

Влияние экспериментальной domestikации серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) на вокальное поведение

С.С. Гоголева¹, И.А. Володин^{1,2}✉, Е.В. Володина², А.В. Харламова³, Л.Н. Трут³

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

² Московский государственный зоологический парк, Москва, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Статья обобщает цикл исследований структуры звуков и вокального поведения серебристо-черных лисиц, различающихся по характеру реагирования на человека. Показано, что селекция в течение 50 лет на ручное поведение к человеку привела к избирательному использованию Ручными лисицами по отношению к людям двух типов звуков, кудахтанья и шумного дыхания. При этом селекционированные на агрессию к людям Агрессивные и не селекционированные Контрольные лисицы, в свою очередь, избирательно используют по отношению к людям такие звуки, как кашель и фырканье. Таким образом, выявлены типы звуков, являющиеся вокальными индикаторами дружелюбного и агрессивного поведения лисиц по отношению к человеку. Однако domestikация не изменяет вокального поведения лисиц по отношению к другим лисицам, все три группы не различаются по вокальному поведению, адресованному конспецификам. Исследована связь вокального поведения со степенью толерантности по отношению к человеку у гибридов первого поколения от скрещивания между Ручными и Агрессивными лисицами и беккроссов на Ручных и Агрессивных лисиц. Оценен эффект пола лисиц и степени воздействия со стороны человека на параметры вокального поведения. В результате исследований были обнаружены универсальные для млекопитающих вокальные индикаторы степени эмоционального возбуждения, не зависящие от знака эмоций. Выявлены характеристики вокального поведения, связанные со знаком эмоций – позитивным или негативным. Разработан простой и эффективный метод оценки уровня дискомфорта животного на основе «слитых звуков», которые учитывают характеристики всех звуков, изданных животным независимо от структуры этих звуков. Полученные результаты служат основой для дальнейших сравнительных исследований акустической структуры и вокального поведения других представителей рода *Vulpes* и других близких родов псовых (*Canis*, *Cuon*, *Lycaon*).

Ключевые слова: экспериментальная domestikация лисиц; вокальный репертуар; коммуникативное поведение; позитивные и негативные эмоции; взаимодействие человек–животное; эмоциональное возбуждение; акустические параметры.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Харламова А.В., Трут Л.Н. Влияние экспериментальной domestikации серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) на вокальное поведение. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(4):402-413. DOI 10.18699/VJ17.258

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Effects of experimental domestikation of silver foxes (*Vulpes vulpes*) on vocal behaviour. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(4):402-413. DOI 10.18699/VJ17.258

Effects of experimental domestikation of silver foxes (*Vulpes vulpes*) on vocal behaviour

S.S. Gogoleva¹, I.A. Volodin^{1,2}✉, E.V. Volodina², A.V. Kharlamova³, L.N. Trut³

¹ Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

² Scientific Research Department, Moscow Zoo, Moscow, Russia

³ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

This paper systematizes and generalizes a research cycle devoted to studying the acoustics and vocal behaviour of silver foxes that differ in their tolerance to humans. The research revealed that 50-year selection for tameness toward people resulted in selective use by Tame foxes toward humans of two call types, pant and cackle. At the same time, the selected for aggression toward people Aggressive foxes and the non-selected for behaviour Control foxes, selectively use toward humans cough and snort. Thus, call types representing vocal indicators of friendly and aggressive behaviour of foxes toward humans have been revealed by the research. Nevertheless, experimental domestikation did not change vocal behaviour of foxes toward conspecifics; all three strains did not differ by their vocal behaviour toward same-strain silver foxes. Relationship has been investigated between vocal behaviour and degree of tolerance toward people for hybrids between Tame and Aggressive foxes and for backcrosses to Tame and Aggressive foxes. Effect was estimated between fox sex and the degree of human impact on focal fox for variables of fox vocal behaviour. The research revealed the universal for mammals vocal indicators of emotional arousal that are independent of the emotional valence. Characteristics of vocal behaviour that are related with positive and negative emotional valence have been revealed. A simple and effective method for estimating animal discomfort based on "joint calls" that takes into account the characteristics of all calls irrespective of their acoustic structure has been revealed. The obtained results provide a basis for further comparative studies of the acoustic structure and vocal behaviour for other taxa of the genus *Vulpes* and the related canid genera (*Canis*, *Cuon*, *Lycaon*).

Key words: experimental domestikation of silver fox; vocal repertoire; communicative behaviour; emotional valence; human-animal interaction; emotional arousal; acoustic variation.

Доместикация как эволюционный процесс всегда была в центре внимания генетика-эволюциониста Д.К. Беляева. Он полагал, что многогранные морфофизиологические последствия доместикации вызваны тем, что главной мишенью отбора на его первых этапах было поведение животных (Belyaev, 1979; Trut, 1999). С его точки зрения, для понимания этого эволюционного процесса необходимо было воспроизвести исторический процесс одомашнивания в эксперименте. Поэтому в конце 1950-х – начале 1960-х годов в Институте цитологии и генетики (ИЦиГ) СО АН СССР был начат отбор серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*), ставших к тому времени популярным объектом клеточного пушного звероводства, на дружелюбное поведение по отношению к человеку (Belyaev, 1979; Trut, 1999). Большая часть фермерских лисиц проявляет на человека трусливо-оборонительную либо умеренно-агрессивную реакцию. Однако уже через шесть поколений жесткого отбора наиболее толерантных особей доминируемые (Ручные) лисицы сами начали стремиться к контакту с людьми и проявлять по отношению к ним эмоционально-положительное поведение (Trut et al., 2009). Кроме того, в начале 1970-х годов под руководством Д.К. Беляева был начат отбор лисиц в противоположном направлении – на усиление агрессивности по отношению к человеку (Агрессивные) (Трут, 1981, 2007). Наличие двух контрастных популяций лисиц и неселекционируемого Контроля, а также возможность получения гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами и проведения возвратных скрещиваний на родительские линии позволяют выполнять сравнительные исследования эффектов отбора по поведению на самые разные признаки.

Доместикация – процесс, включающий отбор животных на толерантное отношение к людям, хотя на первых этапах исторической доместикации этот отбор и не был осознанным. Эффект такого отбора проявляется не только в изменении самого поведения, он влечет за собой коррелированные изменения многих морфологических (окрас шерсти, размер и пропорции тела, положение ушей и хвоста) и физиологических (сдвиг сезона размножения и линьки, изменения в системе регуляции стресса) признаков животных (Belyaev, 1979; Trut, 1999; Трут, 2007; Trut et al., 2009). Хотя домашние животные принадлежат к разным систематическим группам, изменчивость многих признаков у них носит гомологический характер (Беляев, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1989). Возможность изменений в вокальном поведении при доместикации обсуждалась для домашних собак *Canis familiaris* (Cohen, Fox, 1976; Pongrácz et al., 2005, 2006; Molnár et al., 2006), морских свинок *Cavia aperea* (Monticelli, Ades, 2011), домашних кошек *Felis catus* (Nicastro, Owren, 2003; Nicastro, 2004; McComb et al., 2009). Одним из самых ярких примеров изменения вокального поведения у доминируемого животного может служить гипертрофированное использование лая домашними собаками *Canis familiaris* по сравнению с волком *Canis lupus* (Yin, McCowan, 2004; Чулкина и др., 2006; Lord et al., 2009).

Хотя вокализации домашней собаки развились из репертуара общего с волком предка, процесс независимой эволюции собак и волков продолжался по меньшей мере

15 тыс. лет (Tchernov, Valla, 1997; Sablin, Khlopachev, 2002), и их вокализации могли различаться уже на начальном этапе доместикации. Поскольку домашние животные и их дикие предки прошли длительный период независимой эволюции, сравнение звуков домашних животных и их диких родственников не может до конца прояснить этот вопрос. Идеальной моделью для такого анализа могут служить доминируемые и недоминируемые особи внутри одного вида. В качестве объекта исследования может выступать экспериментальная популяция серебристо-черных лисиц *Vulpes vulpes* ИЦиГ СО РАН, Новосибирск (Беляев, 1981; Трут, 1981, 2007; Трут и др., 2004; Trut et al., 2009).

Во многих исследованиях, проводимых на экспериментальных популяциях лисиц, были показаны эффекты одомашнивания на различные аспекты поведения (Plyusnina et al., 1991; Trut, 1999; Трут и др., 2004; Hare et al., 2005; Kukekova et al., 2008a,b), морфологические признаки (Беляев, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1989; Trut, 1999; Трут, 2000; Трут и др., 2004; Kharlamova et al., 2007; Харламова и др., 2008), физиологию регуляторных систем (Беляев, Трут, 1989; Popova et al., 1991; Oskina, 1996; Трут, 2000; Trut et al., 2000; Трут и др., 2004; Gulevich et al., 2004), молекулярно-генетические отличия между формами лисиц (Kukekova et al., 2004, 2006, 2007; Lindberg et al., 2007).

Вокальное поведение Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц также интенсивно изучалось в течение ряда лет. Было исследовано структурное разнообразие звуков лисиц разных селекционируемых линий при общении с человеком (Gogoleva et al., 2008), изучены различия в вокальных реакциях на человека Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц (Gogoleva et al., 2008, 2010a,c, 2011, 2013), оценено влияние пола лисиц и степени воздействия со стороны человека на параметры вокального поведения (Gogoleva et al., 2013), сопоставлены характеристики вокального поведения и степень толерантности к человеку у гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами (Gogoleva et al., 2009), изучены различия в вокальных реакциях на конспецифика у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц (Gogoleva et al., 2010b). Была оценена также возможность использования звуков в качестве индикаторов благополучия серебристо-черных лисиц на зверофермах (Gogoleva et al., 2010a,c), исследовано влияние знака и уровня эмоционального возбуждения на звуки Ручных и Агрессивных лисиц (Gogoleva et al., 2010a) и выявлены признаки вокального поведения лисиц, направленного на вовлечение человека во взаимодействие с животным (Gogoleva et al., 2011). Однако эти данные до настоящего времени не были систематизированы и обобщены.

Цель нашей статьи – обобщение данных по влиянию экспериментальной доместикации, а также отбора на усиление агрессии, на структуру звуков и вокальное поведение лисиц, различающихся по эмоциональному отношению к человеку.

Материал и методы

Место, сроки и экспериментальные животные. Сбор материала осуществлялся в период с 2005 по 2008 г. на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН (Новосибирск). Объектами исследования были половозрелые,

содержащиеся в неволе самки и самцы обыкновенной лисицы, принадлежащие к шести различным группам. Контрольная группа – фермерские лисицы, не подвергавшиеся отбору по поведению. Ручные лисицы – животные, полученные в результате селекции на дружелюбное поведение по отношению к человеку. В нашем исследовании принимали участие лисицы 44–48 поколения с начала отбора на доместикацию. Агрессивные лисицы – животные, полученные в результате селекции на агрессивное поведение по отношению к человеку. В исследовании принимали участие лисицы 34–38 поколения с начала отбора на усиление агрессии. Гибридные лисицы – животные, полученные в первом поколении скрещивания Ручных и Агрессивных лисиц. Р-беккроссы – животные, полученные в результате скрещивания Гибридных лисиц с Ручными, А-беккроссы – в результате скрещивания Гибридных лисиц с Агрессивными. Все животные содержались в одинаковых клеточных условиях, стандартных для коммерческих звероводческих хозяйств.

Экспериментальный дизайн. Тесты с лисицами проводили вне сезона размножения и воспитания молодняка. Каждое животное участвовало в тестах только один раз. Всего в тестах участвовало 411 самок и 60 самцов, от которых было записано и проанализировано 100 702 звука.

При изучении вокальных реакций лисиц на человека звуки животных записывали в их индивидуальных домашних клетках в трех различных тестах. В 5-минутном Провоцирующем тесте воздействие человека было не дозировано и продолжалось до достижения животными порога кричания (Gogoleva et al., 2008, 2009, 2013). Запись звуков начиналась, когда наблюдатель подходил на расстояние 0.5–1 м до клетки фокального животного и продолжалась в течение 4–6 мин, пока наблюдатель находился перед клеткой. Если лисица молчала или замолкала, наблюдатель дополнительно стимулировал ее движением руки к клетке, открыванием дверцы и поглаживанием. В 10-минутном тесте Приближения–удаления воздействие со стороны человека было строго одинаковым для всех лисиц, сначала нарастая, а потом ослабевая (Gogoleva et al., 2010a,c, 2013). Тест Приближения–удаления состоял из пяти 2-минутных ступеней и начинался в момент подхода исследователя к клетке фокальной лисицы на расстоянии 0.5 м. На 1-й ступени исследователь оставался неподвижным; на 2-й ступени он совершал плавные движения телом и рукой из стороны в сторону, оставаясь на расстоянии 0.5 м; на 3-й ступени сокращал дистанцию, делая шаг вперед, и совершал движения телом и рукой вперед и назад, касаясь пальцами дверцы клетки; 4-я ступень полностью совпадала со 2-й ступенью, а 5-я копировала 1-ю ступень. В 5-минутном Статичном тесте воздействие со стороны человека было тоже одинаковым для всех лисиц и оставалось неизменным в течение всей записи (Gogoleva et al., 2011, 2013). Во время теста экспериментатор стоял в 0.5 м перед клеткой, выполняя однообразные движения рукой из стороны в сторону. Воздействие со стороны человека было наибольшим в Провоцирующем тесте, промежуточным – в тесте Приближения–удаления и наименьшим – в Статичном тесте.

Для изучения вокальных реакций лисиц при взаимодействии с конспецификами, животных ссаживали попарно

в специальных экспериментальных установках (Gogoleva et al., 2010b). Лисицы ссаживаемой пары всегда принадлежали к одной и той же группе. Процедуру ссаживания проводили на нейтральной территории в клетках из трех расположенных в ряд отсеков, между которыми имелись перегороджаемые проходы. До начала эксперимента лисицы проводили в крайних отсеках экспериментальных клеток 12 ч, чтобы привыкнуть к новой обстановке. Затем в течение 15-минутного эксперимента животные могли свободно перемещаться по всем отсекам клетки и контактировать друг с другом. Запись звуков и двигательного поведения лисиц проводили в автоматическом режиме на заранее установленную на штативах аппаратуру, чтобы избежать влияния человека на поведение животных (Gogoleva et al., 2010b). Полученные аудио- и видеофайлы обрабатывали отдельно с последующим совмещением.

Запись и анализ звуков. Для записи звуков использовали кассетный магнитофон Marantz PMD-222 (D&M Professional, Kanagawa, Japan) с конденсаторным микрофоном AKG-C1000S (AKG Acoustics, Vienna, Austria) и цифровой магнитофон Marantz PMD-660, записывающий при частоте дискретизации 48 кГц в стереорежиме с двумя конденсаторными микрофонами: менее чувствительным микрофоном AKG-C1000S для регистрации громких звуков и более чувствительным Sennheiser K6-ME64 (Sennheiser Electronic, Wedemark, Germany) для регистрации тихих звуков. Все системы для записи полностью покрывали частотный диапазон звуков лисиц. Оцифровку звуков (с частотой дискретизации 22.05 кГц и разрешением 16 бит) и спектрографический анализ проводили в программе Avisoft SASLab Pro v. 4.3 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany).

По спектрограммам звуки классифицировали на структурные типы и отмечали присутствие нелинейных феноменов и/или артикуляционных эффектов (Gogoleva et al., 2008, 2009). Для всех звуков измеряли длительность, а также пиковую частоту (частоту максимальной амплитуды в спектре звука). Для голосовых звуков дополнительно измеряли начальную, конечную и максимальную основную частоту. Для неголосовых звуков измеряли нижнюю, среднюю и верхнюю квартили суммарного энергетического спектра звука.

Измерялась также длительность каждого теста и каждого звука и рассчитывались два показателя вокальной активности. Частоту следования звуков рассчитывали как число звуков данного типа, деленное на длительность теста (или ступени теста) в минутах. Долю вокальной активности – как сумму длительностей всех звуков, деленную на длительность теста (или ступени теста). Для каждой из исследуемых групп лисиц рассчитывали встречаемость звуков каждого типа (в процентах) от числа всех звуков, изданных животными этой группы.

Для оценки влияния знака и уровня эмоционального возбуждения на звуки для каждой ступени теста Приближения–удаления мы подготовили слитые звуки путем вырезания посторонних шумов и пауз между всеми звуками данной ступени (Gogoleva et al., 2010a,c). В слитых звуках мы измеряли пиковую частоту, нижнюю, среднюю и верхнюю квартили суммарного энергетического спектра.

Статистический анализ выполнен в пакете STATISTICA, v. 6.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Средние приведены как $\text{mean} \pm \text{SD}$. Все тесты были двухсторонними, различия считали достоверными при $p < 0.05$. Значения акустических переменных, распределения которых отклонялись от нормального (тест Колмогорова–Смирнова), были трансформированы с помощью квадратного корня для включения в параметрические тесты. Влияние факторов группы, тестовой процедуры и пола на вокальное поведение лисиц оценивали с помощью обобщенной линейной модели (GLM), смешанной линейной модели (GLMM, со степенью теста как фиксированным фактором и животным как случайным фактором), многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) и дисперсионного анализа повторных измерений (repeated measures ANOVA), с пост-хок тестами Тюкей и Ньюмена–Кейлса (Tukey and Newman–Keuls post hoc tests). Процентные соотношения сравнивали с помощью критерия χ^2 и теста Фишера (Fisher exact test).

Результаты

Структурное разнообразие звуков лисиц в неволе

Для изучения структурного разнообразия были использованы записи 12964 звуков, полученных от 25 Ручных, 25 Агрессивных и 25 Контрольных самок лисиц в результате проведения Провоцирующих тестов (Gogoleva et al., 2008).

Звуки были подразделены на два структурных класса. К голосовым (тональным) мы относили звуки с видимой основной частотой и ее гармониками; иногда звуки содержали нелинейные феномены и/или артикуляционные эффекты. Структура этих звуков свидетельствовала о продукции с помощью голосовых связок. К неголосовым (широкополосным) относили звуки без видимой основной частоты и с широкополосным диапазоном, свидетельствующим о механизме их продукции за счет турбулентности, возникающей при прохождении струи воздуха через сужения вокального тракта. Всего выделено восемь типов звуков, издаваемых лисицами на человека: пять голосовых (скуление, мычание, кудахтанье, рычание и лай) и три неголосовых (шумное дыхание, кашель и фырканье) (рис. 1).

Скуление. Самые длительные (711 ± 502 мс) и относительно высокочастотные звуки, издаваемые через открытый рот, часто усложненные нелинейными феноменами и/или артикуляционными эффектами. Начальная частота (0.53 ± 0.21 кГц) несколько выше конечной (0.49 ± 0.16), максимальная частота (0.66 ± 0.21) несколько ниже пиковой (0.85 ± 0.53 кГц). Нелинейные феномены свидетельствовали о смене режимов в работе голосовых связок (Berry et al., 1996; Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005). В скулениях встречались субгармоники (дополнительные частотные полосы в 1/2, 1/3 и 1/4 основной частоты), детерминированный хаос (равномерное распределение амплитуды звука по звуковому диапазону) и частотные скачки (моментальные сдвиги основной частоты звука). Артикуляционные эффекты свидетельствовали о работе артикуляторов вокального тракта (мягкое небо, челюсти, язык, губы и др.), расположенных выше голосовых связок (Fitch, 2000; Riede et al., 2005). В скулениях встречались волна (многократно повторяющаяся аркообразная моду-

ляция основной частоты), ритмика (короткие разрывы в основной частоте и гармониках звука в виде широкополосных быстро повторяющихся пульсов) и клочкотания (U-образная модуляция основной частоты с резким смещением акустической энергии в область более высоких частот в начале каждого U-образного фрагмента). В пределах одного скуления могло встречаться более одного нелинейного феномена и/или артикуляционного эффекта.

Мычание. Низкоамплитудные звуки с хорошо видимой основной частотой и малозаметными гармониками, которые издаются через нос при закрытом рте. Длительность (347 ± 324 мс) и максимальная основная частота (0.36 ± 0.10 кГц) вдвое ниже, чем в скулениях. Начальная частота (0.28 ± 0.09 кГц) не отличалась от конечной (0.28 ± 0.09), пиковая частота составляла 0.28 ± 0.09 кГц и была значительно ниже максимальной.

Кудахтанье. Короткие звуки (длительность 61 ± 10 мс), в основном с аркообразной модуляцией, издающиеся монотонными сериями, с периодом от начала предыдущего звука до начала последующего 210 ± 50 мс. Пиковая частота (0.76 ± 0.27 кГц) выше максимальной (0.49 ± 0.05), значения начальной (0.38 ± 0.06) и конечной частот (0.39 ± 0.08 кГц) не различаются.

Рычание. Длительный (668 ± 428 мс) низкоамплитудный и низкочастотный звук с обязательным присутствием пульсации частотой от 22 до 35 пульсов в секунду (в среднем 22 ± 3). Часто рычанию предшествовало тональное начало (скуление или мычание). Все значения основной частоты самые низкие среди голосовых звуков: максимальная – 0.23 ± 0.07 кГц, начальная – 0.20 ± 0.05, конечная – 0.18 ± 0.05. Пиковая частота (0.19 ± 0.06 кГц) была значительно ниже максимальной, как и в мычании.

Лай. Короткий (106 ± 16 мс) взрывной высокоамплитудный звук с четкой аркообразной модуляцией основной частоты. Максимальная (1.12 ± 0.12 кГц) и пиковая (1.31 ± 0.40) частота наивысшие среди голосовых звуков, начальная частота (0.86 ± 0.06) значительно выше конечной (0.53 ± 0.08 кГц).

Шумное дыхание. Низкоамплитудные короткие выдохи (42 ± 9 мс), издаваемые монотонными сериями или чередующиеся с кудахтаньем и скулением. Шумное дыхание по структуре было сходно с кудахтаньем, но не содержало голосовой (тональной) компоненты. Период от начала одного звука до начала следующего составлял в среднем 180 ± 40 мс. Пиковая частота (1.00 ± 0.55 кГц) выше, чем в кудахтанье, и самая высокая среди неголосовых звуков. Нижняя, средняя и верхняя квартили составляли 1.17 ± 0.31, 2.62 ± 0.60 и 4.57 ± 0.72 кГц соответственно.

Кашель. Короткий, резкий интенсивный взрывной звук (72 ± 19 мс), который издавался через открытый рот. Пиковая частота (0.85 ± 0.61 кГц) относительно высокая. Нижняя, средняя и верхняя квартили составляли 1.09 ± 0.31, 2.39 ± 0.54 и 4.64 ± 0.86 кГц соответственно.

Фырканье. Низкоамплитудные резкие короткие взрывные выдохи (77 ± 30 мс), издаваемые через нос. Обычное взрывное начало переходило в продолжительный выдох, похожий на «облако» широкополосного шума на спектрограмме. Пиковая частота была очень низкой (0.22 ± 0.05 кГц), так же как и нижняя (0.39 ± 0.23) и средняя (1.42 ± 0.70) квартили, хотя верхняя квартиль

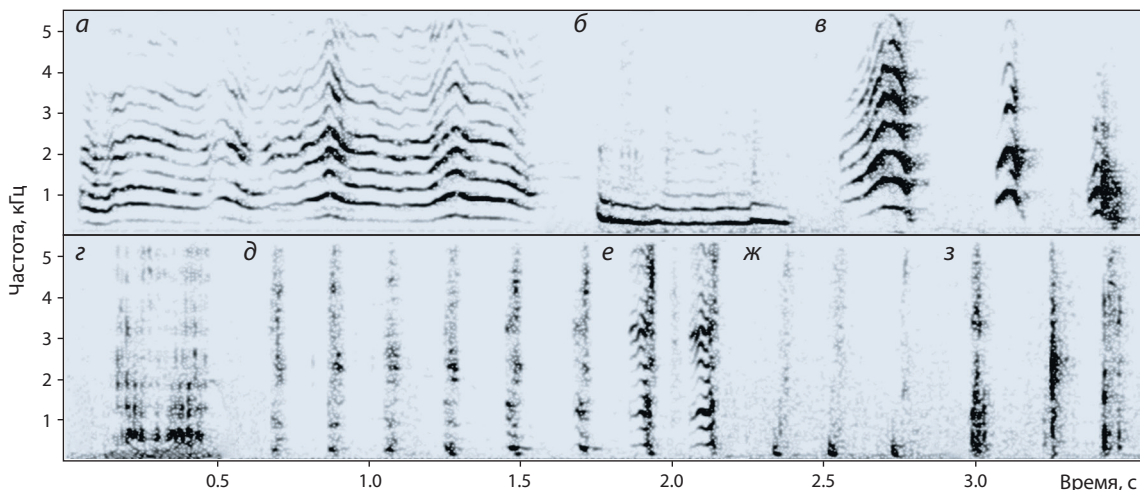


Рис. 1. Спектрограммы восьми типов звуков лисиц: скуление (а), мычание (б), лай (в), рычание (г), шумное дыхание (д), кудаханье (е), фыркание (ж), кашель (з).

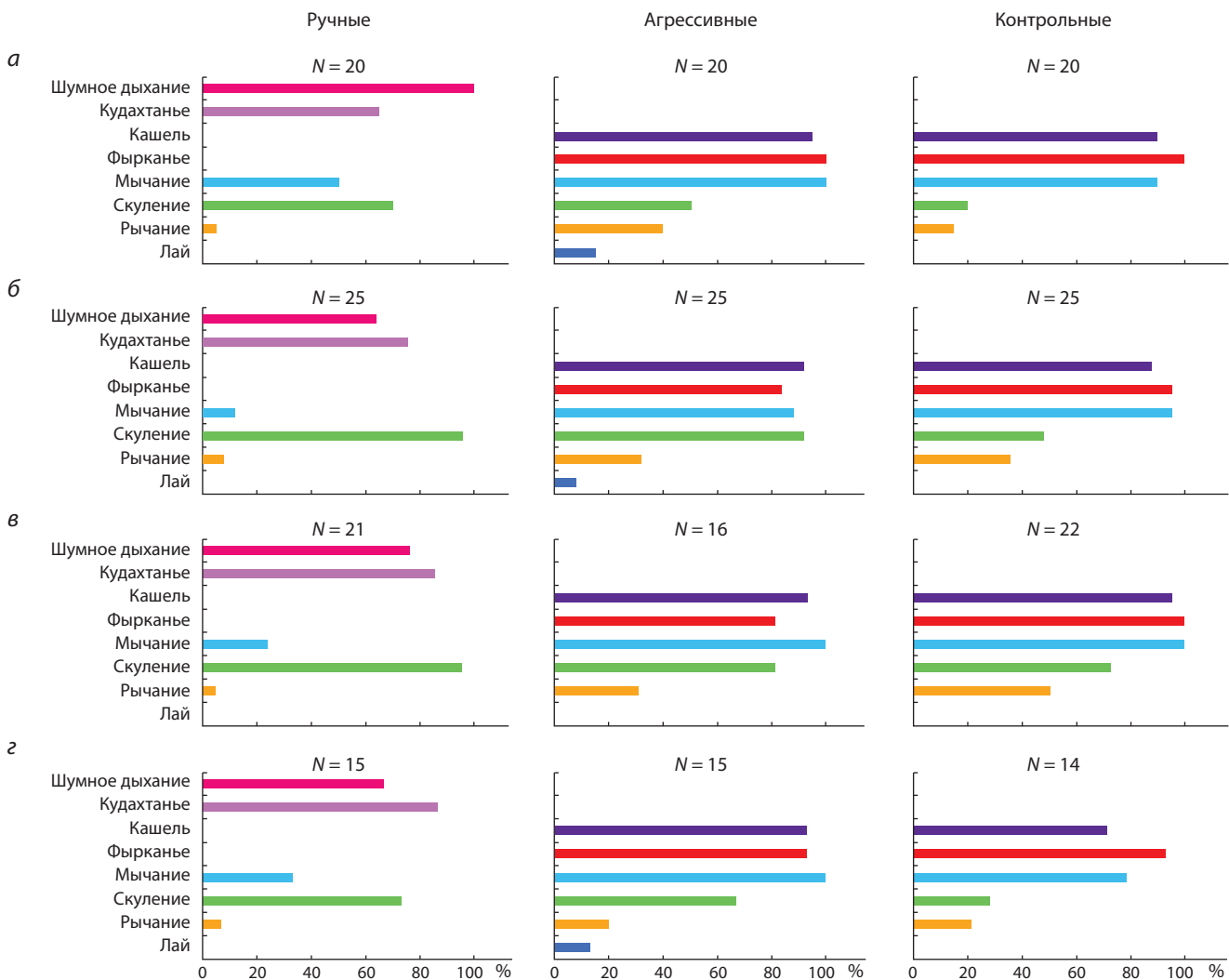


Рис. 2. Процентное соотношение Контрольных, Агрессивных и Ручных лисиц, от которых были записаны звуки каждого типа в различных тестовых процедурах:
а – Провоцирующий тест, самцы; б – Провоцирующий тест, самки; в – тест Приближения–удаления, самки; г – Статичный тест, самки. N – число особей в каждой из групп.

(4.08 ± 0.92 кГц) не отличалась от шумного дыхания и кашля. Распределение энергии по частотному диапазону было ключевым признаком для различения фырканья и кашля.

Вокальные реакции Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц на человека

Для изучения вокальных реакций на человека были использованы записи 52389 звуков, полученных от 25 Ручных, 25 Агрессивных, 25 Контрольных самок лисиц и 20 Ручных, 20 Агрессивных, 20 Контрольных самцов лисиц в результате проведения Провоцирующих тестов; 21 Ручных, 16 Агрессивных, 22 Контрольных самок лисиц в результате проведения тестов Приближения–удаления; 15 Ручных, 15 Агрессивных, 14 Контрольных самок лисиц в результате проведения Статичных тестов (Gogoleva et al., 2013). Воздействие со стороны человека было наибольшим в Провоцирующем тесте, промежуточным – в тесте Приближения–удаления и наименьшим – в Статичном тесте.

Нами обнаружена строгая закономерность между принадлежностью лисиц к той или иной группе и издаваемыми ими разными типами звуков на человека. У лисиц всех трех групп встречались скуление, мычание и рычание (рис. 2). Ни одна из Агрессивных или Контрольных лисиц не издавала кудахтаний и шумного дыхания на человека, ни одна из Ручных не издавала кашля и фырканья. Лай был отмечен только у Агрессивных лисиц (4 самки и 3 самца). Таким образом, набор типов звуков, используемых лисицами в тестах при взаимодействии с человеком, зависел от принадлежности лисицы к одной из трех исследуемых групп и не зависел от ее пола и особенностей тестовой процедуры (см. рис. 2).

Частота следования звуков в течение теста зависела как от рассматриваемой группы ($F_{2,232} = 25.29, p < 0.001$), так и от тестовой процедуры ($F_{2,232} = 3.84, p < 0.05$) и пола лисиц ($F_{1,232} = 5.67, p < 0.05$). Вне зависимости от тестовой процедуры и пола, частота следования звуков всегда была наибольшей у Ручных лисиц, промежуточной – у Агрессивных, и наименьшей – у Контрольных (рис. 3, а). Доля вокальной активности также зависела от исследуемой группы ($F_{2,232} = 26.08, p < 0.001$), тестовой процедуры ($F_{2,232} = 18.61, p < 0.001$) и пола лисиц ($F_{1,232} = 14.36, p < 0.001$). Вне зависимости от тестовой процедуры и пола, доля вокальной активности всегда была наибольшей у Агрессивных лисиц, промежуточной – у Ручных, наименьшей – у Контрольных лисиц (см. рис. 3, б).

Вокальные реакции гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами на человека

Для изучения вокальных реакций гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами на человека были использованы записи 25527 звуков, полученных от 125 самок лисиц из пяти групп: Ручных, Агрессивных, Гибридных, А-беккроссов и Р-беккроссов (по 25 на группу) в результате проведения Провоцирующих тестов (Gogoleva et al., 2009).

Обнаружено, что наборы типов звуков, издаваемых лисицами на человека, различались между группами. Во всех пяти группах присутствовали скуления, мычания и рычания. Фырканье и кашель встречались в основном у Агрессивных и А-беккроссов и отсутствовали у Ручных

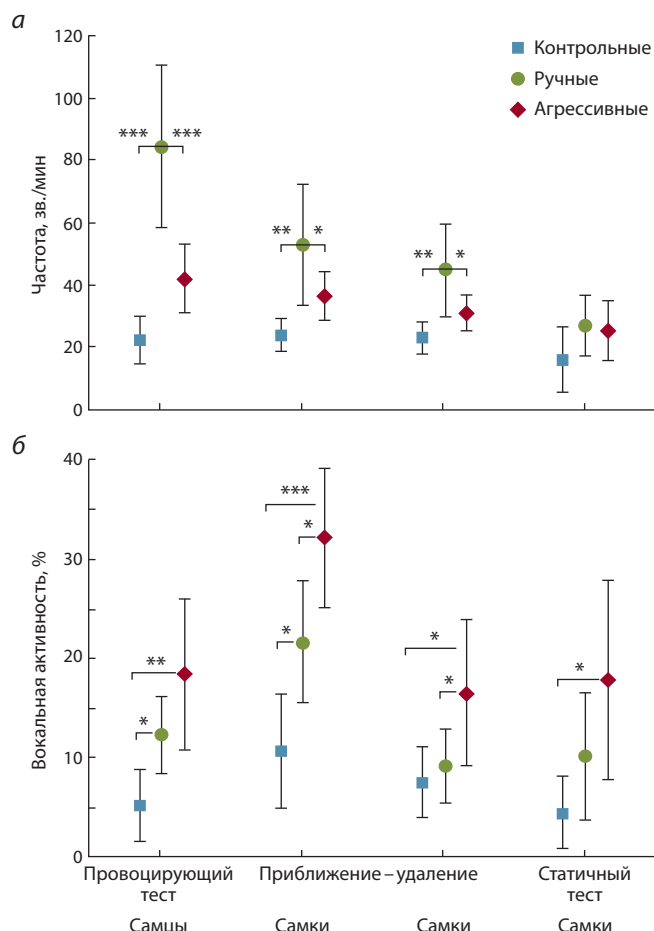


Рис. 3. Вокальное поведение самцов и самок лисиц трех групп при разных тестовых процедурах:

а – частота следования звуков (zv./мин); б – доля вокальной активности (%) от общего времени записи. Центральные точки показывают средние значения, усы – 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмена–Кейлса: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

и Р-беккроссов, тогда как кудахтанье и шумное дыхание издавались Ручными лисицами и отсутствовали у Агрессивных и А-беккроссов. Только у Гибридных лисиц отмечены все типы звуков, кроме лая.

Мы оценили влияние группы на встречаемость звуков разных типов, сравнив число животных в каждой из пяти групп со средним значением (суммарное число лисиц, для которых отмечен данный тип звука, деленное на число групп). Агрессивные и Ручные лисицы особенно сильно различались по использованию звуков разных типов. Число Гибридных лисиц, издающих любой тип звука, не отличалось от среднего значения. Группа А-беккроссов не отличалась от Агрессивных лисиц по использованию звуков разных типов, а число Р-беккроссов, издающих кудахтанье и шумное дыхание, не имело достоверных отличий от среднего значения.

Наибольшее количество лисиц, издающих фырканье и кашель, принадлежало к Агрессивным и А-беккроссам (рис. 4, а). Наибольшее количество лисиц, издающих кудахтанье и шумное дыхание, принадлежало к Ручным. Большая часть Гибридов и Р-беккроссов не издавали эти

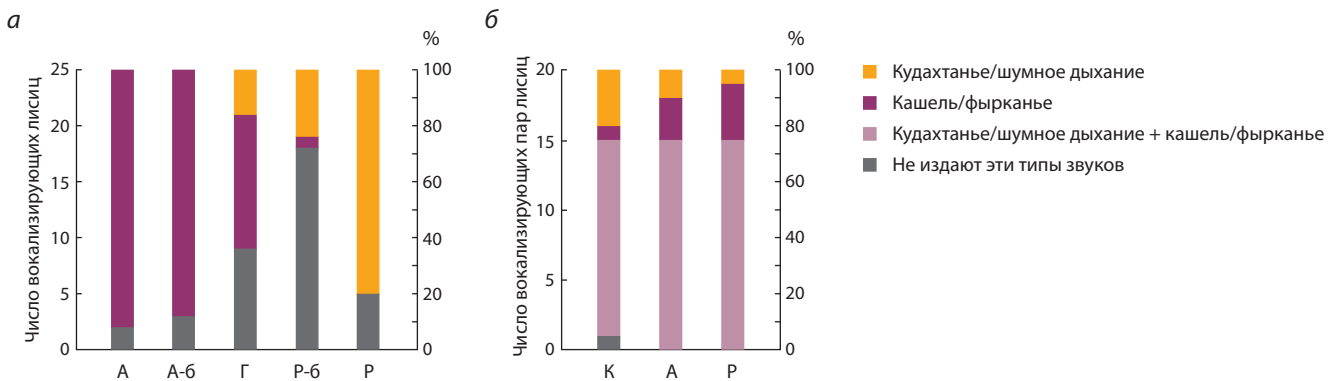


Рис. 4. Число и процентное соотношение лисиц, издававших разные типы криков на человека (а) и на конспецифика (б).

А – Агрессивные лисицы, А-б – А-беккроссы, Г – Гибридные, Р-б – Р-беккроссы, Р – Ручные, К – Контрольные.

четыре типа звуков (см. рис. 4, а). Ни одна лисица не сочетала фырканье и кашель с кудахтаньем и шумным дыханием в наборе звуков, издаваемых на человека.

Вокальные реакции Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц на конспецифика

Для изучения вокальных реакций на конспецифика были использованы записи 21 310 звуков, полученных от 120 самок, разделенных на 60 тестовых пар, из которых 20 пар принадлежали к Ручным, 20 – к Агрессивным и 20 – к Контрольным лисицам, в результате проведения 60 тестов попарного ссаживания лисиц внутри групп (Gogoleva et al., 2010b).

По видеозаписи (без звука) поведение тестовой пары лисиц разделяли на три типа: нейтральное, если обе лисицы не проявляли интереса друг к другу; аффилиативное, если они вели себя дружелюбно; и агонистическое – хотя бы одна лисица вела себя агрессивно. Мы не обнаружили у лисиц никаких новых типов звуков при общении с конспецификами по сравнению с теми, которые они издают при взаимодействии с человеком. Семь из восьми типов звуков, за исключением лая, встречались у всех трех групп лисиц при всех трех типах поведения. Лай был отмечен только у Контрольных лисиц при нейтральном поведении.

Мы оценили влияние группы на встречаемость звуков разных типов, сравнив число пар лисиц, издающих данный тип звука при взаимодействии с конспецификом, в каждой из трех групп со средним значением (суммарное число пар лисиц, издающих данный тип звука, деленное на число групп). Во всех группах число пар лисиц, издающих любой из восьми типов звуков, не отличалось от среднего значения (тест Фишера, $p > 0.05$ для всех сравнений).

Суммарные частоты следования звуков во время агонистического поведения для всех трех групп (59.2, 48.8, 49.4 зв./мин для Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц соответственно) были достоверно выше по сравнению с аффилиативным (36.6, 18.8, 20.8 зв./мин для Ручных, Агрессивных и Контрольных соответственно) и нейтральным (13.8, 9.3, 8.8 зв./мин для Ручных, Агрессивных и Контрольных соответственно) поведением ($p < 0.05$ для всех сравнений, пост-хок тест Ньюмена–Кейлса). При сравнении разных групп только для Ручных лисиц была обнаружена достоверно более высокая суммарная

частота следования звуков по сравнению с Агрессивными при аффилиативном поведении (36.6 и 18.8 зв./мин соответственно, $p < 0.05$, пост-хок тест Ньюмена–Кейлса).

В отличие от взаимодействия с человеком, при внутривидовых взаимодействиях мы не нашли различий в использовании кудахтанья/шумного дыхания и кашля/фырканья между Контрольными, Ручными и Агрессивными лисицами. Число и процентное соотношение пар лисиц, издающих эти типы звуков при взаимодействии с конспецификами, не различались между тремя группами (тест Фишера, $p > 0.05$ для всех сравнений) (см. рис. 4, б). Из 60 протестированных пар 44 пары (73.3 %) издавали как кудахтанье/шумное дыхание, так и кашель/фырканье; 7 пар (11.7 %) издавали кудахтанье/шумное дыхание, но не кашель/фырканье; 8 пар (13.3 %) издавали кашель/фырканье, но не кудахтанье/шумное дыхание; и только одна пара (1.7 %) не издавала эти типы звуков.

Влияние знака и силы эмоционального возбуждения на звуки Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц

Для изучения влияния знака и силы эмоционального возбуждения на звуки Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц были использованы записи 21 523 звуков, полученных от 25 Ручных, 25 Агрессивных и 25 Контрольных самок лисиц в результате проведения тестов Приближения–удаления (Gogoleva et al., 2010a, c).

Ручные лисицы, с одной стороны, и Агрессивные и Контрольные лисицы, с другой, демонстрировали различающиеся динамики встречаемости разных типов звуков в течение теста (рис. 5). У Агрессивных и Контрольных лисиц пропорции звуков разных типов достоверно различались между всеми ступенями теста, а у Ручных лисиц – между всеми ступенями, кроме 4 и 5 (χ^2 -тест, $p < 0.01$ для всех сравнений) (см. рис. 5). У Агрессивных и Контрольных лисиц показатель кашля увеличивался при увеличении воздействия со стороны человека и снижался с его ослаблением, тогда как показатели фырканья и мычания имели обратную тенденцию (см. рис. 5, б, в). У Ручных лисиц при увеличении воздействия со стороны человека увеличивался показатель шумного дыхания и снижался – кудахтанья и скулений (см. рис. 5, а).

Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние ступени теста на частоту следования звуков у Руч-

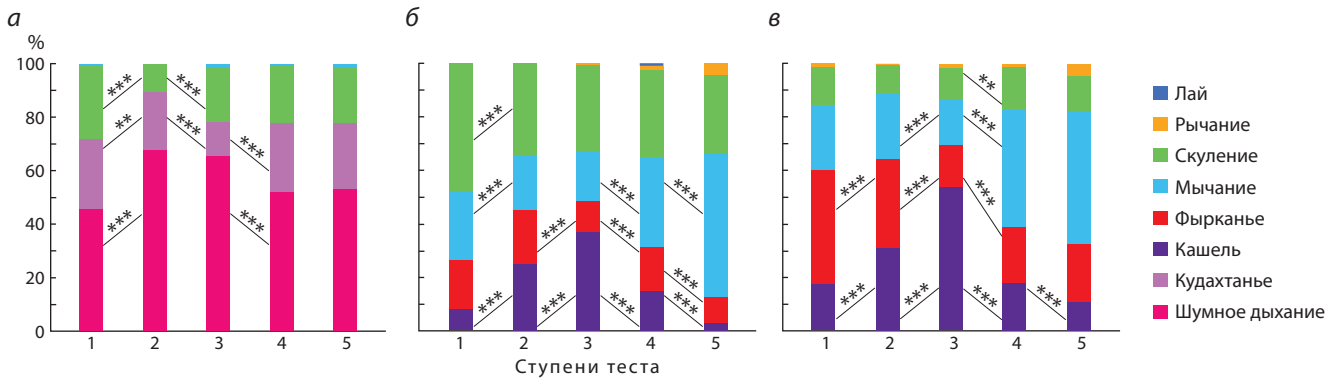


Рис. 5. Процентное соотношение звуков различных типов, изданных на пяти последовательных ступенях теста Приближения–удаления, проведенного с Ручными (а), Агрессивными (б) и Контрольными (в) лисицами.

Результаты сравнения между последовательными ступенями теста с помощью теста Фишера: ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

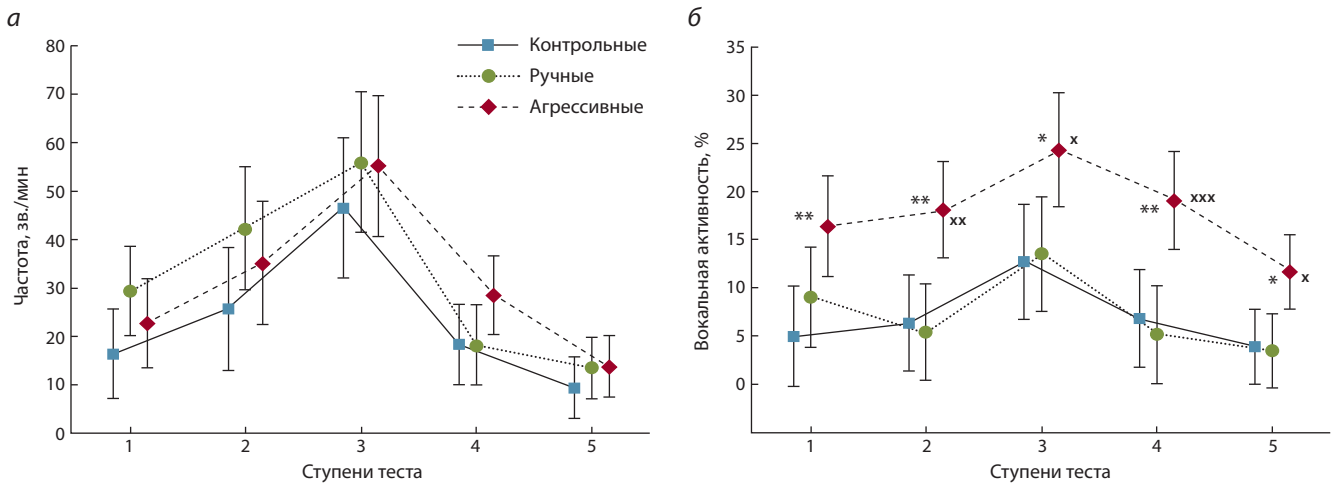


Рис. 6. Вокальное поведение лисиц трех групп на пяти последовательных ступенях теста Приближения–удаления: а – частота следования звуков (зв./мин); б – доля вокальной активности (%) от общего времени записи.

Центральные точки показывают средние значения, усы – 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Тьюке, сравнение Контрольных и Агрессивных лисиц: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, сравнение Ручных и Агрессивных лисиц: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

ных ($F_{4,96} = 9.20, p < 0.001$), Агрессивных ($F_{4,96} = 30.73, p < 0.001$) и Контрольных ($F_{4,96} = 30.55, p < 0.001$) лисиц (рис. 6, а). Все три группы демонстрировали как сходные значения частоты следования звуков, так и сходные тренды их изменений от ступени к ступени теста с минимальными значениями на 1-й и 5-й ступенях и максимальными на 3-й ступени (см. рис. 6, а). Сравнение между группами не выявило достоверных различий ($F_{2,72} = 1.62, p = 0.21$).

Характер изменения доли вокальной активности совпадал с таковым суммарной частоты следования звуков, возрастая между ступенями 1 и 3 и снижаясь между ступенями 3 и 5 (см. рис. 6, б). Дисперсионный анализ повторных измерений выявил достоверное влияние ступени теста на долю вокальной активности у Ручных ($F_{4,96} = 7.65, p < 0.001$), Агрессивных ($F_{4,96} = 10.12, p < 0.001$) и Контрольных ($F_{4,96} = 6.49, p < 0.001$) лисиц. Сравнение между группами показало достоверные различия ($F_{2,72} = 8.68, p < 0.001$): значения доли вокальной активности у Ручных и Контрольных лисиц были достоверно ниже, чем у Агрессивных и не различались между собой (см. рис. 6, б).

Для каждой ступени теста мы подготовили слитые звуки путем вырезания посторонних шумов и всех пауз между всеми звуками данной ступени: по пять слитых звуков для каждой лисицы. Дисперсионный анализ повторных измерений для слитых звуков выявил достоверное влияние ступени теста на пиковую частоту у Агрессивных ($F_{4,92} = 6.96, p < 0.001$) и Контрольных ($F_{4,96} = 8.26, p < 0.001$) лисиц, но не у Ручных ($F_{4,80} = 1.42, p = 0.23$). У Агрессивных и Контрольных лисиц значения возрастали между ступенями 1 и 3 и снижались между ступенями 3 и 5, тогда как у Ручных они были высокими уже на 1-й ступени и постепенно снижались к 5-й ступени. Значения нижней, средней и верхней квартилей слитых звуков у трех групп менялись аналогично пиковой частоте.

Таким образом, знак эмоций отражался в используемых типах криков: Ручные лисицы издавали кudahтанье и шумное дыхание, тогда как Агрессивные и Контрольные – кашель и фырканье. Высокое и низкое возбуждение у лисиц отражалось не в акустической структуре звуков,

а в частоте следования звуков и в соотношении времени вокализации, причем однонаправленно у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц.

Обсуждение

В результате исследований был детально описан репертуар звуков, которые издают на человека обыкновенные лисицы в неволе. Показано, что доместикация не изменяет вокального поведения лисиц по отношению к конспецифичным особям. Однако по отношению к человеку вокальное поведение Ручных лисиц сильно отличалось от поведения Агрессивных и Контрольных и не зависело от пола лисиц и степени воздействия со стороны человека. На основании типов криков, используемых лисицами разных групп по отношению к человеку, были выявлены вокальные индикаторы дружелюбного и агрессивного поведения. Обнаружены универсальные для млекопитающих вокальные индикаторы степени эмоционального возбуждения, не зависящие от знака эмоций. Выявлены характеристики вокального поведения, связанные со знаком эмоций, позитивным или негативным. Разработан простой и эффективный метод оценки уровня дискомфорта животного на основе «слитых звуков», которые учитывают характеристики всех звуков, изданных животным независимо от структуры этих звуков.

Главная особенность использованной нами классификации типов звуков лисиц состояла в привлечении современных подходов для описания звуков, основанных на концепции механизмов звукопродукции, нелинейных вокальных феноменов (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002; Володин и др., 2005) и артикуляционных эффектов (Shipley et al., 1991; Beckers et al., 2004; Riede et al., 2005). У лисиц скуления часто содержат нелинейные феномены и артикуляционные эффекты, сильно меняющие звучание этого типа звука. В предшествующих исследованиях (Cohen, Fox, 1976; Tembrock, 1976; Newton-Fisher et al., 1993) каждый вариант рассматривался как отдельный тип звука, однако современные подходы позволили нам объединить все многочисленные варианты скуления в единый тип звука. Скуления встречались у всех без исключения групп лисиц, включая гибридов и беккроссов (Gogoleva et al., 2008, 2009). Была обнаружена достоверная отрицательная корреляция между балльной оценкой поведения особи по отношению к человеку и пропорцией скулений, содержащих нелинейные феномены или артикуляционные эффекты (Gogoleva et al., 2009).

Детальное сравнение предложенной нами классификации звуков лисиц с описаниями разных типов звуков обыкновенной лисицы (Cohen, Fox, 1976; Tembrock, 1976; Мовчан, Орлова, 1990; Newton-Fisher et al., 1993), американского корсака *Vulpes velox* (Darden, Dabelsteen, 2006) и песца *Alopex lagopus* (Сафронов и др., 1979; Овсяников и др., 1988), сделанных на базе исследований как в природе, так и в неволе, показало, что выделенные нами восемь типов звуков были ранее отмечены у этих видов псовых. Лисицы в неволе никогда не издавали на человека сериальный лай, который является наиболее заметной вокализацией лисиц и песца в природе, однако для оценки биологического смысла этих различий необходимо проведение дополнительных исследований лисиц разных групп

также в репродуктивный период и во время выращивания детенышей.

Во всех тестовых процедурах, вне зависимости от пола лисиц, два типа вокализаций – кудахтанье и шумное дыхание – издавали на человека только Ручные лисицы, и ни одна Контрольная или Агрессивная, что позволяет считать эти типы звуков вокальными индикаторами дружелюбного отношения к человеку. Напротив, фырканье и кашель издавали на человека только Контрольные и Агрессивные лисицы, и ни одна Ручная. Следовательно, эти типы звуков можно считать вокальными индикаторами агрессивности. Наши результаты показали, что при общении с человеком Контрольные и Агрессивные лисицы использовали одни и те же наборы звуков, тогда как Ручные – совершенно другие. Отбор на агрессивность не повлиял на вокальное поведение лисиц, так как не только не элиминировал, а, наоборот, усилил негативное эмоциональное отношение к людям. В противоположность этому отбор Ручных лисиц на эмоционально-положительное отношение к людям оказал очень сильное влияние на набор звуков, адресованных человеку. Сходство используемых типов криков и показателей вокальной активности лисиц внутри каждой из трех исследуемых групп при разных тестовых процедурах подтверждает генетическую основу их вокального поведения.

Мы обнаружили, что селекционированные по поведению Ручные и Агрессивные лисицы тратили на вокальную активность больше времени, чем Контрольные. Это подтверждает гипотезу Дж. Коэна и М. Фокса (Cohen, Fox, 1976), что в процессе доместикации домашней собаки был снят блок «на молчаливость», который присутствует у диких псовых для того, чтобы не привлекать хищников и не отпугивать потенциальную добычу. Другая гипотеза, предложенная Н. Никастро и М. Оуреном (Nicastro, Owen, 2003), предполагает, что возрастание доли вокальной активности в процессе доместикации – это результат неявного отбора, осуществляемого человеком, который проявлял большую заботу о более активно вокализирующих животных.

Интересно, что лай был самой редкой вокализацией и отмечен только у Агрессивных лисиц. В отличие от собак, которые общаются с людьми с помощью лая и скулений (Yin, 2002; Yin, McCowan, 2004; Чулкина и др., 2006; Pongrácz et al., 2006; Володин и др., 2007), доместичированные лисицы для общения с человеком предпочитают другие типы вокализаций – кудахтанье и шумное дыхание. Следовательно, сама по себе доместикация псовых не приводит к увеличению использования лая, и выбор типов звуков при общении с человеком диктуется не только эффектами доместикации, но и видовыми особенностями.

Гибриды между Ручными и Агрессивными лисицами издавали на человека звуки, связанные либо с дружелюбием, либо с агрессивностью. В ряду групп «Агрессивные – А-беккроссы – Гибридные – Р-беккроссы – Ручные» типы звуков, связанные с агрессивностью, постепенно замещались на связанные с дружелюбием. Гибридные лисицы были единственной группой, в которой встречались все индикаторные типы звуков. Вокальные индикаторы служили дискретными фенотипическими признаками,

поскольку не было ни одной лисицы, которая одновременно издавала бы на человека звуки, связанные как с дружелюбием, так и с агрессивностью.

Вокальное поведение на человека у Р-беккроссов сильнее отличалось от такового у Ручных лисиц, чем у А-беккроссов от Агрессивных лисиц. Это могло быть связано с различным влиянием селекции на дружелюбие и на агрессивность на уровне кортизола у лисиц. Отбор на дружелюбие привел к снижению базального уровня кортизола у Ручных лисиц по сравнению с Контрольными в 4 раза (Trut, 1999; Трут и др., 2004; Оськина и др., 2008). Напротив, селекция на снижение уровня страха и агрессивность не влияла на эндокринную систему, и базальный уровень кортизола в крови остается одинаковым у Агрессивных и Контрольных лисиц (Gulevich et al., 2004; Оськина и др., 2008).

В отличие от вокального поведения по отношению к человеку, при взаимодействии с конспецификами Контрольные, Ручные и Агрессивные лисицы демонстрировали больше сходства, нежели различий, и в вокализациях, сопутствующих каждому типу поведения, и в соотношениях между тремя типами поведения. Вокальные индикаторы дружелюбия, отсутствующие у Агрессивных лисиц по отношению к человеку, остаются незатронутыми по отношению к конспецификам, несмотря на направленный отбор на агрессивность. Это же верно для вокальных индикаторов агрессивности у Ручных лисиц. Полученные результаты свидетельствуют, что продукция вокальных индикаторов дружелюбия и агрессивности зависит от отношения лисицы к человеку – позитивного или негативного, т. е. является вторичной по отношению к наследственной тенденции лисиц реагировать позитивно или негативно на приближение человека.

Различия между группами лисиц в использовании кудахтанья/шумного дыхания и кашля/фыркания по отношению к человеку и конспецификам подтверждают, что лисицы, независимо от их принадлежности к какой-то группе, не рассматривают человека как конспецифика. В присутствии человека Ручные лисицы издают больше affiliативных вокализаций, потому что процесс доместикации, вероятно, привел к ассоциированному с affiliативными вокализациями внутреннему состоянию в присутствии человека. Агрессивные лисицы демонстрируют повышенную предрасположенность к негативному внутреннему состоянию в присутствии человека и, следовательно, издают больше агрессивных вокализаций. Наши данные согласуются с гипотезой К. Лорда с соавторами (Lord et al., 2009), что частота издавания лая у домашних собак возросла, поскольку доместикация привела к увеличению количества ситуаций, в которых внутреннее состояние животного ассоциировано с продуцируемым лаем.

При изменении дистанции между животным и человеком частота следования криков и доля вокальной активности менялись сходным образом у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц. Таким образом, эти два акустических параметра отражали степень эмоционального возбуждения независимо от знака эмоции (положительного или отрицательного) и могут рассматриваться как универсальные индикаторы эмоционального возбуждения

серебристо-черных лисиц. В то же время динамика значений частоты максимальной амплитуды слитых звуков и динамика пропорций различных типов звуков сильно различались между группами лисиц, что позволяет предположить их связь со знаком эмоции.

Слитые звуки, объединяющие все звуки, изданные вокальной лисицей в пределах данной ступени теста, позволили нам принять в расчет акустические характеристики всех звуков независимо от их структуры, тональной или широкополосной. Акустические характеристики слитых звуков лучше отражали изменения эмоционального возбуждения лисиц, чем характеристики отдельных типов звуков, так как позволяли учитывать изменения пропорций звуков разных типов (Gogoleva et al., 2010a,c; Zaytseva et al., 2017). Поскольку разные типы звуков сильно отличались друг от друга по энергетическим характеристикам, слитые звуки отражали тенденцию животного использовать звуки с более высокими значениями энергетических параметров при усилении воздействия со стороны человека. Например, издавать больше кашлей и меньше фырканий.

Доля вокальной активности, суммирующая длительность всех звуков, изданных в пределах определенной ступени теста, позволила оценить время, которое животное тратило на вокальную активность. Этот параметр может представлять интегральную характеристику изменений нескольких временных параметров (длительность звуков, длительность пауз между последовательными звуками, частота следования звуков), сопутствующих изменениям эмоционального возбуждения, связанного с состоянием дискомфорта. Частота следования звуков и доля вокальной активности связаны со степенью эмоционального возбуждения и дискомфорта у многих видов млекопитающих (Володин и др., 2009; Briefer, 2012). Мы предположили, что эти вокальные параметры могут представлять собой универсальные для всех млекопитающих и для звуков любой структуры индикаторы степени эмоционального возбуждения.

Характер изменений значений пиковой частоты слитых звуков различался между Ручными и Агрессивными лисицами. Эти различия являются скорее индикатором знака эмоции, нежели уровня эмоционального возбуждения, и могут быть связаны с использованием Ручными и Агрессивными лисицами разных типов звуков при взаимодействии с человеком. Так, шумное дыхание и кудахтанье издавались исключительно Ручными лисицами, а мычание, кашель и фыркание – исключительно Агрессивными. Шумное дыхание, кудахтанье и кашель имеют высокие частоты максимальной амплитуды, тогда как частоты максимальной амплитуды мычания и фыркания гораздо более низкие (Gogoleva et al., 2008). Следовательно, процентное соотношение между этими типами звуков влияло на частоту максимальной амплитуды слитых звуков. Таким образом, пропорции различных типов звуков были наиболее надежными акустическими индикаторами знака эмоции у лисиц.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 14-14-00237).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикиации. Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981;53-66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор. Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Л.: Наука, 1983;266-277.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора. Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989;155-169.
- Володин И.А., Володина Е.В., Гоголева С.С., Доронина Л.О. Индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека. Журн. общ. биологии. 2009;70(3):210-224.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих. Журн. общ. биологии. 2005;66(4):346-362.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. Нелинейные феномены, определяющие высокую структурную изменчивость скулеи домашней собаки *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae). Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2007;112(4):11-17.
- Мовчан В.Н., Орлова И.Н. Выявление информативных признаков ритмически организованных звуковых сигналов лисицы (*Vulpes vulpes*). Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1990;26(3):398-404.
- Овсяников Н.Г., Рутовская М.В., Менюшина И.Е., Непринцева Е.С. Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар звуковых реакций. Зоол. журн. 1988;67(9):1371-1380.
- Оськина И.Н., Гербек Ю.Э., Шихевич С.Г., Плюснина И.З., Гулевич Р.Г. Изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и иммунной систем при отборе животных на доместикиационное поведение. Информ. вестн. ВОГиС. 2008;12(1/2):39-49.
- Сафронов О.В., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Смирин В.М. Акустический репертуар песца. Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979;160-161.
- Трут Л.Н. Генетика и феногенетика доместикиационного поведения. Вопросы общей генетики. М.: Наука, 1981:323-332.
- Трут Л.Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии. Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000;7-21.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте. Информ. вестн. ВОГиС. 2007;11(2):273-289.
- Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н. Эксперимент по доместикации лисиц и дискуссионные вопросы эволюции собак. Генетика. 2004;40(6):794-807.
- Харламова А.В., Чейз К., Ларк К.Г., Трут Л.Н. Сопоставление вариации параметров скелетной системы лисиц (*Vulpes vulpes*), отбираемых по поведению, и собак (*Canis familiaris*). Информ. вестн. ВОГиС. 2008;12(1/2):32-38.
- Чулкина М.М., Володин И.А., Володина Е.В. Индивидуальная, половая и межпородная изменчивость лая домашней собаки, *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae). Зоол. журн. 2006;85(4):544-555.
- Beckers G.J.L., Nelson B.S., Suthers R.A. Vocal-tract filtering by lingual articulation in a parrot. Curr. Biol. 2004;14:1592-1597.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication. J. Hered. 1979;70:301-308.
- Berry D.A., Herzog H., Titze I.R., Story B.H. Bifurcations in excised larynx experiments. J. Voice. 1996;10:129-138.
- Briefer E.F. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence. J. Zool. 2012;288:1-20.
- Cohen J.A., Fox M.W. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication. Behav. Process. 1976;1:77-92.
- Darden S.K., Dabelsteen T. Ontogeny of swift fox *Vulpes velox* vocalizations: production, usage and response. Behaviour. 2006;143:659-681.
- Fitch W.T. The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: Comparative cineradiographic observations of vocalizing animals. Phonetica. 2000;57:205-218.
- Fitch W.T., Neubauer J., Herzog H. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. Anim. Behav. 2002;63:407-418.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Kind granddaughters of angry grandmothers: The effect of domestication on vocalization in cross-bred silver foxes. Behav. Process. 2009;81(3):369-375.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Sign and strength of emotional arousal: Vocal correlates of positive and negative attitudes to humans in silver foxes (*Vulpes vulpes*). Behaviour. 2010a;147:1713-1736.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Vocalization toward conspecifics in silver foxes (*Vulpes vulpes*) selected for tame or aggressive behavior toward humans. Behav. Process. 2010b;84:547-554.
- Gogoleva S.S., Volodina E.V., Volodin I.A., Kharlamova A.V., Trut L.N. The gradual vocal responses to human-provoked discomfort in farmed silver foxes. Acta Ethol. 2010c;13(2):75-85.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Explosive vocal activity for attracting human attention is related to domestication in silver fox. Behav. Process. 2011;86:216-221.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Effects of selection for behavior, human approach mode and sex on vocalization in silver fox. J. Ethol. 2013;31(1):95-100.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Trut L.N. To bark or not to bark: Vocalization in red foxes selected for tameness or aggressiveness toward humans. Bioacoustics. 2008;18(2):99-132.
- Gulevich R.G., Oskina I.N., Shikhevich S.G., Fedorova E.V., Trut L.N. Effect of selection for behavior on pituitary-adrenal axis and proopiomelanocortin gene expression in silver foxes (*Vulpes vulpes*). Physiol. Behav. 2004;82:513-518.
- Hare B., Plyusnina I., Ignacio N., Schepina O., Stepika A., Wrangham R., Trut L. Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated byproduct of experimental domestication. Curr. Biol. 2005;16:226-230.
- Kharlamova A.V., Trut L.N., Carrier D.R., Chase K., Lark K.G. Genetic regulation of canine skeletal traits: trade-offs between the hind limbs and forelimbs in the fox and dog. Integr. Comp. Biol. 2007;47(3):373-381.
- Kukekova A.V., Acland G.M., Oskina I.N., Kharlamova A.V., Trut L.N., Chase K., Lark K.G., Erb H.N., Aguirre G.D. The genetics of domesticated behavior in canids: what can dogs and silver foxes tell us about each other. The Dog and its Genome. N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2006;515-537.
- Kukekova A.V., Oskina I.N., Kharlamova A.V., Chase K., Temnykh S.V., Johnson J.L., Pivovarova I.V., Shepeleva D.V., Vladimirova A., Semenova T.I., Gulievich R.G., Schikhevich S.G., Graphodatsky A.S., Aguirre G.D., Erb H.N., Lark K.G., Acland G.M., Trut L.N. Fox farm experiment: hunting for behavioral genes. Informatsionnyy vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeders. 2008a;12(1/2):50-62.
- Kukekova A.V., Trut L.N., Chase K., Shepeleva D.V., Vladimirova A.V., Kharlamova A.V., Oskina I.N., Stepika A., Klebanov S., Erb H.N., Acland G.M. Measurement of segregating behaviors in experimental silver fox pedigrees. Behav. Genet. 2008b;38:185-194.
- Kukekova A.V., Trut L.N., Oskina I.N., Johnson J.L., Temnykh S.V., Kharlamova A.V., Shepeleva D.V., Gulievich R.G., Shikhevich S.G., Graphodatsky A.S., Aguirre G.D., Acland G.M. A meiotic linkage map of the silver fox, aligned and compared to the canine genome. Genome Res. 2007;17:387-399.
- Kukekova A.V., Trut L.N., Oskina I.N., Kharlamova A.V., Shikhevich S.G., Kirkness E.F., Aguirre G.D., Acland G.M. A marker set for construction of a genetic map of the silver fox (*Vulpes vulpes*). J. Hered. 2004;95:185-194.

- Lindberg J., Björnerfeldt S., Bakken M., Vila C., Jazin E., Saetre P. Selection for tameness modulates the expression of heme related genes in silver foxes. *Behav. Brain Funct.* 2007;3:18. DOI 10.1186/1744-9081-3-18.
- Lord K., Feinstein M., Coppinger R. Barking and mobbing. *Behav. Proc.* 2009;81:358-368.
- McComb K., Taylor A.M., Wilson C., Charlton B.D. The cry embedded within the purr. *Curr. Biol.* 2009;19:R507-R508.
- Molnár C., Pongrácz P., Dóka A., Miklósi Á. Can humans discriminate between dogs on the base of the acoustic parameters of barks? *Behav. Process.* 2006;73:76-83.
- Monticelli P.F., Ades C. Bioacoustics of domestication: Alarm and courtship calls of wild and domestic canines. *Bioacoustics.* 2011; 20(2):169-192.
- Newton-Fisher N., Harris S., White P., Jones G. Structure and function of red fox (*Vulpes vulpes*) vocalizations. *Bioacoustics.* 1993;5:1-31.
- Nicastro N. Perceptual and acoustic evidence for species-level differences in meow vocalizations by domestic cats (*Felis catus*) and African wild cats (*Felis silvestris lybica*). *J. Comp. Psychol.* 2004;118: 287-296.
- Nicastro N., Owren M.J. Classification of domestic cat (*Felis catus*) vocalizations by naïve and experienced human listeners. *J. Comp. Psychol.* 2003;117:44-52.
- Oskina I.N. Analysis of the functional state of the pituitary-adrenal axis during postnatal development of domesticated silver foxes (*Vulpes vulpes*). *Scientificur.* 1996;20:159-161.
- Plyusnina I., Oskina I., Trut L. An analysis of fear and aggression during early development of behavior in silver foxes (*Vulpes vulpes*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1991;32:253-268.
- Pongrácz P., Miklósi Á., Molnár C., Csányi V. Human listeners are able to classify dog (*Canis familiaris*) barks recorded in different situations. *J. Comp. Psychol.* 2005;119:136-144.
- Pongrácz P., Molnár C., Miklósi Á. Acoustic parameters of dog barks carry emotional information for humans. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2006;100:228-240.
- Popova N., Voitenko N., Kukikov A., Avgustinovich D. Evidence for the involvement of central serotonin in the mechanism of domestication of silver foxes. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 1991;40: 751-756.
- Riede T., Bronson E., Hatzikirou H., Ziberbuhler K. Vocal production mechanisms in a non-human primate: morphological data and a model. *J. Human Evol.* 2005;48:85-96.
- Sablin M.V., Khlopachev G.A. The earliest ice age dogs: evidence from Eliseevichi I. *Curr. Anthropol.* 2002;43:795-799.
- Shiple C., Carterette E.C., Buchwald J.S. The effect of articulation on the acoustical structure of feline vocalization. *J. Acoust. Soc. Am.* 1991;89:902-909.
- Tchernov E., Valla F.F. Two new dogs, and other Natufian dogs, from the southern Levant. *J. Archaeol. Sci.* 1997;24:65-95.
- Tembrock G. Canid vocalizations. *Behav. Process.* 1976;1:57-75.
- Trut L.N. Early canid domestication: the farm-fox experiment. *Am. Sci.* 1999;87:160-169.
- Trut L.N., Oskina I.N., Kharlamova A.V. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays.* 2009;31: 349-360.
- Trut L.N., Plyusnina I.Z., Kolesnikova L.A., Kozlova O.N. Interhemispherical neurochemical differences in brains of silver foxes selected for behavior and the problem of directional asymmetry. *Russ. J. Genet.* 2000;36:776-780.
- Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics.* 1998;9:171-196.
- Yin S. A new perspective on barking in dogs (*Canis familiaris*). *J. Comp. Psychol.* 2002;116:189-193.
- Yin S., McCowan B. Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification. *Anim. Behav.* 2004;68:343-355.
- Zaytseva A.S., Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Discomfort-related changes in pup ultrasonic calls of fat-tailed gerbils *Pachyuromys duprasi*. *Bioacoustics.* 2017;26:1-13.