

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

УДК 612.821:575.827.5

ВЛИЯЕТ ЛИ ДЛИТЕЛЬНЫЙ ОТБОР ПО РЕАКЦИЯМ НА ЧЕЛОВЕКА НА ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССА ПРИНЯТИЯ РЕШЕНИЯ У ЛИСИЦ ПРИ НАУЧЕНИИ?

© 2024 г. И. А. Мухамедшина*, А. В. Харламова**

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

*e-mail: aden_66@mail.ru

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

Поступила в редакцию 23.10.2023 г.

После доработки 07.05.2024 г.

Принята к публикации 12.07.2024 г.

В настоящей работе исследовалось поведение лисиц, прошедших длительный отбор на экспериментальной базе ИЦиГ СО РАН в двух контрастных направлениях — на доместикационное и агрессивное поведение по отношению к человеку. В качестве контроля нами были использованы неселекционируемые по поведению лисицы, разводимые на экспериментальной базе ИЦиГ СО РАН. Обсуждаются особенности исследовательской активности лисиц при предъявлении им нового объекта, помещенного в домашнюю клетку, а также поведение лисиц в тесте на угашение навыка фокусировки взгляда на источнике пищевого подкрепления. Доместичированные лисицы оказались менее склонны к неофобии по сравнению с другими протестированными нами группами. Исследовательская активность ручных лисиц отличалась большим разнообразием моторных реакций по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми. В тесте на угашение навыка фокусировки взгляда ручные лисицы использовали большее количество различных действий по сравнению с другими исследованными группами. При помещении в новую обстановку лисята из доместичируемой популяции находили разнообразные способы преодоления преграды в процессе следования за человеком. На основе этих данных обсуждаются особенности процесса принятия решения у лисиц.

Ключевые слова: доместикация, агрессивность, отбор, лисицы, вариативность поведения, когнитивные способности, процесс принятия решения

DOI: 10.31857/S0044467724030061

ВВЕДЕНИЕ

Длительный селекционный эксперимент по одомашниванию серебристо-черных лисиц, проводимый в ИЦиГ СО РАН с 1950-х гг. по инициативе и под руководством академика Беляева Д.К., позволил за короткий по эволюционным меркам срок создать популяцию лисиц, сходных по поведению с домашней собакой (Trut, 1999). Различные морфологические и физиологические изменения у лисиц в результате доместикации детально исследованы (Trut, 1999; Trut et al., 2009; Трут и др., 2004). Однако на сегодняшний день существует ограниченное количество работ, посвященных влиянию селекции по поведению, адресованному человеку, на когнитивные способности лисиц и типологические свойства их нервной системы (Hare et al., 2005; Васильева, 1991а, б).

По мнению Беляева Д.К., важнейшим объектом бессознательного отбора при доместикации были именно базовые свойства нервной системы

животных, позволяющие им адаптироваться к новой социальной среде, в частности “подвижность” нервных процессов, связанная со способностью к быстрому переключению процессов возбуждения и торможения (Беляев, 1981). Проведенное нами ранее исследование способности лисиц к переделке инструментального навыка свидетельствует об увеличении подвижности нервных процессов у “беляевских лисиц” по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми по поведению (Мухамедшина и др., 2019а).

Вопрос о соотношении в процессе принятия решения у животных пластичности поведения и однозначных условно-рефлекторных связей является актуальным и дискуссионным (Balleine, Dickinson, 1998; Keramati et al., 2011; Dezfouli, Balleine, 2013; Dolan, Dayan, 2013; Pezzulo et al., 2013). Мы придерживаемся следующего определения: принятие решения — это выбор одного из нескольких возможных вариантов поведения, не жесткий и однозначный, а поддающийся изме-

нению (Pearson et al., 2014). В процессе принятия решения могут в разных соотношениях, в зависимости от решаемой задачи, сочетаться элементы как выученного, так и врожденного поведения.

Современная математическая модель принятия решения у животных и человека — это генеративная модель *active inference*, с точки зрения которой животное или человек всегда действует на основе своих внутренних представлений о состоянии среды, а не в соответствии с реальной полной картиной мира (Pezzulo et al., 2015). Эти представления (прогнозы) постоянно обновляются на основе вывода (*inference*), сделанного по результатам собственных действий (Friston et al., 2016; Pezzulo et al., 2015). Создается некий усредненный прогноз на основе опыта в разных ситуациях. Оценивается также точность этого прогноза, т.е. вероятность удовлетворения потребности при реализации того или иного поведения. Таким образом, мозг учитывает разные варианты развития ситуации (Friston et al., 2016; Pezzulo et al., 2015).

Крушинский Л.В. (Крушинский, 1960) исследовал способность животных к решению элементарной логической задачи без аналогичного опыта. Многие исследователи относят к когнитивным процессам и условно-рефлекторное обучение животных. Другие, наоборот, отделяют обучение от понятия когнитивных способностей (для обзора см. (Зорина, Полетаева, 2003)). В концепции *active inference* непротиворечиво рассматриваются как условно-рефлекторное обучение, так и поведение, при реализации которого проявляются когнитивные способности (Friston, 2018; Parr, Friston, 2017). Мы рассматриваем когнитивные способности животных как функции мозга, с помощью которых животное воспринимает, обрабатывает, хранит и использует информацию для взаимодействия с окружающей средой (Shettleworth, 2010). В рамках данной работы мы считаем необходимым уточнить это определение: когнитивные способности — это способности к анализу и переработке информации, необходимые для принятия оптимальных решений в тех условиях, к которым животное вынуждено приспосабливаться. В этом определении мы постарались объединить разные точки зрения в одну, поскольку нас интересует связь наблюдаемого поведения с внутренними процессами в психике, которые его запускают. С нашей точки зрения, решение новой задачи без аналогичного опыта является только одним из проявлений когнитивных способностей животных.

Поиск решения когнитивных задач может осуществляться животными разными путями: многие склонны настойчиво повторять один и тот же вариант решения задачи (стереотипные реакции или персеверации), даже несмотря на отсутствие результата. Например, в исследованиях способностей животных к пространственному обучению (*spatial cognition*) на собаках, лошадях, ослах и мулах было показано, что животные в ситуации свободного выбора направления движения стремятся раз за разом обходить барьер с той стороны, которая подкреплялась в первом тесте, даже несмотря на последующее отсутствие подкрепления (Osthaus et al., 2010, 2013). Такую форму поведения авторы назвали повторяющейся пространственной ошибкой (*spatial perseveration error*). Стереотипные способы решения задачи наблюдались у разных животных и в экспериментах по оценке способности к экстраполяции направления движения стимула (Крушинский, 1960), и при решении задач на выбор между различными количествами значимых объектов (*laterality bias*) (Petrzini, Wynne, 2016; 2017; Macpherson, Roberts, 2013; Range et al., 2014; Banskzi et al., 2016). Односторонние выборы проявлялись и у лисиц в тесте на различение количественных соотношений кусочков пищи (Мухамедшина и др., 2019), агрессивные и неселекционируемые лисицы оказались более склонны к данной форме поведения по сравнению с domesticiруемыми.

Противоположной по отношению к стереотипным способам стратегией решения когнитивных задач является активный перебор разных вариантов поведения. Показано, что разнообразие двигательных ответов (*motor diversity*) положительно коррелирует с успешностью решения когнитивных задач (*problem-solving success*) у разных видов (Rao et al., 2018; Griffin, Guez 2014; Benson-Amram, Holekamp, 2012; Manrique et al., 2013).

В психологии существует термин “вариативное мышление”, он употребляется в значении “мышление вариантами”, т.е. понимание возможности различных способов решения задачи и умение осуществлять их систематический перебор (Князева, 2008). Понятие “вариативное мышление” применяется и к животным — это определение более чем одной формы поведения, возможной в данных условиях (Криволапчук, 2008).

В настоящей работе мы хотим сосредоточить свое внимание на оценке разнообразия поведения

ческих реакций у лисиц в разных экспериментальных ситуациях. В дальнейшем при обсуждении результатов нашей работы мы будем использовать термин “вариативность поведения” в качестве показателя, отражающего вариативное мышление. Мы определяем это понятие следующим образом: вариативность поведения — наличие в “арсенале” животного разнообразных форм поведения (врожденных и приобретенных), которые оно может использовать и комбинировать в процессе принятия решений, наиболее подходящих для конкретной ситуации. Возможность применения новых вариантов поведения необходима при адаптации к изменившимся условиям обитания, например к антропогенной среде, как это происходит при domestikации животных.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на экспериментальной базе ИЦиГ СО РАН “Генофонды пушных и сельскохозяйственных животных”. Объектом исследования являются серебристо-черные лисицы (*Vulpes vulpes*), прошедшие длительный отбор на усиление эмоционально-положительных реакций “доместикационное поведение” (более 60 лет) и на усиление агрессивного поведения, направленного на человека (более 50 лет), а также неселекционируемые по поведению лисицы (“контроль”).

Перед тестированием все лисицы были оценены по стандартной методике, используемой в селекционном эксперименте, для определения их реакции на человека (Trut et al., 2009; Трут и др., 2017). Поведение доместицируемых лисиц оценивается по следующей шкале: +0.5 — +1.0 — животные с пассивной защитной реакцией, лисица избегает тактильного контакта с экспериментатором; +1.5 — +2.0 — лисица дает установить тактильный контакт, но не проявляет эмоционально-положительной реакции; +2.5 — +3.0 — лисица проявляет эмоционально-позитивную реакцию на экспериментатора, виляет хвостом, поскуливает; +3.5 — +4.0 — лисица активно стремится установиться контакт с человеком, поскуливает для привлечения внимания, позволяет погладить разные части тела, в том числе живот. Агрессивное поведение оценивается по шкале: -0.5 или -1 — наименее агрессивные лисицы, спокойны, когда экспериментатор стоит за закрытой дверью клетки, однако если экспериментатор открывает дверь и протягивает руку к лисе, она отступает к задней стенке, издавая подобие рычания; -1.5 — когда экспериментатор открывает клетку, лисица спокойна, но при попытке прикоснуться лисица

обнажает зубы и “рычит”; -2.0 — когда экспериментатор приближается к открытой клетке и подносит защищенную руку к лисице, животное “рычит” и пытается укусить; -2.5 — когда экспериментатор находится рядом с открытой клеткой, лисица рычит, но не атакует; -3.0 — когда экспериментатор находится рядом с открытой клеткой, лисица обнажает зубы, рычит и атакует экспериментатора; -3.5 — когда экспериментатор находится рядом с закрытой клеткой, лисица рычит и пытается атаковать, не давая открыть клетку. В ходе отбора на разных его этапах показана отрицательная корреляция уровня агрессивности и страха по отношению к человеку (Трут и др., 2017). На данном этапе отбора среднепопуляционные значения оценки поведения для ручной популяции составляют +3.60, для агрессивной -2.10, для неселекционируемой +0.06.

Тест на неофобию

Эксперимент проводили в августе 2015 г., в нем были использованы 107 агрессивных, 120 ручных и 77 неселекционируемых лисиц в возрасте 6–7 месяцев, в равном количестве самцы и самки. Лисице в домашнюю клетку помещали новый объект (металлическую педаль), которую использовали в тестах на формирование и переделку инструментального навыка (Мухамедшина и др., 2019а), и в течение 2 мин оценивалось поведение животного. Из 120 доместицируемых лисиц 36.7% животных сразу (латентное время подхода равнялось нулю) подходили к новому объекту и начинали активно исследовать его. Однако среди ручных лисиц встречались не только особи, проявляющие страх перед педалью, но и особи, проявляющие к ней чрезмерный интерес и впадавшие в состояние перевозбуждения от нового объекта. Реакция перевозбуждения выражалась в том, что при взаимодействии с новым объектом лисица проявляла чрезмерную двигательную активность, вплоть до возникновения тремора (доля таких животных составила среди ручных 30.8% из 120). У некоторых доместицируемых лисиц реакция страха сочеталась с проявлениями перевозбуждения или постепенно сменялась ими на протяжении 2-минутного теста (19.2% из 120). Доля ручных животных, у которых неофобия подавляла исследовательское поведение при первом предъявлении педали, составила 16.6% из 120. У ручных лисиц, которые не проявляли ни реакции страха, ни перевозбуждения по отношению к педали в течение 2 мин, мы оценили показатель — число вариантов поведенческих реакций исследовательской активности (грызет педаль, трогает лапой и т.д.).

У 78.5% из 107 агрессивных и 66.2% из 77 не-селекционируемых лисиц страх полностью подавлял исследовательское поведение в течение отведенного 2-минутного отрезка времени. Эти животные уходили в дальний угол клетки, избегая взаимодействовать с педалью. В пилотном исследовании (данные не опубликованы) нами было показано, что при попытках адаптировать этих животных к новому объекту в течение длительного времени (3–4 последовательных дня по 40 мин) они продолжали избегать контакта с педалью. Поэтому показатель вариативности исследовательского поведения по отношению к педали оценивали у лисиц, которые в течение 2 мин после первого предъявления исследовали новый объект, а не избегали его — соответственно у 21.5% агрессивных и 33.8% неселекционируемых (среднее время первого подхода к новому объекту для них составляло 22.3 ± 7.82 с). Вариативность поведения по отношению к новому объекту была оценена у ручных с высоким баллом доместикационного поведения и умеренной возбудимостью, у агрессивных — менее пугливых, с высоким баллом агрессивного поведения и у наименее пугливых неселекционируемых. Их число составило: 14 агрессивных, 15 ручных и 16 неселекционируемых. Средний балл, оцененный по реакции на человека у этих лисиц, составил для ручных +4.0, для агрессивных -2.3, для неселекционируемых +0.2 балла.

Тест на выработку и угашение навыка фокусировки взгляда (ФВ)

Эксперимент по выработке навыка фокусировки взгляда проводили в осенний период (август–октябрь) 2010 г. Всего было протестировано 22 ручных, 21 агрессивных и 11 неселекционируемых самцов лисиц в возрасте 6–7 мес. (сеголетки). Тест на угашение навыка ФВ проводили только в 2011 г., в нем были использованы 15 ручных и 14 агрессивных лисиц (неселекционируемые по поведению лисицы не были протестированы на угашение ФВ).

Выработку фокусировки взгляда на источнике пищевого подкрепления проводили в течение трех последовательных дней по методике пищевого подкрепления (Мухамедшина и др., 2014) после суточной пищевой депривации животных. Для оценки способности лисиц фокусировать взгляд на адаптивно важном объекте нами была сконструирована и изготовлена съемная установка, которая крепилась снаружи к домашней клетке животного перед началом эксперимента. Основным показателем, который оценивали в этом

тесте, был направленный пристальный взгляд на источник пищевого подкрепления. Этот взгляд награждали небольшой порцией подкормки. Продолжительность подкрепляемого взгляда увеличивали пошагово на 0.5 с. Во второй и третий дни тестирования через 5-минутные промежутки времени замеряли максимальную продолжительность направленного взгляда (МФВ) (видеозапись доступна на сайте: <https://www.icgbio.ru/wp-content/uploads/2023/12/den3.flv>, “МКВ день третий”). Это время, в течение которого лисица фиксировала взгляд на желобке, ожидая, но не получая пищевого подкрепления, до момента, пока лисица сама не прервет взгляд. Тест на угашение навыка ФВ проводили в четвертый день после выработки этого навыка. Для этого к клетке крепили ту же экспериментальную установку, что и в предыдущем тесте. Перед началом эксперимента бункер заполняли небольшим количеством корма. Десять первых направленных взглядов на желобок подкрепляли порцией корма. Затем корм извлекали из бункера и начинали тестирование угашения навыка. Экспериментатор, находящийся за ширмой, также нажимал на кнопку в тот момент, когда лисица смотрела на желобок. При этом раздавался специфический звук, уже знакомый лисице из первого теста, услышав который лисица сразу же переводила взгляд на миску в ожидании корма, но подкрепления она уже не получала. Продолжительность теста была одинаковой для всех животных и ограничивалась десятью минутами. В течение этого временного промежутка угашение навыка фокусировки взгляда наступало у всех протестированных животных.

В этом тесте оценивали общее число взглядов, которое было необходимо, чтобы лисица перестала фиксировать взгляд на желобке (видеозапись доступна по ссылке: <https://www.icgbio.ru/wp-content/uploads/2023/12/ugasanie.flv>). Помимо количественной оценки проявления выработанного навыка, в данном тесте оценили число других способов пищедобывательного поведения (лисица копает или грызет установку через стенку клетки и т.д.) для сравнения вариативности поведения у исследуемых нами групп лисиц.

Поиск ручными лисицами вариантов решений при преодолении преграды в процессе следования за человеком

Эксперимент проводили в июле 2023 г. В нем были протестированы лисята из доместицируемой популяции в возрасте 3.5–4 мес, самцы, 20 животных. Предварительно они были оцене-

ны по стандартной методике оценки поведения в домашней клетке. Для теста выбирали лисят только с максимальным баллом ручного поведения, не проявлявших избегания человека: лисенок самостоятельно инициировал контакт с человеком, не уклонялся от руки при попытках его погладить, наоборот, тянулся за ней. Во время теста лисят помещали в новую обстановку: вольер (6 × 6 м), перегороженный посередине полосой из деревянных препятствий (ширма, переноски, листы ДВП, деревянные поддоны). Тест проводили трое человек, которых лисята видели впервые.

На экспериментальной звероферме лисята всех трех линий (ручные, агрессивные и неселекционируемые) содержатся в клетках со своими матерями до достижения 1.5–2-месячного возраста. Затем их отсаживают от матери в соседнюю клетку и до трех месяцев содержат в ней весь выводок вместе. В возрасте 3 месяцев каждого щенка помещают в отдельную клетку (Беляев, 1981а, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1989; Trut, 1999; Трут и др., 2004). Размер клеток 90 × 90 × 90 см, они приподняты на высоту 80 см от поверхности и расположены в два ряда под общим навесом, по 80 клеток в ряду. Между двумя рядами клеток в шеде имеется проход шириной 1.7 м. Взаимодействия лисят с человеком ограничены ежедневными процедурами кормления животных. Тестируемые лисята никогда ранее не бывали в этом вольере, они не имели никакой тренировки или похожего опыта до тестирования.

В течение 2 мин с начала теста лисятам давали время на самостоятельное освоение нового пространства. В последующие 2 мин экспериментаторы пытались привлечь внимание лисенка, ласково подзывая его к себе и пытаясь погладить, если он подходил. Если у лисенка преобладали реакции боязни новой обстановки, в том числе он избегал контактов с экспериментаторами, эксперимент с ним прекращали. Преобладание боязни новой обстановки над исследовательским поведением наблюдалось у 5 лисят. Если лисенок подходил к людям и позволял к себе прикоснуться, то начинался следующий этап эксперимента. Экспериментаторы вставляли и переходили через преграду, ласковым голосом побуждая лисенка следовать за собой. Как только лисенок преодолевал препятствия и переходил к людям, они сразу же возвращались на другую сторону преграды, продолжая звать лисенка за собой. На этом этапе теста фиксировали общее число переходов лисенка за экспериментаторами в течение 1 мин и число различных вари-

антов преодоления преграды (вариативность поведения) за указанный промежуток времени. Никакой подкормки во время этого эксперимента лисятам не давали.

Статистическая обработка результатов

Для статистической обработки данных применялся пакет программ Statistica 6. Средние значения приведены как mean ± SEM. Различия между исследуемыми группами оценивали с помощью непараметрического теста Манна–Уитни для независимых выборок (Mann–Whitney U-test). Влияние года (т.е. правомерность объединения животных, протестированных в разные годы, в одну выборку) проверялось с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA one-way). Корреляцию между признаками считали с помощью критерия Спирмена (r-Spearman's). 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 ИССЛЕДОВАНИЙ

Поведенческие реакции лисиц по отношению к новому объекту, впервые помещенному в домашнюю клетку животного

У domesticируемых, агрессивных и неселекционируемых лисиц с преобладанием исследовательской активности над неофобией мы оценивали показатель вариативности поведения. Все поведенческие реакции, приведенные в табл. 1, дополнительно проиллюстрированы на видеозаписи: <https://youtu.be/LZqfecJu3IA?list=PLQCBTyCmAtEngL0WI-3babmT9c8eavcqE>. Из табл. 1 видно, что ручные лисицы обнаруживают более широкий набор элементов исследовательской активности, а также в течение 2-минутного теста они используют больше вариантов поведения по отношению к исследуемому объекту, чем агрессивные и неселекционируемые лисицы (рис. 1).

Тест на выработку и угашение навыка фокусировки взгляда (ФВ)

У всех протестированных нами лисиц удалось выработать фиксацию взгляда на источнике подкрепления. По числу эпизодов ФВ в первый день тестирования не было обнаружено статистических различий между группами: 48.9 ± 4.7 эпизо-

Таблица 1. Варианты поведенческих реакций исследовательской активности лисиц по отношению к новому объекту (педаль), впервые помещенному в их домашнюю клетку

Table 1. The variants of research behavior of foxes toward new object (pedal), introduced into their home cage

Поведенческие реакции, характерные для всех трех исследованных групп лисиц	а) Первичное исследование: нюхает педаль, ощупывает педаль носом, нажимает на педаль носом, исследует правое нижнее крепление, исследует левое нижнее крепление, грызет (резцами) правое верхнее крепление, грызет (резцами) среднее верхнее крепление, грызет (резцами) левое верхнее крепление; б) активное взаимодействие: грызет (полной пастью) педаль с правой стороны, грызет (полной пастью) педаль с левой стороны, грызет (полной пастью) основание педали, тянет педаль на себя, выдергивает педаль из стенки клетки, качает зубами сорванную с креплений педаль, трогает педаль правой лапой, трогает педаль левой лапой, нажимает на педаль (до щелчка) правой лапой, нажимает на педаль (до щелчка) левой лапой, играет с педалью
Поведенческие реакции, которые встречались только у агрессивных лисиц	б) активное взаимодействие: нападает на педаль
Поведенческие реакции, которые встречались только у ручных лисиц	б) активное взаимодействие: скребет лапой верхнее крепление педали, качает лапой сорванную с креплений педаль, копает педаль двумя лапами, копает педаль снизу (лежа на боку), грызет (полной пастью) педаль снизу, пытается через сетку захватить ртом все крепление педали

дов ФВ у ручных лисиц ($n = 22$); 60.6 ± 6.9 эпизодов ФВ у агрессивных ($n = 21$); 62 ± 9.2 эпизодов ФВ у неселекционируемых лисиц ($n = 11$). Главной целью данного эксперимента была выработка длительной фокусировки взгляда на желобке экспериментальной установки. Агрессивные лисицы оказались успешнее в решении этой задачи

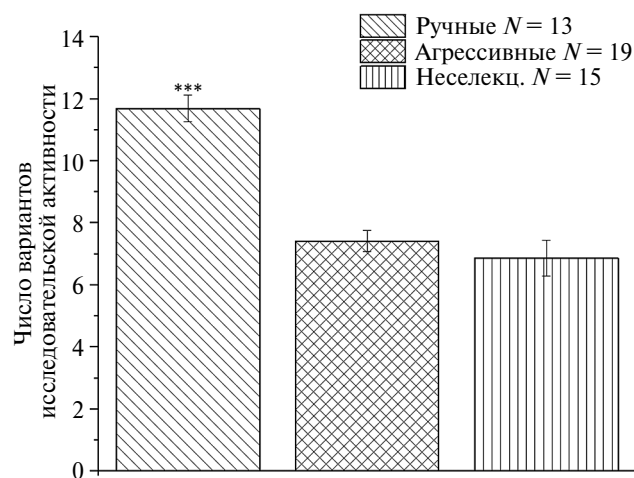


Рис. 1. Число вариантов поведенческих реакций исследовательской активности по отношению к новому объекту (педаль), используемых лисицей в течение 2 минут. Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test) *** $p \leq 0.001$ по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми лисицами.

Fig. 1. The number of variants of research behavior, used by foxes toward new object (pedal) during two minutes of test. Mann–Whitney U test: *** $p \leq 0.001$ in comparison with aggressive and unselected foxes.

по сравнению с ручными и неселекционируемыми (Мухамедшина и др., 2014). Максимальная ФВ у ручных лисиц составила 5.9 ± 0.9 с ($n = 21$); у агрессивных 9.6 ± 1.4 с ($n = 21$); у неселекционируемых 5.8 ± 0.7 с ($n = 11$). Статистически значимые различия были показаны между ручными и агрессивными лисицами, $p \leq 0.05$. Тенденция к достоверным различиям была обнаружена между агрессивными и неселекционируемыми лисицами, $p = 0.054$, тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test). При увеличении времени задержки пищевого подкрепления ручные лисицы сразу начинали искать другие варианты получения корма из экспериментальной установки (те же самые варианты они впоследствии использовали в тесте на угашение навыка ФВ), неселекционируемые лисицы демонстрировали такое же поведение, но предпочитали менее активные формы поведения — чаще всего они начинали менять положение головы и прикасаться носом к желобку. Агрессивные лисицы при первых задержках пищевого подкрепления продолжали фокусировать взгляд на желобке, в результате получили подкормку за более длительный взгляд на источнике пищевого подкрепления.

В ответ на отмену пищевого подкрепления в тесте на угашение навыка ФВ ручные и агрессивные лисицы проявили следующие варианты пищедобывательных реакций: копает установку, грызет установку через сетку, копает желобок через сетку, грызет желобок через сетку, прикасается носом к желобку и замирает, крутит домаш-

Таблица 2. Особенности поведения лисиц в тесте на угашение выработанного навыка
Table 2. The features of fox behavior in the test for attenuation of elaborated skill

Показатель	Агрессивные (n = 14)	Ручные (n = 17)
Суммарное время (с), в течение которого лисица учащенно дышит с открытой пастью	$5.6 \pm 3.2^{***}$	334.6 ± 62.5
Процент животных, у которых в течение теста наблюдались эпизоды отсутствия двигательной активности (лисица сидит или лежит в стороне от кормушки)	35.7*	70.6

Примечание. Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test), *** – $p \leq 0.001$, * – $p \leq 0.05$, по сравнению с ручными лисицами.

Note. Mann–Whitney U-test: *** – $p \leq 0.001$; * – $p \leq 0.05$ in comparison with tame foxes.

нюю миску. Уникальный поведенческий паттерн, характерный только для группы ручных лисиц: срывает установку с креплений (возможно, это связано с их перевозбуждением). У ручных лисиц (n = 14) во время теста на угашение наблюдалось учащенное дыхание с открытой пастью (суммарное время, в течение которого лисица учащенно дышит с открытой пастью – 334.6 ± 62.5 с), что может свидетельствовать об их большем нервном возбуждении во время теста по сравнению с агрессивными (n = 17) (5.6 ± 3.2 с; $p \leq 0.001$; тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test)). Мы наблюдали учащенное дыхание только в момент проведения теста, в покое учащенного дыхания у ручных лисиц не наблюдается.

Ручные лисицы в тесте на угашение отличались от агрессивных большим разнообразием поведенческих реакций (рис. 2, видеозапись поведения ручной лисицы в тесте на угашение навыка: https://youtu.be/u-d_Adu24VA?list=PLQCBTycmAtEngL0WI-3babmT9c8eavcqE; видеозапись поведения агрессивной лисицы в тесте на угашение навыка: <https://youtu.be/-jK4HNXaVRw?list=PLQCBTycmAtEngL0WI-3babmT9c8eavcqE>). Что касается вырабатываемого навыка ФВ, по которому традиционно оценивается угашение навыка (Protoropova et al., 2014; Lutz et al., 2004), между ручными и агрессивными лисицами не было обнаружено различий по количеству эпизодов фокусировки взгляда на желобке после того, как это поведение перестали подкреплять (рис. 3). Но, несмотря на одинаковое число эпизодов, угашение навыка у ручных лисиц происходило быстрее. Это выражалось в том, что ручные лисицы сидели или лежали в стороне от экспериментальной установки в течение большего времени по сравнению с агрессивными (рис. 4).

Поиск ручными лисицами вариантов решений при преодолении преграды в процессе следования за человеком

Тест проводили в вольере размером 6 х 6 м, разделенном на две равные части перегородкой,

составленной из различных материалов (ширма, листы ДВП, столешница и пр.). При изготовлении перегородки в ней преднамеренно было оставлено несколько мест для возможного перехода лисицы с одной стороны вольера на другую. Экспериментатор помещал лисицу из домашней клетки в вольер, и после 2-минутной адаптации призывал ее следовать за собой, переходя с одной стороны перегородки на другую и обратно (экспериментатор имел возможность перешагнуть через преграду в разных местах; лисица самостоятельно искала варианты для перехода). Перечень вариантов перехода через преграду, использованных лисицами на протяжении теста: 1) узкий проход между ширмой и тканью; 2) перепрыгивание через деревянный короб; 3) перепрыгивание через лист ДВП; 4) широкий “лабиринт” под столешницей; 5) зигзагообразный проход под наклонным поддоном; 6) широкий

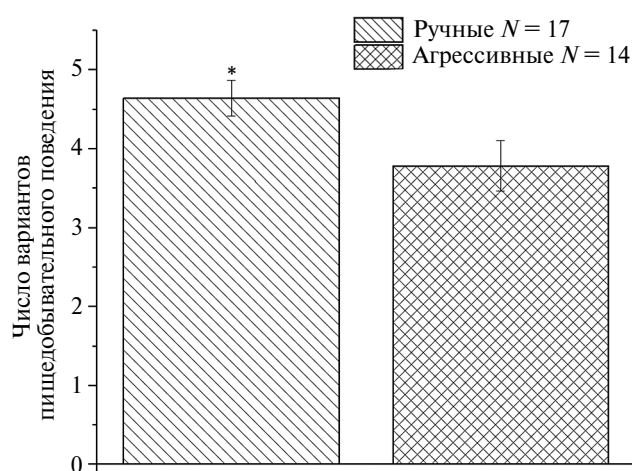


Рис. 2. Число различных вариантов пищедобывательного поведения, используемых лисицами в тесте на угашение навыка фокусировки взгляда. Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test) * $p \leq 0.05$ по сравнению с агрессивными.

Fig. 2. The number of variants food-procuring behavior used by foxes at the test of attenuation of focus attention. Mann–Whitney U test: * $p \leq 0.05$ in comparison with aggressive foxes.

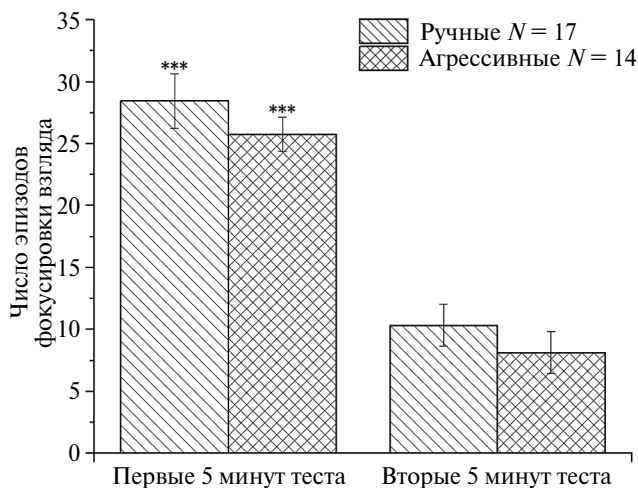


Рис. 3. Количество взглядов, направленных лисицей на желобок экспериментальной установки, в тесте на угашение навыка. Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test) *** $p \leq 0,001$ по сравнению со второй половиной теста.

Fig. 3. The number of glances directed by fox on groove of the experimental setup at the test of attenuation of focus attention. Mann–Whitney U test: *** $p \leq 0.001$ in comparison with the second part of the test.

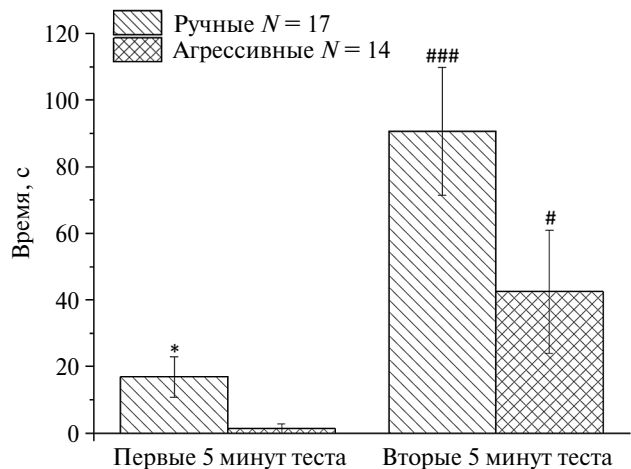


Рис. 4. Время отсутствия двигательной активности (лисица сидит или лежит в стороне от кормушки). Тест Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test) *** $p \leq 0.001$; * $p \leq 0.05$ по сравнению с первой половиной теста. # $p \leq 0.05$ по сравнению с агрессивными.

Fig. 4. The duration of absence of motor activity (the fox sits or lies away from the feeder). Mann–Whitney U test: *** $p \leq 0.001$ in comparison with the first part of the test; # $p \leq 0.05$ in comparison with aggressive foxes.

“лабиринт” под столешницей – в обратную сторону; 7) проход в углу между наклонным поддоном и сеткой; 8) прямой проход под наклонным поддоном; 9) проход по наклонному поддону с последующим прыгиванием на бетонный пол; 10) проход по наклонному поддону с последующим прыгиванием на неустойчивый лист ДВП; 11) узкий проход между ширмой и сеткой; 12) перепрыгивание через лист двп рядом со столешницей. Все перечисленные варианты переходов через преграду проиллюстрированы на видеозаписи: <https://rutube.ru/video/c51261ecc46a0b71d36d23c83539d5dd/?r=plwd>.

В данном тесте мы измеряли число переходов ручных лисиц за экспериментатором через преграду в течение 1 мин (среднее число составило 4.33 ± 0.33 ; $n = 15$). Лисицы находили разные пути преодоления преграды (среднее число использованных лисицами вариантов составило 3.46 ± 0.24 ; $n = 15$), при этом общее количество переходов за 1 мин положительно коррелировало с количеством вариантов ($R = +0.67$; $p \leq 0.05$, критерий Спирмена r -Spearman's). Лисята следовали за человеком благодаря очень сильной социальной мотивации, никакой подкормки животным не давали, не заманивали игрушкой. Лисята воспринимали человека как социального партнера, что облегчало их адаптацию к новым условиям. Их поведение в течение теста характе-

ризуют следующие показатели: 5.46 ± 1.88 – среднее время (с), в течение которого лисята обнюхивали пол или стены в вольере; 23 ± 2.34 – среднее время (с), в течение которого лисята находились в радиусе 1 м около человека (в движении и в статике); 11.2 ± 2.2 – латентное время (с) до первого прохода лисенка через преграду.

Нами были обнаружены следующие корреляции между измеренными признаками: латентное время до первого прохода отрицательно коррелировало со средним числом переходов через преграду за 1 мин теста ($R = -0.75$; $p \leq 0.05$, критерий Спирмена r -Spearman's) и со средним числом вариантов переходов, используемых лисицами ($R = -0.55$; $p \leq 0.05$, критерий Спирмена r -Spearman's); среднее время, в течение которого лисята обнюхивали пол или стены в вольере, отрицательно коррелировало со средним временем, в течение которого лисята находились в радиусе 1 м около человека ($R = -0.67$; $p \leq 0.05$, критерий Спирмена r -Spearman's); среднее время, в течение которого лисята находились в радиусе 1 м около человека, положительно коррелировало со средним числом переходов через преграду за 1 мин теста ($R = +0.7$; $p \leq 0.05$, критерий Спирмена r -Spearman's) и со средним числом вариантов переходов, используемых лисицами ($R = +0.71$; $p \leq 0.05$, критерий Спирмена r -Spearman's). Картина поведения лисят говорит о том, что чем сильнее у животного

была мотивация следовать за человеком, тем успешнее (больше раз и большим числом вариантов) оно решало задачу.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Страх перед новизной и стремление исследовать незнакомые условия или объекты всегда существуют у животных в некотором балансе. Как мы можем видеть по результатам теста с новым объектом, во всех трех исследуемых популяциях большинство животных проявляли реакцию неophobia по отношению к педали, однако в популяции domesticated лисиц по сравнению с агрессивными и не селекционируемыми у большего процента животных баланс сдвинут в сторону преобладания исследовательского поведения над неophobia. Исследовательское поведение, измеряемое в основном с точки зрения времени, затрачиваемого на изучение объекта/задачи и взаимодействие с ним (настойчивости), оказалось связано с успехом в решении когнитивных задач у широкого круга видов (большие синицы: (Morand-Ferron et al., 2011); лазоревки: (Morand-Ferron, Quinn, 2011); гиены: (Benson-Amram, Holekamp, 2012); сурикаты: (Thornton, Samson, 2012)). У диких гиен особи, которые меньше боялись нового объекта, были успешнее в решении проблемной задачи, в которой требовалось открыть коробку с едой (Benson-Amram, Holekamp, 2012).

В нашем исследовании мы хотим сосредоточить внимание не на времени, затраченном животным на исследование нового объекта, а на особенностях поведения, проявляемых животным при исследовании. При первом помещении нового объекта (педали) в домашнюю клетку ручные лисицы использовали более широкий репертуар исследовательской активности, чем агрессивные и не селекционируемые (табл. 1, видеозапись доступна по ссылке: <https://youtu.be/LZqfecJu3lA?list=PLQCBTycmAtEngL0WI-3babmT9c8eavcqE>), и в течение фиксированного временного интервала они успевали использовать больше вариантов манипуляторной активности (рис. 1). Во время теста на угашение навыка фокусировать взгляд (рис. 3) ручные лисицы проявляли больше способов взаимодействия с экспериментальной установкой по сравнению с агрессивными. При этом угашение навыка ФВ у ручных лисиц наступало быстрее.

Одним из объяснений полученных результатов может являться большая активность ручных лисиц по сравнению с агрессивными и не селекционируемыми. Которая в свою очередь является

следствием повышенной нервной возбудимости ручных лисиц, что было нами показано ранее при измерении уровня вокализации лисиц в присутствии человека, а также их двигательной активности во время ежедневной процедуры кормления (Мухамедшина и др., 2019а). Однако вариативность у ручных лисиц проявлялась не только на уровне элементарных реакций при исследовании нового объекта или манипуляций с экспериментальной установкой при угашении, но и на уровне более сложного поведения, требующего принятия решения, состоящего более чем из одного шага. Преграду, которая разделяла вольер на две части, можно было преодолеть разными способами. В отличие от простого перебора вариантов взаимодействия с педалью или экспериментальной установкой, каждый способ преодоления преграды состоял из нескольких действий. Например, запрыгнуть, пробежать по наклонному поддону и спрыгнуть вниз; или развернуться в другую сторону от человека, обойти ширму, снова повернуться к человеку и т.д. Высокая возбудимость может обуславливать быстрый перебор простых инстинктивных действий, но для сложного поведения необходимо удерживать внимание на цели. Человек мог перешагнуть через преграду только в двух местах, в то время как лисята склонны были решать задачу по-разному, а не следовать одному и тому же найденному пути. Хотим подчеркнуть, что у лисят не было никакого предварительного опыта. Это было решение новой для них задачи в сложной обстановке, где они оказались впервые. Успешность решения этой задачи зависела от силы социальной мотивации животных. Лисята, у которых среднее время следования за человеком было ниже и наблюдались ориентировочные реакции (отвлечение на обнюхивание), меньше раз преодолевали преграду за 1 мин теста. Лисята, которые лучше всего решали задачу, практически не отвлекались от человека, следуя за ним непрерывно на протяжении минуты.

Ручные лисицы быстро и гибко адаптируют свои решения под ситуацию, что дает им преимущество в приспособлении к новым обстоятельствам по сравнению с дикими и агрессивными. Новая обстановка, принципиально отличающаяся от их привычных условий содержания, не подавляет у них процесс принятия решения. Благодаря этому, без периода длительного привыкания к обстановке тестирования, они справляются с многократным последовательным решением новой сложной задачи. Причем высокая скорость принятия решений у ручных лисиц

оказалась связана с высокой вариативностью этих решений: лисицы, которые за минуту успевали больше раз пройти через преграду, делали это большим числом способов.

Такой тип процесса принятия решений дает преимущество в задачах, которые имеют множество вариантов решений, но затрудняет решение задач, требующих подавления импульсивных реакций. Так, в тесте на выработку фокусировки взгляда быстрый перебор разных действий, наоборот, оказался менее успешной тактикой у ручных лисиц по сравнению с агрессивными (Мухамедшина и др., 2014). Все лисицы быстро устанавливали связь между непродолжительным взглядом на желобок и получением пищевого подкрепления, т.к. выдача корма происходила немедленно, но при увеличении требования к продолжительности взгляда ручные и неселекционируемые лисицы начинали искать другие способы добывания пищи из экспериментальной установки. Они меняли положение головы, или через сетку прикасались носом к желобку (видеозапись доступна по ссылке: <https://youtu.be/uMouKq6lBa8?list=PLQCBTycmAtEngL0WI-3babmT9c8eavcqE>), или копали и грызли установку через стенку клетки (видеозапись доступна по ссылке: <https://youtu.be/i3HpzgoHEv0?list=PLQCBTycmAtEngL0WI-3babmT9c8eavcqE>). Агрессивные лисицы оказались не склонны к поиску других вариантов добывания пищи, и при увеличении времени ожидания подкрепления они замирали и получали порцию корма за более длительную фиксацию взгляда. Поэтому у агрессивных лисиц была выработана самая продолжительная фокусировка взгляда на источнике подкрепления.

Во всех представленных в данной работе тестах ручные лисицы проявляли одну и ту же особенность принятия решения — использование большего числа различных вариантов поведенческих реакций в единицу времени. Отсутствие страха и усиление исследовательских реакций, проявляющееся высокой вариативностью поведения, повышают вероятность адаптации домашних лисиц к новым условиям, в том числе к антропогенной среде.

ВЫВОДЫ

1. Ручные лисицы проявляют более разнообразное (вариативное) поведение в условиях тестов по сравнению с агрессивными и неселекционируемыми.

2. Чем выше у доместизируемых лисиц социальная мотивация, адресованная человеку, тем больше раз они преодолевают преграду за минуту теста. Число переходов через преграду положительно коррелирует с числом разных способов ее преодоления.

3. Вариативность поведения является успешной стратегией у ручных лисиц в тех задачах, для которых существует несколько возможных вариантов решения.

4. Если же вариант решения задачи является единственным (подкрепляется только успешный вариант решения задачи), тактика поведения ручных лисиц, наоборот, оказывается неэффективной.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ КАЖДОГО АВТОРА

Мухамедшина И.А. — концепция и интерпретация результатов работы, проведение экспериментов, написание текста; Харламова А.В. — концепция и руководство работой, обсуждение результатов исследования, редактирование текста статьи.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ РАБОТЫ

Данная работа финансирована грантом Российского научного фонда № 21-44-04405.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность Трут Л.Н., Гербеку Ю.Э. за участие в обсуждении результатов, ЦКП “Генофонды пушных и сельскохозяйственных животных” ИЦиГ СО РАН за использование животных и экспериментальной базы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Протокол исследования одобрен комитетом по биомедицинской этике (ИЦиГ СО РАН, протокол № 134 Биоэтической комиссии от 15.11.2022).

УКАЗАНИЕ НА ДОСТУПНОСТЬ ПЕРВИЧНЫХ ДАННЫХ

Первичные данные авторами нигде не выкладывались, они доступны для запроса при необходимости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Д.К. Современная наука и проблемы исследования человека. *Вопр. философии*. 1981. 3: 3–16.
- Васильева Л.Л. Анализ эффекта одомашнивания в изменении способности серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) к обучению. Эволюционно-генетические и генетико-физиологические аспекты одомашнивания пушных зверей. Новосибирск. 1991а. 57–69.
- Васильева Л.Л. Феногенетический анализ поведения серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) при ослаблении эффективности отбора на одомашнивание. Дисс. ... к.б.н. Новосибирск. ИЦиГ СО РАН. 1991б. 184 с.
- Зорина З.А., Поляева И.И. Элементарное мышление животных: Учеб. пособие по ВНД и зоопсихологии. 2003.
- Князева В.В. К теории понятия “вариативное мышление”. Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2008. 1: 96–109.
- Криволапчук Н.Д. Прикладная психология собаки. Ростов-на-Дону: Феникс. 2008. 558 с.
- Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. Издательство Московского университета. 1960. 263 с.
- Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Изменяет ли отбор лисиц на одомашнивание и агрессивность их способность концентрировать внимание и формировать двигательный навык? *Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова*. 2014. 64 (5): 521–530. <http://doi.org/10.7868/S0044467714050086>
- Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Некоторые особенности высшей нервной деятельности лисиц и влияние на них отбора по социальным реакциям на человека. *Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова*. 2019а. 69 (1): 88–97. <http://doi.org/10.1134/S0044467719010076>
- Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Поведение одомашниваемых и агрессивных лисиц в ситуации выбора между разными количествами кусочков пищи. *Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова*. 2019б. 69 (5): 590–600. <http://doi.org/10.1134/S0044467719050083>
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимиров А.В., Гербек Ю.Э. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. 21 (4): 392–401. <http://doi.org/10.18699/VJ17.257>
- Alagoz O., Hsu H., Schaefer A.J., Roberts M.S. Markov decision processes: a tool for sequential decision making under uncertainty. *Med. Decis. Making* 2010. 30 (4): 474–483. <http://doi.org/10.1177/0272989X09353194>
- Balleine B.W., Dickinson A. Goal-directed instrumental action: contingency and incentive learning and their cortical substrates. *Neuropharmacology* 1998. 37 (4–5): 407–419.
- Banszegi O., Urrutia A., Szenczi P., Hudson R. More or less: spontaneous quantity discrimination in the domestic cat. *Anim. Cogn.* 2016. 19 (5): 879–888. <http://doi.org/10.1007/s10071-016-0985-2>
- Benson-Amram S., Holekamp K.E. Innovative problem solving by wild spotted hyenas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. 279 (1744): 4087–4095. <http://doi.org/10.1098/rspb.2012.1450>
- Charnov E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. 1976. 9: 129–136.
- Dezfouli A., Balleine B.W. Actions, action sequences and habits: evidence that goal-directed and habitual action control are hierarchically organized. *PLoS Comput. Biol.* 2013. 9 (12): e1003364
- Dolan R.J., Dayan P. Goals and habits in the brain. *Neuron* 2013. 80 (2): 12–325. <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.09.007>
- Friston K., FitzGerald T., Rigoli F., Schwartenbeck P., O’Doherty J., Pezzulo G. Active inference and learning. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2016. 68: 862–879. <http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.06.022>
- Friston K.J. Active inference and cognitive consistency. *Psychological inquiry*. 2018. V. 29, №. 2. P. 67–73. <http://doi.org/10.1080/1047840X.2018.1480693>
- Fudenberg D., Newey W., Strack P., Strzalecki T. Testing the drift-diffusion model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020. V. 117 (52): 33141–33148.
- Griffin A.S., Guez D. Innovation and problem solving: a review of common mechanisms. *Behavioural Processes*. 2014. 109: 121–134. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.027>
- Hare B., Plyusnina I., Ignacio N., Schepina O., Stepika A., Wrangham R., Trut L. Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated by-product of experimental domestication. *Current Biology*. 2005. 15 (3): 226–230.
- Keramati M., Dezfouli A., Piray P. Speed/accuracy trade-off between the habitual and the goal-directed processes. *PLoS Comput. Biol.* 2011. 7 (5): e1002055.
- Lutz C., Tiefenbacher Meyer J., Novak M.S. Extinction deficits in male rhesus macaques with a history of self-injurious behavior. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*. 2004. 63 (2): P. 41–48.
- Macpherson K., Roberts W. Can dogs count? *Learning and Motivation*. 2013. (44) 4: 241–251. <http://doi.org/10.1016/j.lmot.2013.04.002>
- Manrique H.M., Völter C.J., Call J., Repeated innovation in great apes. *Anim. Behav.* 2013. 85: 195–202.
- Marshall-Pescini S., Virányi Z., Kubinyi E., Range F. Motivational factors underlying problem solving: comparing wolf and dog puppies’ explorative and neophobic behaviors at 5, 6, and 8 weeks of age. *Frontiers in psychology*. 2017. 8: 180. <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00180>

- Morand-Ferron J., Quinn J.L.* Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2011. 108: 15898–15903. <http://doi.org/10.1073/pnas.1111560108>
- Morand-Ferron J., Cole E.F., Rawles J.E.C., Quinn J.L.* Who are the innovators? A field experiment with 2 passerine species. *Behav. Ecol.* 2011. 22: 1241–1248. <http://doi.org/10.1093/beheco/arr120>
- Osthaus B., Marlow D., Ducat P.* Minding the gap: spatial perseveration error in dogs. *Anim. Cogn.* 2010. 13 (6): 881–885.
- Osthaus B., Proops L., Hocking I., Burden F.* Spatial cognition and perseveration by horses, donkeys and mules in a simple A-not-B detour task. *Anim. Cogn.* 2013. 16 (2): 301–305.
- Parr T., Friston K.J.* Working memory, attention, and salience in active inference. *Scientific reports.* 2017. 7 (1): 1–21.
- Pearson J.M., Watson K.K., Platt M.L.* Decision making: the neuroethological turn. *Neuron.* 2014. 82 (5): 950–965.
- Petrazzini M., Wynne C.* What counts for dogs (*Canis lupus familiaris*) in a quantity discrimination task? *Behav. Proc.* 2016. 122: 90–97.
- Petrazzini M., Wynne C.* Quantity discrimination in canids: dogs (*Canis familiaris*) and wolves (*Canis lupus*) compared. *Behav. Proc.* 2017. 144: 89–92. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.09.003>
- Pezzulo G., Rigoli F., Chersi F.* The mixed instrumental controller: using value of information to combine habitual choice and mental simulation. *Front. Psychol.* 2013. 4: 92.
- Pezzulo G., Rigoli F., Friston K.* Active inference, homeostatic regulation and adaptive behavioural control. *Progress in neurobiology.* 2015. 134: 17–35.
- Protopopova A., Hall N.J., Wynne C.D.* Association between increased behavioral persistence and stereotypy in the pet dog. *Behavioural processes.* 2014. 106: 77–81.
- Range F., Jenikejew J., Schröder I., Virányi Z.* Difference in quantity discrimination in dogs and wolves. *Front. Psychol.* 2014. 5: 1299. <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01299>
- Rao A., Bernasconi L., Lazzaroni M., Marshall-Pescini S., Range F.* Differences in persistence between dogs and wolves in an unsolvable task in the absence of humans. *PeerJ.* 2018. V. 6. e5944.
- Shettleworth S.J.* Cognition, evolution, and behavior. Oxford: Oxford University Press. 2010.
- Thornton A., Samson J.* Innovative problem solving in wild meerkats. *Anim. Behav.* 2012. 83 (6): 1459–1468. [10.1016/j.anbehav.2012.03.018](http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.018)
- Trut L.N.* Early canid domestication: the farm-fox experiment. *American Scientist.* 1999. 87 (2): 160–169.
- Trut L.N., Oskina I., Kharlamova A.* Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays.* 2009. 31 (3): 349–360.

DOES THE SELECTION OF FOX FOR THEIR REACTIONS TO HUMANS AFFECT THE DECISION-MAKING DURING LEARNING?

I. A. Mukhamedshina*, A. V. Kharlamova**

Institute of Cytology and Genetics, Siberian Division, Novosibirsk, Russia

**e-mail: aden_66@mail.ru*

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

In foxes selectively bred by IC&G SB RAS for domestication or aggressive behavior toward humans, the behavior was analyzed. We have used the foxes not selected for behavior features as a control. Control foxes also were bred on experimental farm of IC&G SB RAS. The peculiarities of explorative activities of foxes toward new objects, introduced inside the domestic cage, as well as behavioral features during attenuation of focused attention on the object of food reinforcement are discussed in the paper. Domesticated foxes demonstrated less neophobia during experiments than aggressive and unselected ones. On the other hand, the explorative behavior of tame foxes was characterized by a greater variability of motor reactions compared to aggressive and unselected ones. In the test for attenuation of focused attention, tame foxes used a greater number of different actions compared to other studied groups. Fox cubs from the domesticated population, placed in a new environment for the first time, found various ways go through obstacles when following a person. Based on these results we discuss the peculiarities of the decision-making in foxes.

Keywords: domestication, aggressiveness, selection, foxes, motor diversity, cognitive abilities, making decision process