Shepherd Dogs. *PLoS ONE*. 2012. 7 (1): e30271.
- Kukekova A.V., Trut L.N., Acland G.M.* Genetics of Domesticated Behavior in Dogs and Foxes. In: *Genetics and Behavior of Domesticated Animals*, Academic Press, Elsevier. 2013. 361–396.
- Peremans K., Audenaert K., Coopman F., Blanckaert P., Jacobs F., Otte A., Verschooten F., Bree H., Heeringa K., Mertens J., Slegers G., Dierckx R.* Estimates of regional cerebral blood flow and 5-HT_{2A} receptor density in impulsive, aggressive dogs with 99mTc-ECD and 123I-5-I-R91150. *Eur. J. Nucl. Med. Mol. Imaging*. 2003. 30: 1538–1546.
- Rayment D.J., Groef B.D., Peters R.A., Marston L.C.* Applied personality assessment in domestic dogs: Limitations and caveats. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2015. 163: 1–18.
- Svartberg K., Forkman B.* Personality traits in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2002. 79: 133–155.
- Vas J., Topál J., Péch É., Miklósi Á.* Measuring attention deficit and activity in dogs: a new application and validation of a human ADHD questionnaire. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2007. 103: 105–117.
- Wan M., Hejjas K., Ronai Z., Elek Z., Sasvari-Szekely M., Champagne F.A., Miklosi A., Kubinyi E.* DRD4 and TH gene polymorphisms are associated with activity, impulsivity and inattention in Siberian Husky dogs. *Anim. Genet.* 2013. 44: 717–727.

SOME FEATURES OF HIGHER NERVOUS ACTIVITY OF SILVER FOXES AND INFLUENCE OF THE SELECTION ON SOCIAL REACTIONS TOWARD HUMAN

I. A. Mukhamedshina^a, A. V. Kharlamova^{a,#}, and L. N. Trut^a

^a Federal State Budget Scientific Institution

“The Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences”,
Novosibirsk, Russia

e-mail: kharlam@bionet.nsc.ru

We have examined the behavior of foxes, selectively bred for tame or aggressive behavior toward human, as well as non-selected “farm” foxes. All foxes were examined in a set of tests to evaluate typological features of higher nervous activity. The test, in which a fox should learn to press one of two levers (food reinforcement), and reversal learning after change of reinforcement lever was performed. Tame foxes demonstrated labile behavior, which appeared as higher explorative activity. As a result tame foxes require less time for relearning. We have measured the motor activity of all foxes in response to presenting the food. Motor activity was higher in tame foxes, compared to non-selected and aggressive groups, which may indicate the increase of the general nervous excitability during selection for tame behavior. One of the features of vocal animal activity is “call rate” (the number of sounds issued per time unit), as the reaction to human presence. Its values were higher for tame and aggressive foxes, which may be an indirect evidence of heightening in their emotionality in comparison with unselected control animals, as it is known that “call rate” of animals indicates the level of their emotional arousal.

Keywords: domestication, aggressiveness, foxes, operant conditioning, reversal learning, features of higher nervous activity, nervous excitability.