

Научная статья

УДК 591.51

EDN: GPRIOL

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-22-31



Некоторые аспекты решения сложных задач доместицируемыми серебристо-черными лисицами в обычной и экспериментально обогащенной среде

Ксения Александровна Бесогонова^{1✉}, Ирина Андреевна Мухамедшина²,
Наталья Вячеславовна Костицына³

^{1,3} Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

✉ kseniya_besogonova@yandex.ru

² Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, aden_66@mail.ru

³ biology.psu@yandex.ru

Аннотация. Работу проводили на базе ИЦиГ СО РАН с группой доместицируемых серебристо-черных лисиц. Животные обладают высокой возбудимостью, которая искажает результаты исследования когнитивной деятельности лисиц. В серии тестов определяли, как меняет приобретенный опыт результаты решения предлагаемых щенкам заданий в сложной экспериментальной среде. Сравнили решение сложных задач (преодоление препятствий, знакомство с закрытыми пространствами, взаимодействие со знакомыми и незнакомыми игрушками) у двух групп серебристо-черных лисиц: выросших в обычной (контрольная группа) и обогащенной среде (экспериментальная группа). Животные второй группы получали задания, при этом постепенно усложняли среду, в которой тестировали лисиц. Усложнение среды, в которой действуют щенки лисиц, приводит к ее комплексному восприятию животными, в то время как лисицы, растущие в обедненной среде, склонны выделять отдельные составляющие стимульной ситуации, демонстрируя реакции, сходные с релизными. Освоение открытых пространств сходно у животных двух исследованных групп, преобладает визуальная ориентация, при этом лисицы из контрольной группы демонстрировали более значительную неохоту по отношению к любому пространству, которое не просматривается. Сопутствующие эмоциональные реакции при решении сложных задач сильнее выражены у щенков контрольной группы, что часто мешает им выполнить предлагаемое задание. Лисицы, выращиваемые в обогащенной среде, несмотря на сложную динамику регистрируемых маркеров эмоциональности, сохраняют более выраженную исследовательскую мотивацию при решении задач. Тем не менее, результаты примерно половины регистрируемых параметров не имеют достоверных различий у животных двух изученных групп, что является следствием проводимой доместикации.

Ключевые слова: доместикация, серебристо-черные лисицы, когнитивная деятельность, научение

Для цитирования: Бесогонова К. А., Мухамедшина И. А., Костицына Н. В. Некоторые аспекты решения сложных задач доместицируемыми серебристо-черными лисицами в обычной и экспериментально обогащенной среде // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 22–31. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-22-31>.

Благодарности: авторы выражают благодарность Анастасии Владимировне Харламовой и всем сотрудникам Института цитологии и генетики СО РАН.

ZOOLOGY

Original article

Some aspects of solving complex tasks by domesticated silver foxes in standard and experimentally enriched environments

Kseniya A. Besogonova^{1✉}, Irina A. Mukhamedshina², Natalia V. Kostitsyna³

^{1,3} Perm State University, Perm, Russia

✉ kseniya_besogonova@yandex.ru

² Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, RAS, Novosibirsk, Russia, aden_66@mail.ru

³ biology.psu@yandex.ru

Abstract. The study was conducted at the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences using a group of domesticated foxes. The animals exhibit high excitability, which distorts the results of research on their cognitive activity. A series of tests was performed to determine how acquired experience alters the results of solving tasks offered to fox pups in a complex experimental environment. The performance in solving complex tasks was compared between two groups of domesticated silver foxes: those raised in a standard environment (the control group) and those raised in an enriched environment (experimental group). The animals in the second group were given tasks while the environment in which they were tested was gradually made more complex. The increasing complexity of the environment in which the fox pups operate leads to their integrated perception of it. Foxes raised in an impoverished environment tend to isolate individual components of the stimulus situation, demonstrating responses similar to releaser-induced behaviors. The exploration of open spaces was similar in animals from both studied groups, with visual orientation predominant. Foxes from the control group exhibited significantly greater neophobia towards any space that is not fully visible. Concurrent emotional reactions during the solving of complex tasks were more pronounced in the control group pups. Despite the complex dynamics of the recorded emotionality markers, foxes raised in an enriched environment maintained a more pronounced exploratory motivation when solving tasks. Nevertheless, the results for approximately half of the recorded parameters showed no significant differences between the animals of the two studied groups, which is a consequence of the ongoing domestication process.

Keywords: domestication; silver foxes; cognitive activity; training

For citation: Besogonova K. A., Mukhamedshina I. A., Kostitsyna N. V. [Some aspects of solving complex tasks by domesticated silver foxes in standard and experimentally enriched environments]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 22-31. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-22-31>.

Acknowledgments: the authors are grateful to Anastasia V. Kharlamova and all staff of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian branch of the Russian Academy of Sciences.

Введение

Изучение одомашнивания играет важную роль в исследовании механизмов эволюции позвоночных животных, в том числе, по мнению некоторых ученых, когнитивной эволюции человека. Так, многими биологами активно обсуждается теория самоодомашнивания рода *Homo* [Trut, 1999; Krupenyu, MacLean, Nare, 2016; Махиянова, Андреюк, 2018; Розов, 2022].

Изучать генетику одомашнивания можно различными путями, в том числе сравнивая генотипы одомашненных животных и их предковых форм. Например, существует ряд исследований, основывающихся на сравнении собак современных, «древних» пород собак и африканских «деревенских» собак [Ortolani, Vernooij, Corringer, 2009; Hansen Wheat et al., 2019], которые, как предполагается, не подвергались сознательному искусственному отбору по поведению [Voitani, Ciucci, Ortolani, 2007; Трут и др., 2021].

Пользуясь таким подходом, важно отметить, что при одомашнивании животные подвергаются в первую очередь естественному отбору, а уже следом – многоэтапному искусственному [Трапезов, Трапезова, Семенова, 2012; Трут и др., 2021]. Исходные предковые формы одомашненных животных ныне уже не существуют [Трут и др., 2021]. Кроме этого, для одомашненных животных характерна высокая гетерозиготность [Беляев, 1979; Трут и др., 2021], что может осложнить процесс изучения одомашнивания таким способом, поскольку часть генов, находящихся в рецессивном состоянии, не всегда возможно уловить генетическими методами [Wilkins, Wrangham, Fitch, 2014].

Эффективным путем является исследование всех аспектов одомашнивания в режиме реального времени на примере лабораторной модели [Трут, Плюснина, Оськина, 2004; Мухамедшина и др., 2024]. Одним из известнейших примеров такой модели является сибирский эволюционный эксперимент по одомашниванию серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*). В 1959 г. на зооферме при Институте цитологии и генетики в г. Новосибирске с целью воспроизведения механизмов эволюции был начат многолетний отбор серебристо-черных лисиц на свойство толерантного реагирования на человека [Дугаткин, Трут, 2019].

Уже более 60 лет эволюционную модель изучают всесторонне: исследуют изменения генотипа, физиологических процессов и морфологии одомашненных животных [Trut, 1999; Оськина и др., 2008; Мухамедшина, Харламова, Трут, 2019].

Стоит отметить, что одомашнивание преследовало основную цель – изменение хозяйственно-ценных параметров животных, для первого объекта одомашнивания, собаки, – это изменение поведения. В тех же случаях, когда ценными для человека были продуктивные признаки, также невозможно успешно использовать животных без изменения разнообразных аспектов взаимодействия с человеком, с его средой обитания, насыщенной стимулами и стрессогенной. На современном этапе можно увидеть вовлечение новых объектов в процесс одомашнивания, причем на первых этапах, как правило, этот процесс проводят интуитивно. За последнее десятилетие в государственный реестр селекционных достижений были занесены виды неодомашненных ранее животных: африканский клариевый сом (2017 г.), хеликс асперса (2020 г.), лесной хорек (2011 г.) и другие [Министерство сельского хозяйства ..., 2022].

Сейчас известно, что domestикация затрагивает комплекс признаков [Трапезов, 2007; Parsons et al., 2020], среди которых изменение поведения происходит в первую очередь и охватывает эмоциональную и когнитивную сферы [Мухамедшина, Харламова, Трут, 2019]. Наше исследование позволяет изучить изменение упомянутых особенностей domestизируемых животных.

На данный момент проведен ряд исследований, показавших, что когнитивные способности животных, выросших в антропогенной среде, как правило, ниже, чем у животных диких [Poletaeva, Popova, Romanova, 1993; Lindqvist, Jensen, 2009]. Работы Я.К. Бадридзе [2003, 2010] по изучению исследовательского поведения домашних и диких псовых, рожденных и выросших в неволе, показали более низкую активность собак по сравнению с волком и лисой. Дикие лисицы в городе демонстрируют стрессоустойчивость, высокую гибкость поведения, и одновременно с этим ряд морфологических особенностей из «комплекса одомашнивания» [Дугаткин, Трут, 2019; Гончаренко, Тихонова, 2020; Parsons et al., 2020]. В свете сказанного дальнейшее изучение разнообразных сторон поведения domestизируемых позвоночных остается достаточно актуальным.

Естественный отбор в антропогенно измененной среде, в том числе в условиях клеточного содержания, и искусственный отбор на ручное поведение влияет и на эмоциональную сферу животных, и на их возбудимость. В начале domestикации естественный отбор и стихийная селекция были направлены на адаптацию животных к стрессогенным стимулам. Этот отбор на ручное поведение повлиял на возбудимость животных, а также на их эмоциональную сферу. Селекцию лисиц проводили в том же направлении – в сторону формирования и усиления ручного поведения. У этих животных наблюдают более высокую эмоциональность и возбудимость, снижение страха перед человеком и новыми стимулами, что сопровождается более успешной реализацией исследовательского поведения, но сниженной концентрацией внимания даже на значимых для животного объектах [Мухамедшина, Харламова, Трут, 2014]. Предварительное научение позволяет скорректировать нежелательные аспекты поведения domestизируемых лисиц.

Цель исследования – изучение разных аспектов процесса решения сложных задач domestизируемыми серебристо-черными лисицами, выращенными в среде с разной степенью обогащения.

Задачи:

1. Исследовать временные параметры взаимодействия с различными компонентами экспериментальной среды при решении сложных задач domestизируемыми серебристо-черными лисами, живущими в обогащенной среде, в сравнении с domestизируемыми животными, выращенными в обычной среде.

2. Рассмотреть различные параметры поведения domestизируемых лисиц, сопутствующие процессу научения и решения сложных задач.

Материалы и методы

Исследование проводили в период с 26 мая по 18 июля 2023 г. на экспериментальной базе ИЦиГ СО РАН. Оно состояло из 3 блоков: отбора, 5-этапного научения и финального теста.

Отбор животных в контрольную группу проводили в два этапа. Во время первого этапа, опираясь на стандартный тест «на руку» – экспериментатор помещал руку в клетку с животным [Trut, Oskina, Kharlamova, 2009; Трут и др., 2017], – выбрали 32 двухмесячных самца серебристо-черного окраса, не демонстрировавших страх, активно вокализовавших, инициировавших контакт с человеком, обнюхивавших и облизывавших руку.

Второй этап отбора проводили в помещении. Выбрали 16 лисят по следующим критериям: выраженность исследовательского поведения, взаимодействие с человеком, отсутствие страха в новой обстановке.

Блок «научение» проводили в открытом вольере размером 4×4 м. Особи поодиночке взаимодействовали с человеком и предлагаемыми игрушками. На третьем, четвертом и пятом этапах в вольере возводили сооружение из строительных материалов, на которое животные могли взобраться или пролезть под него, в имитацию норы. С каждым последующим этапом научения увеличивали количество игрушек и конструкцию сооружения. Каждый из пяти этапов длился от 10 до 20 минут (время увеличивали с каждым последующим занятием) и считался завершенным по истечении времени.

Контрольную группу животных отобрали с помощью теста «на руку». В эту группу также попали 16 животных, проявивших наиболее толерантную к человеку реакцию и сходных по своим параметрам с животными группы опыта.

Финальный тест проводили в крытом вольере размером 6×6 м. Он представлял собой модификацию открытого поля с «вынужденным исследованием» – животное помещали в вольер без переноски, вынуждая его исследовать новую среду [Luo et al., 2014; Каде и др., 2018]. В нашей вариации вольер был разделен на два сектора с помощью полосы препятствий и лазов, схожих по строению с конструкциями, используемыми в блоке «научение» (рис. 1). Во время прохождения теста лисицам также предлагали взаимодействовать со знакомой (погремушка) и с незнакомой (метелка) игрушкой. Животным из контрольной группы предлагали только незнакомую игрушку (погремушку).

Тест длился не более 20 минут. Тест считали завершенным после решения животным всех задач (взаимодействие с обеими игрушками, проникновение под и на конструкцию) или истечения времени теста.

Как во время обучения, так и во время теста фиксировали время, необходимое для начала взаимодействия со знакомой и незнакомой игрушками; время, необходимое для того, чтобы забраться на и под сооруженную конструкцию; общее количество случаев урикации и дефекации и среднее количество случаев смещенной активности (кусание камней, царапанье пола и т.п.).



Рис. 1. Лисица из экспериментальной группы во время выполнения задания
[The fox from the experimental group during the task]

Обработку результатов проводили в среде/программе Microsoft Excel. Достоверность отличий оценивали по критерию Манна – Уитни.

Результаты и их обсуждение

На протяжении эксперимента лисицам предлагали взаимодействие с незнакомой игрушкой, а также с игрушкой, продемонстрированной животным заранее (рис. 2).

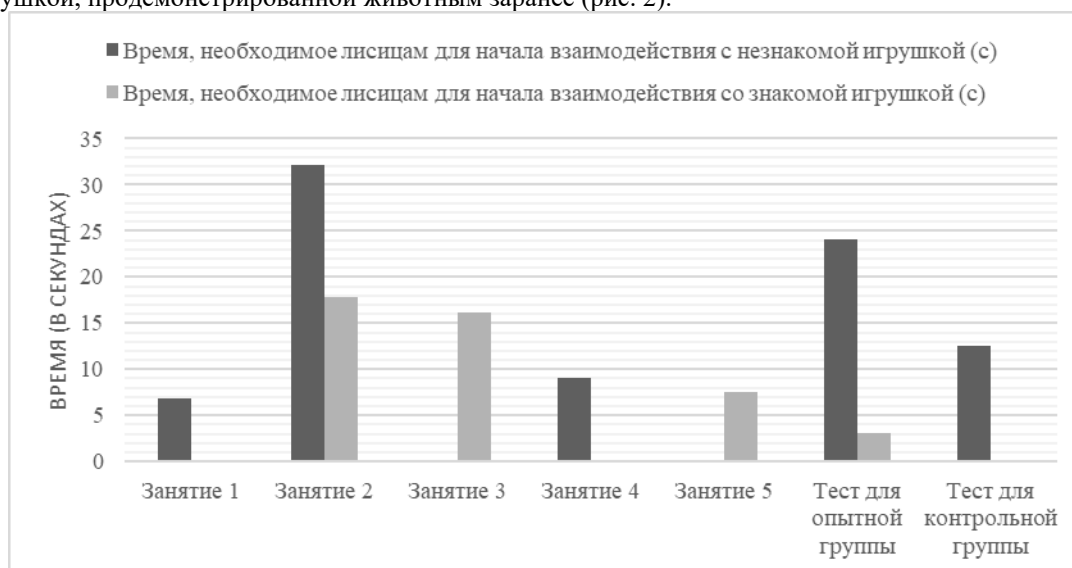


Рис. 2. Время (в секундах), необходимое животным для начала взаимодействия со знакомой и с незнакомой игрушками

[Time (in seconds) required for animals to begin interaction with a familiar and an unfamiliar toy]

Выяснили, что с незнакомой игрушкой животные начинали взаимодействовать быстрее во время начала блока «научение», нежели во время финального теста. Кроме этого, во время теста 5 щенков интерес к незнакомой игрушке не проявили. Контрольная группа во время финального теста начинала взаимодействовать с незнакомой игрушкой быстрее, чем опытная.

Со знакомой игрушкой животные начинали взаимодействовать быстрее к финальному тесту. Вероятно, за счет предыдущего этапа адаптации и поэтапного знакомства с компонентами среды, у них освоение нового пространства происходит иначе, чем у контрольных.

Такое поведение предположительно можно объяснить тем, что по мере получения опыта у животных из экспериментальной группы формируется целостное представление о предъявляемой среде. Тренированные лисицы были знакомы со всеми компонентами среды, и поэтому оценивали всю сложную ситуацию разом, не выделяя незначительные ее изменения. Многообразие оцениваемых компонентов сложной среды могло спровоцировать нервную перегрузку [Криволапчук, 2008], что в дальнейшем отразилось на изменении эмоциональных реакций лисиц. Игрушка же была уже знакома лисицам, переключение на взаимодействие с этим объектом было понятно лисицам, поэтому снижало перегрузку.

Животные из группы контроля, наоборот, оценивали лишь отдельные компоненты сложной среды, являвшиеся релизерами (яркая игрушка, издающая звук), и поэтому взаимодействовали с ними активнее.

По ходу эксперимента также фиксировали время, необходимое животным для того, чтобы забраться на и под сооруженную в вольере конструкцию (рис. 3).

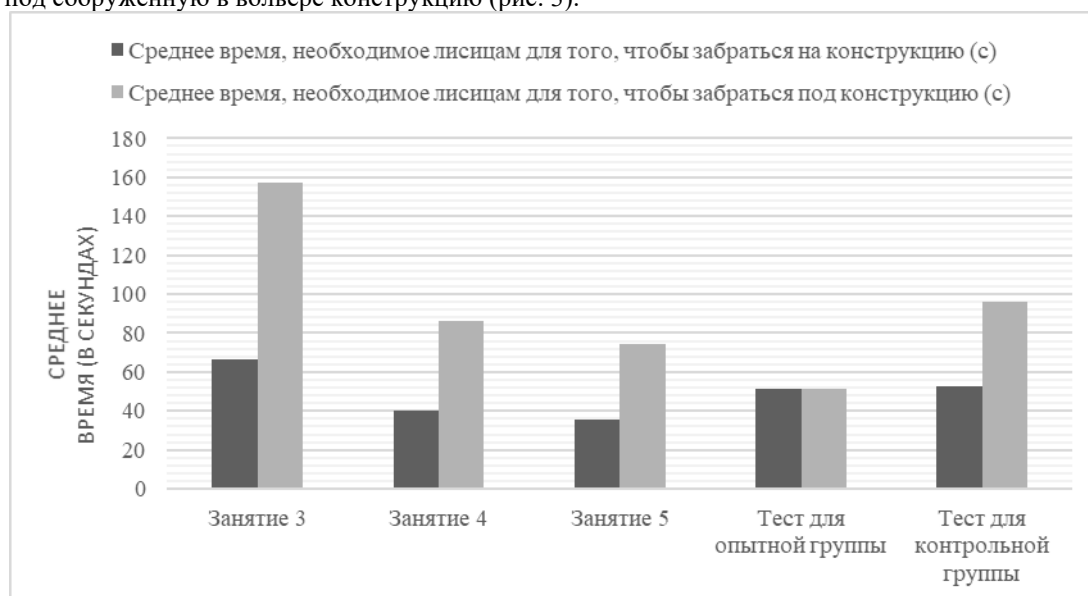


Рис. 3. Время (в секундах), необходимое животным для того, чтобы забраться на и под конструкцию [Time (in seconds) required for animals to climb onto and under a construction]

Несмотря на то, что с течением эксперимента опытная группа животных тратила все меньше времени на то, чтобы взобраться на конструкцию, во время финального теста группа контрольных и группа опытных животных продемонстрировали сходный результат. Тест Манна – Уитни также подтвердил, что различия между результатами, показанными группой опытных лисиц во время первого и последнего этапов обучения, незначительны. На итоговом занятии также 3 щенка из опытной группы (18.75%) и 5 щенков из контрольной группы (31.25%) решить задачу не смогли.

Для того, чтобы забраться под конструкцию, животным из опытной группы требовалось меньше времени с каждым последующим занятием. Животные из контрольной группы справились с этой задачей достоверно медленнее, чем животные из опытной группы во время последнего занятия. Практически на каждом этапе проведения эксперимента часть животных вовсе не стала забираться в имитацию норы.

Первоначально животные из опытной группы предпочитали открытое пространство, не решались забираться под конструкцию и оценивали сложную ситуацию визуально. Постепенно лисицы стали затрачивать меньше времени на то, чтобы забраться в имитацию норы. Во время финального теста они забрались под и на конструкцию с одним и тем же латентным временем. Это говорит о том, что в результате знакомства с конструкцией у животных снижается тревожность – они не боятся забираться в имитацию норы, что также говорит о реализации их инстинктивного поведения.

Животные из контрольной группы сохранили настороженность и демонстрировали элементы неophobia по отношению к любому пространству, которое не просматривается, а также преимущественно зрительную ориентацию при решении задач в присутствии человека.

Мы также фиксировали показатели возбудимости – количество случаев дефекации, урикации и проявлений смещенной активности (рис. 4).

По всем трем показателям контрольная группа проявляла большую возбудимость, нежели опытная.

Общее количество случаев как дефекации, так и урикации у опытных животных возрастало по ходу эксперимента, что говорит о возрастании уровня возбуждения при введении в экспериментальную ситуацию новых стимулов. Для эмоционального ответа лисиц характерна сложная динамика – он сначала возрастает, а затем, к финальному тесту, снижается – животные адаптируются, привыкают к сложной среде, и решение сложных задач вызывает у них меньшее затруднение. Уменьшение количества марке-

ров эмоциональности (случаев уринации и дефекации) говорит о том, что животные становятся более сосредоточены и испытывают меньше эмоциональных всплесков.

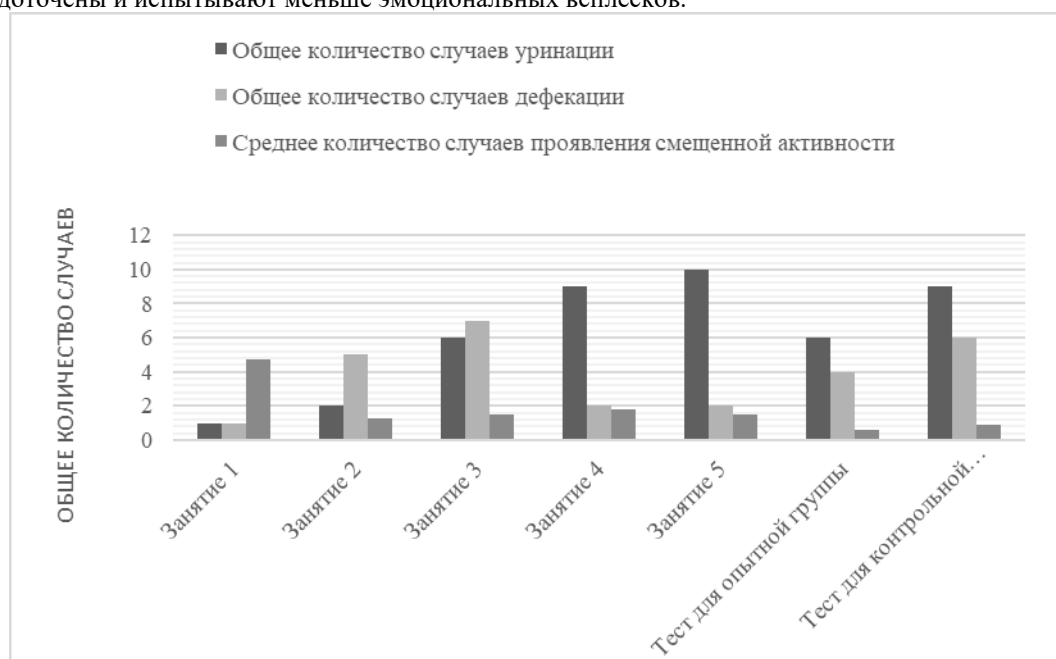


Рис. 4. Общее количество случаев уринации и дефекации, среднее количество случаев проявления смещенной активности

[Total number of urination and defecation instances, average number of displacement activity instances]

Наибольшее количество случаев смещенной активности было продемонстрировано группой опытных животных во время выполнения задания на первом занятии. Животные испытывали значительное затруднение в новой для себя ситуации. Далее количество проявлений данной активности осталось на довольно низком уровне. Смещенную активность связывают с угасанием конкурирующих мотиваций, одной из которых является исследовательская, таким образом высокое эмоциональное напряжение на начальном этапе эксперимента приводит к снижению активности лисиц, направленной на решение поставленных задач. По мере знакомства животных со сложной стимульной ситуацией исследовательская активность лисиц становится более устойчивой.

Во время тестирования у щенков из опытной группы наблюдаются реакции правильного выбора, несколько снижается эмоциональность, что свидетельствует о том, что благодаря предварительным занятиям животные легче адаптировались к контрольному тесту.

Во время выполнения тестовых заданий у животных из опытной группы конфликт мотивации разрешается через выход эмоций или проявление смещенной активности: эмоциональный фон тем выше, чем меньше фиксируют у лисиц проявлений смещенной активности. Между количеством случаев проявления смещенной активности и уринаций в выборках от 1 до 5 занятия наблюдается умеренная отрицательная корреляция ($r = -0.56164$).

Количество случаев уринации и случаев проявления смещенной активности у группы контрольных животных выше, чем у группы опытных лисиц во время финального теста, хотя данные показатели достоверно не отличаются ($p = 0.4353$ для количества случаев уринации; $p = 0.22657$ для количества проявлений смещенной активности). Полученный результат свидетельствует о значительном вкладе генотипа в фенотипические проявления эмоциональных реакций domesticated foxes при освоении ими нового пространства – сходные проявления поведенческих признаков формируются у животных опытной и контрольной групп даже вне влияния приобретенного опыта.

4-месячные нетренированные животные демонстрировали результат, промежуточный между нетренированными животными в возрасте 2 месяцев и тренированными животными в возрасте 4 месяцев. В целом количество эмоциональных ответов было больше, чем у одновозрастных лисиц из группы опыта, но меньше, чем у более молодых особей, что может быть связано как с возрастной изменчивостью поведения, созреванием функций, так и недостаточными навыками ориентации в сложной среде. Можно сделать вывод, что врожденные механизмы и процесс научения одинаково важны для формирования и развития поведенческих реакций.

Для всех полученных результатов характерен высокий коэффициент вариации, что, вероятно, говорит о широкой норме реакции у исследовательской деятельности domesticated foxes [Крушинский,

1991; Батуев, 2002], а также о влиянии дестабилизирующего отбора на поведение животных при одомашнивании [Беляев, 1979].

Выводы

1. Введение новых стимулов в ходе эксперимента влияет на результативность поведения щенков domesticируемых серебристо-черных лисиц: появляются элементы неофобии, в то время как взаимодействие со знакомыми объектами облегчается.

2. Domesticируемые лисицы, выращиваемые как в обычной, так и в обогащенной среде, быстрее забираются на конструкцию, чем в имитацию «норы» под конструкцию, предпочитая просматриваемые пространства и преимущественно зрительную ориентацию.

3. Усложнение стимульной обстановки увеличивает эмоциональный ответ животных при оценке окружающей среды, в то время как получение опыта приводит к уменьшению количества случаев проявления смещенной активности у лисиц. У животных в ходе усложняющегося эксперимента повышается количество маркеров эмоциональности – случаев урикации и дефекации, что показывает высокую степень эмоционального напряжения лисиц при решении сложных задач. Во время финального теста у животных из опытной группы конфликт мотивации разрешается через выход эмоций.

4. Вклад врожденных компонентов в фенотипические проявления эмоциональных реакций domesticируемых лис при освоении ими нового пространства значителен – сходные проявления поведенческих признаков формируются у животных опытной и контрольной групп даже вне влияния приобретенного опыта, тем не менее, доля лисиц, не справившихся с решением задач в группе контрольных животных (31.25%), превышает данный показатель в группе опытных животных (18.75%), и в целом демонстрирует широкую норму реакции у исследовательской деятельности domesticируемых животных двух исследуемых групп.

5. Животные из контрольной группы справлялись с предложенными задачами медленнее лисиц, выросших в обогащенной среде, хотя, согласно тесту Манна – Уитни, различия недостоверны. Полученный результат свидетельствует о влиянии на формирование и развитие поведенческих реакций как приобретенного опыта, так и реализации внутренних механизмов.

В целом животные из обеих групп демонстрировали сходный характер исследовательской активности при решении сложных задач. Лисицы из опытной группы более склонны к проявлению эмоциональных реакций в процессе решения задач. Исследование выявило значимый вклад в реализацию поведения в процессе решения сложных задач domesticируемыми серебристо-черными лисицами как приобретенного опыта, так и врожденного компонента, формируемого в процессе domesticикации.

Список источников

1. Бадридзе Я.К. Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и метод реинтродукции. М.: ГЕОС, 2003. 118 с.
2. Бадридзе Я.К. Формирование охотничьего поведения волка (*Canis lupus*) // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, № 7. С. 862–870. EDN: MSQRTR.
3. Батуев А.С. Высшая нервная деятельность. СПб.: Лань, 2002. 416 с.
4. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domesticикации животных // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
5. Гончаренко А.А., Тихонова Т.В. Поведенческий компонент синдрома одомашнивания как фактор характеристики древних и современных пород собак // Сборник научных трудов по кинологии. 2020. Т. 6. С. 125–132. EDN: ZJWONJ.
6. Дугаткин Л.А., Трут Л.Н. Как приручить лису (и превратить в собаку): сибирский эволюционный эксперимент. М.: Альпина нон-фикшн, 2019. 295 с.
7. Каде А.Х. и др. Современные методы оценки уровня тревожности грызунов в поведенческих тестах, основанных на моделях без предварительного обусловливания // Кубанский научный медицинский вестник. 2018. № 6. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sovremennye-metody-otsenki-urovnya-trevozhnosti-gryzunov-v-povedencheskih-testah-osnovannyh-na-modelyah-bez-predvaritelnogo> (дата обращения: 10.01.2025). DOI: 10.25207/1608-6228-2018-25-6-171-176. EDN: YRNBUD.
8. Криволапчук Н.Д. Прикладная психология собаки. Ростов-на-Дону: Феникс, 2008. 558 с. EDN: QKZGLL.
9. Крушинский Л.В. Эволюционно-генетические аспекты поведения. Избранные труды. М.: Наука, 1991. 256 с.
10. Махиянова Е.Б., Андреюк Д.С. Эмпатия: нейрофизиологические механизмы и эволюционный смысл // Человек. 2018. № 5. С. 29–39. DOI: 10.31857/S023620070000724-3. EDN: YNRGUP.
11. Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 2: Породы животных [Электронный ресурс] / Депар-

тамент животноводства и племенного дела, ФГБУ «Госсорткомиссия». М., 2022. URL: <http://opendata.mcx.ru/opendata/7708075454-plemennoyregistr> (дата обращения: 20.04.2024).

12. Мухамедшина И.А. и др. Результаты обучения серебристо-черных одомашненных лисиц // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: сборник статей по материалам региональной научной конференции. Пермь, 2024. С. 243–252. EDN: XRJZBC.

13. Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Изменяет ли отбор лисиц на domestикацию и агрессивность их способность концентрировать внимание и формировать двигательный навык? // Журнал высшей нервной деятельности. 2014. Т. 64, № 5. С. 521–530. DOI: 10.7868/S0044467714050086 EDN: STHNON.

14. Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Некоторые особенности высшей нервной деятельности лисиц и влияние на них отбора по социальным реакциям человека // Журнал высшей нервной деятельности. 2019. Т. 69, № 1. С. 88–97. DOI: 10.1134/S0044467719010076. EDN: VQXVMA.

15. Оськина И.Н. и др. Изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы при отборе животных на domestикационное поведение // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 2, № 1/2. С. 39–49. EDN: KNWZAT.

16. Розов Н.С. Становление речи и сознания в антропогенезе: эволюционные драйверы и социально-психологические механизмы // Культурно-историческая психология. 2022. Т. 18, № 4. С. 111–118. DOI: 10.17759/chp.2022180411. EDN: MFEBEU.

17. Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 5, № 1. С. 45–61. EDN: IBVJNH.

18. Трапезов О.В., Трапезова Л.И., Семенова Л.А. Опыт domestикации речной выдры (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16, № 2. С. 375–390. EDN: PBDBLN.

19. Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н. Эксперимент по domestикации лисиц и дискуссионные вопросы эволюции собак // Генетика. 2004. Т. 40, № 6. С. 794–807. EDN: OPWUCL.

20. Трут Л.Н. и др. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 392–401. DOI: 10.18699/VJ17.257. EDN: YTZYBL.

21. Трут Л.Н. и др. Эксперимент по domestикации лисиц и эволюция собак с позиции современных молекулярно-генетических и археологических данных // Генетика. 2021. Т. 57, № 7. С. 767–785. DOI: 10.31857/S0016675821070146. EDN: MFUUGX.

22. Boitani L., Ciucci P., Ortolani A. Behaviour and social ecology of free-ranging dogs // The Behavioural Biology of Dogs. Oxfordshire; Cambridge: CABI, 2007. P. 147–165.

23. Hansen Wheat C. et al. Behavioural correlations of the domestICATION syndrome are decoupled in modern dog breeds // Nature Communications. 2019. Vol. 10, № 1. Art. 2422. DOI: 10.1038/s41467-019-10426-3. EDN: TSIGRZ.

24. Krupenyu K., MacLean E.L., Hare B. Does the bonobo have (a chimpanzee-like) theory of mind? // Bonobos: Unique in mind, brain, and behavior / eds. Hare B., Yamamoto Sh. Oxford: Oxford University Press, 2016. URL: https://www.researchgate.net/publication/326404403_Does_the_bonobo_have_a_chimpanzee-like_theory_of_mind (дата обращения: 20.04.2025).

25. Lindqvist C., Jensen P. DomestICATION and stress effects on contrafreeloading and spatial learning performance in red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers // Behavioural Processes. 2009. Vol. 81. P. 80–84.

26. Luo M. et al. Epigenetic histone modification regulates developmental lead exposure induced hyperactivity in rats // Toxicology Letters. 2014. Vol. 225, № 1. P. 78–85. DOI: 10.1016/j.toxlet.2013.11.025.

27. Ortolani A., Vernooij H., Coppinger R. Ethiopian village dogs: Behavioural responses to a stranger's approach // Applied Animal Behaviour Science. 2009. Vol. 119, № 3. P. 210–218.

28. Parsons K. et al. Skull morphology diverges between urban and rural populations of red foxes mirroring patterns of domestICATION and macroevolution // Proc. Biol. Sci. 2020. Vol. 287, № 1928. Art. 20200763. DOI: 10.1098/rspb.2020.0763. EDN: ZDBTSS.

29. Poletaeva I.I., Popova N.V., Romanova L.G. Genetic aspects of animal reasoning // Behavior Genetics. 1993. Vol. 23, № 5. P. 467–475. DOI: 10.1007/BF01067982. EDN: XOHQCQ.

30. Trut L.N. Early canid domestICATION: the farm-fox experiment // American Scientist. 1999. Vol. 87. P. 160–169. DOI: 10.1511/1999.2.160. EDN: LFOQHV.

31. Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestICATION: the domesticated fox as a model // Bioessays. 2009. Vol. 31, № 3. P. 349–360. DOI: 10.1002/bies.200800070. EDN: KHWPYG.

32. Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T. The «DomestICATION Syndrome» in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics // Genetics. 2014. Vol. 197, № 3. P. 795–808. DOI: 10.1534/genetics.114.165423. EDN: UPVYOP.

References

1. Badridze Ya.K. *Volk. Voprosy ontogeneza povedenija, problemy i metod reintrodukcii* [The wolf: Issues of behavioral ontogeny, problems and reintroduction methods]. Moscow: GEOS Publ., 2003. 118 p. (In Russ.).
2. Badridze Ya.K. [Formation of hunting behavior in wolves (*Canis lupus*)]. *Zoologičeskij žurnal*. V. 89, No. 7 (2010): pp. 862-870. (In Russ.). EDN: MSQRTR.
3. Batuev A.S. *Vysšaja nervnaja dejatel'nost'* [Higher nervous activity]. St-Peterburg, Lan' Publ., 2002. 416 p. (In Russ.).
4. Belyaev D.K. [Destabilizing selection as a variability factor in animal domestication]. *Priroda*. No. 2 (1979): pp. 36-45. (In Russ.).
5. Goncharenko A.A., Tikhonova T.V. [Behavioral component of domestication syndrome as a characteristic factor of ancient and modern dog breeds]. *Sbornik naučnyh trudov po kinologii*. V. 6 (2020): pp. 125–132. (In Russ.). EDN: ZJWONJ.
6. Dugatkin L.A., Trut L.N. *Kak priručit' lisu (i prevratit' v sobaku): sibirskij evolyucionnyj èksperiment* [How to tame a fox (and turn it into a dog): The Siberian evolution experiment]. Moscow, Al'pina non-fikshn Publ., 2019. 295 p. (In Russ.).
7. Kade A.Kh., Kravchenko S.V., Trofimenko A.I. et al. [Modern methods for assessing anxiety levels in rodents in behavioral tests based on models without prior conditioning]. *Kubanskij naučnyj medicinskij vestnik*. No. 6 (2018). Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/sovremennye-metody-otsenki-urovnja-trevozhnosti-gryzunov-v-povedencheskih-testah-osnovannyh-na-modelyah-bez-predvaritelnogo> (accessed 10.01.2025). (In Russ.). DOI: 10.25207/1608-6228-2018-25-6-171-176. EDN: YRNBUD.
8. Krivolapchuk N.D. *Prikladnaja psihologija sobaki* [Applied dog psychology]. Rostov-on-Don, Feniks Publ., 2008. 558 p. (In Russ.). EDN: QKZGLL.
9. Krushinskii L.V. *Evoljucionno-genetičeskie aspekty povedenija. Izbrannye trudy* [Evolutionary-genetic aspects of behavior: Selected works]. Moscow, Nauka Publ., 1991. 256 p. (In Russ.).
10. Makhyanova E.B., Andreuk D.S. [Empathy: neurophysiological mechanisms and evolutionary meaning]. *Čelovek*. No. 5 (2018): pp. 29-39. (In Russ.). DOI: 10.31857/S023620070000724-3. EDN: YNRGUP.
11. *Ministerstvo sel'skogo chozjajstva Rossijskoj Federacii. (2022). Gosudarstvennyj reestr selekcionnyh dostizhenij, dopuščennyh k ispol'zovaniju. T. 2: Porody životnyh* [State Register of Selection Achievements Approved for Use. V. 2: Animal Breeds]. Moscow, 2022. (In Russ.). Available at: <http://opendata.mcx.ru/opendata/7708075454-plemennyeregistr> (accessed 20.04.2024).
12. Mukhamedschina I.A., Besogonova K.A., Rumak A.E., Kostitsyna N.V. [Training results of silver-black domesticated foxes]. *Fundamental'nye i prikladnye issledovanija v biologii i èkologii: sb. st. po materialam region. nauč. konf.* [Fundamental and applied research in biology and ecology: a collection of articles based on the materials of the regional scientific conference]. Perm, 2024, pp. 243-252. (In Russ.). EDN: XRJZBC.
13. Mukhamedschina I.A., Kharlamova A.V., Trut L.N. [Does selection of foxes for domestication and aggression change their ability to concentrate attention and form motor skills?]. *Žurnal vysšej nervnoj dejatel'nosti*. V. 64, No. 5 (2014): pp. 521-530. (In Russ.). DOI: 10.7868/S0044467714050086 EDN: STHNON.
14. Mukhamedschina I.A., Kharlamova A.V., Trut L.N. [Some features of higher nervous activity in foxes and the influence of selection for social reactions to humans]. *Žurnal vysšej nervnoj dejatel'nosti*. V. 69, No. 1 (2019): pp. 88-97. (In Russ.). DOI: 10.1134/S0044467719010076. EDN: VQXVMA.
15. Oskina I.N., Gerbek Yu.E., Shikhevich S.G., Plusnina I.Z., Gulevich R.G. [Changes in the hypothalamic-pituitary-adrenal system during selection of animals for domestication behavior]. *Vestnik VOGiS*. V. 2, No 1/2 (2008): pp. 39-49. (In Russ.). EDN: KNWZAT.
16. Rozov N.S. [The formation of speech and consciousness in anthropogenesis: evolutionary drivers and socio-psychological mechanisms]. *Kul'turno-istoričeskaja psihologija*. V. 18, No. 4 (2022): pp. 111-118. (In Russ.). DOI: 10.17759/chp.2022180411. EDN: MFEBEU.
17. Trapezov O.V. [On the domestication of fur animals (to the 140th anniversary of Ch. Darwin's work "Domesticated Animals and Cultivated Plants" in Russia)]. *Vestnik VOGiS*. V. 5, No. 1 (2007): pp. 45-61. (In Russ.). EDN: IBVJNH.
18. Trapezov O.V., Trapezova L.I., Semenova L.A. [Domestication experience of the Eurasian otter (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758)]. *Vavilovskij žurnal genetiki i selekcii*. V. 16, No. 2 (2012): pp. 375-390. (In Russ.). EDN: PBDBLN.
19. Trut L.N., Plyusnina I.Z., Oskina I.N. [The experiment on fox domestication and debatable issues of dog evolution]. *Genetika*. V. 40, No. 6 (2004): pp. 794-807. (In Russ.). EDN: OPWUCL.
20. Trut L.N., Oskina I.N., Kharlamova A.V., Gerbek Yu.E., Kuznetsova I.G. [On the selection of foxes for aggressiveness and its correlated consequences]. *Vavilovskij žurnal genetiki i selekcii*. V. 21, No. 4 (2017): pp. 392-401. (In Russ.). DOI: 10.18699/VJ17.257. EDN: YTZYBL.

21. Trut L.N., Kharlamova A.V., Pilipenko A.S., Gerbek Yu.E. [Fox domestication experiment and dog evolution from the perspective of modern molecular genetic and archaeological data]. *Genetika*. V. 57, No. 7 (2021): pp. 767-785. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0016675821070146. EDN: MFUUGX.
22. Boitani L., Ciucci P., Ortolani A. Behaviour and social ecology of free-ranging dogs. In: Jensen P. (ed). *The Behavioural Biology of Dogs*. Oxfordshire, CABI, 2007, pp. 147-165.
23. Hansen Wheat C., Fitzpatrick J.L., Rogell B. et al. Behavioural correlations of the domestication syndrome are decoupled in modern dog breeds. *Nature Communications*. V. 10, No. 1 (2019). Art. 2422. DOI: 10.1038/s41467-019-10426-3. EDN: TSIGRZ.
24. Krupenyu K., MacLean E.L., Hare B. Does the bonobo have (a chimpanzee-like) theory of mind? In: Hare B., Yamamoto Sh. (eds). *Bonobos: Unique in mind, brain, and behavior*. Oxford: Oxford University Press, 2016. Available at: https://www.researchgate.net/publication/326404403_Does_the_bonobo_have_a_chimpanzee-like_theory_of_mind (accessed 20.04.2025).
25. Lindqvist C., Jensen P. Domestication and stress effects on contrafreeloading and spatial learning performance in red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. *Behavioural Processes*. V. 81 (2009): pp. 80-84.
26. Luo M., Xu Y., Cai R. et al. Epigenetic histone modification regulates developmental lead exposure induced hyperactivity in rats. *Toxicology Letters*. V. 225, No. 1 (2014): pp. 78-85. DOI: 10.1016/j.toxlet.2013.11.025.
27. Ortolani A., Vernooij H., Coppinger R. Ethiopian village dogs: Behavioural responses to a stranger's approach. *Applied Animal Behaviour Science*. V. 119, No. 3 (2009): pp. 210-218.
28. Parsons K., Rigg A., Conith A. et al. Skull morphology diverges between urban and rural populations of red foxes mirroring patterns of domestication and macroevolution. *Proc. Biol. Sci.* V. 287, No. 1928 (2020). Art. 20200763. DOI 10.1098/rspb.2020.0763. EDN ZDBTSS.
29. Poletaeva I.I., Popova N.V., Romanova L.G. Genetic aspects of animal reasoning. *Behavior Genetics*. V. 23, No. 5 (1993): pp. 467-475. DOI: 10.1007/BF01067982. EDN: XOHCQC.
30. Trut L.N. Early canid domestication: the farm-fox experiment. *American Scientist*. V. 87 (1999): pp. 160-169. DOI: 10.1511/1999.2.160. EDN: LFOQHV.
31. Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *Bioessays*. V. 31, No. 3 (2009): pp. 349-360. DOI: 10.1002/bies.200800070. EDN: KHWPYG.
32. Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T. The "Domestication Syndrome" in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics*. V. 197, No. 3 (2014): pp. 795-808. DOI: 10.1534/genetics.114.165423. EDN: UPVYOP.

Статья поступила в редакцию 01.02.2026; одобрена после рецензирования 10.02.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 01.02.2026; approved after reviewing 10.02.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

К. А. Бесогонова – студент магистратуры, инженер кафедры зоологии позвоночных и экологии;
И. А. Мухамедшина – канд. биол. наук, инженер-исследователь лаборатории эволюционной генетики;
Н. В. Костицына – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии.

Information about the authors

K. A. Besogonova – second-year master's student, engineer of the department of vertebrate zoology and ecology;
I. A. Mukhamedshina – candidate of biology, research engineer of the laboratory of evolutionary genetics;
N. V. Kostitsyna – candidate of biology, associate professor of the department of vertebrate zoology and ecology.

Вклад авторов:

Бесогонова К. А. – проведение эксперимента, написание текста, обсуждение результатов.
Мухамедшина И. А. – планирование и проведение эксперимента, обсуждение результатов, корректировка текста.
Костицына Н. В. – обсуждение и интерпретация результатов, корректировка текста.

Contribution of the authors:

Besogonova K. A. — conducting the experiment, writing the draft, discussing the results.
Mukhamedshina I. A. — planning and conducting the experiment, discussing the results, editing the text.
Kostitsyna N. V. — discussing and interpreting the results, editing the text.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.