

**ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им.
А.Н.Северцова
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**

Проблемы исследований домашней собаки

**Учебно-научный центр
«Экспериментальный питомник собак отечественных пород»
ИПЭЭ им.А.Н.Северцова РАН - МГУ им. М.В.Ломоносова**

**Москва
2006**

Проблемы исследований домашней собаки. Материалы совещания. / Отв. ред.

А.В.Шубкина, ИПЭЭ им. А.Н.Северцова РАН, Москва, 2006, 158 с. ISBN 5-87317-343-5

В сборнике представлены переработанные материалы докладов, заслушанных на совещании «Проблемы исследований домашней собаки», которое состоялось в ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН (Москва, 12-14 апреля 2006 г.). Материалы посвящены обсуждению современного статуса и направлениям исследования домашней собаки (*Canis familiaris*) как вида, не имеющего аналогов среди других млекопитающих и обладающего рядом уникальных видовых черт. Обсуждаются вопросы, связанные с происхождением, эволюцией и формированием существующего разнообразия форм и пород домашней собаки, значение и перспективы развития имеющихся акустических, поведенческих, генетических, морфологических, популяционных исследований.

Для зоологов, физиологов, экологов, специалистов по поведению, а также для широкого круга любителей собак.

Рецензент: д.б.н. Наумова Е. И.

Ответственный редактор: Шубкина А.В.

Редакционная коллегия: д.б.н. профессор Северцов А. С.

к.б.н. Шубкина А.В.

Чулкина М.М.

Совещание проведено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
согласно проекту № 06-04-58027-г.



ISBN 5-87317-343-5

© ИПЭЭ им. А.Н.Северцова РАН, 2006

Вокальное поведение домашней собаки: механизмы, функции и эволюция

И. А. Володин^{1,2}, Е. В. Володина²

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва
119992

²Московский зоопарк, Москва 123242

e-mail volodinsvoc@mail.ru

Домашняя собака *Canis familiaris* - традиционный объект биологических исследований и один из самых распространенных видов лабораторных животных, морфология и физиология которого изучены очень хорошо (к примеру, Западнюк и др., 1983). По сравнению с дикими псовыми, поведение домашней собаки гораздо доступнее для изучения, поскольку это многочисленный вид, живущий рядом с человеком. Поэтому можно было ожидать, что о вокальном поведении, структуре и функциях звуков домашней собаки уже известно практически все. Однако, в отличие от таких диких псовых, как серый волк *Canis lupus*, гиеновая собака *Lycan pictus* или красный волк *Siop alpinus*, для домашней собаки не сделано даже детального описания вокального репертуара (к примеру, Schassburger, 1987; Никольский, Фромольт, 1989; Wilden, 1997; Robbins, 2000; Володин и др., 2001). На наш взгляд, причина плохой изученности вокального поведения домашней собаки связана с очень высокой внутривидовой изменчивостью как структуры криков, так и их использования в разных ситуациях.

Во-первых, это определяется очень сильными различиями в размерах и пропорциях лицевого черепа и гортани между породами собак в результате радиации структурных признаков в процессе доместикации. Поэтому даже внутри одного структурного типа криков - к примеру, лая, будет обнаруживаться значительная межпородная изменчивость. То же самое справедливо и для других типов криков (Riede, Fitch, 1999; Yin, McCowan, 2004; Чулкина и др., 2006).

Во-вторых, структура звуков собак очень сильно усложнена из-за постоянного использования нелинейных вокальных феноменов и способности собак кричать на двух частотах одновременно (Володин и др., 2005). Методические подходы для анализа этих структурных особенностей в звуках животных были разработаны только во второй половине 90-х годов XX столетия (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002; Володин и др., 2005). В более ранних работах исследователи были вынуждены классифицировать крики одного и того же типа как различные просто из-за появления или отсутствия в них нелинейных феноменов. По этой же причине часть криков вообще исключали из анализа как нетипичные или рассматривали как звуки переходной структуры между разными типами (к примеру, Cohen, Fox, 1976; Tembrock, 1976).

В-третьих, детальный анализ встречаемости криков в разных ситуациях очень сложен поскольку домашние собаки с легкостью подстраивают свои крики под желания хозяев. Очень трудно создать ситуацию, которую разные собаки воспринимали бы как одинаковую. Это связано как с породными различиями в темпераменте (возбудимости и устойчивости нервной системы) и реактивности (скорости реакции на стимул), так и с различиями в воспитании и биографии каждой конкретной собаки.

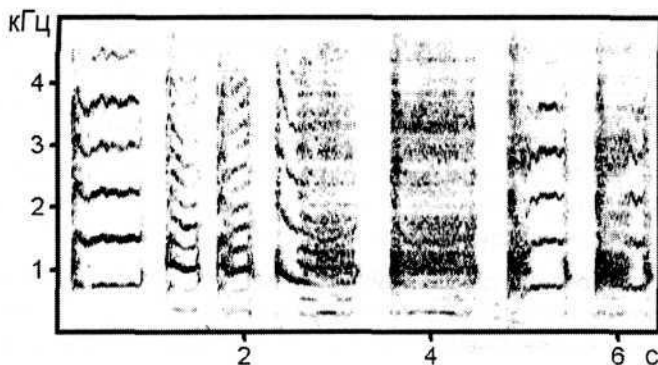
Несмотря на все эти сложности, в последние годы наблюдается значительный рост интереса к вокальному поведению домашней собаки. Прежде всего, этот интерес связан с разработкой новых методов анализа структуры криков с привлечением понятий нелинейной динамики и механизмов звукопродукции у млекопитающих. А поскольку анатомия гортани и вокального тракта домашних собак хорошо изучена (к примеру, Gaskell, 1974; Moore et al., 1987; Riede, Fitch, 1999), этот вид сейчас является одним из излюбленных модельных объектов физиологических экспериментов по изучению механизмов звукопродукции и факторов, влияющих на появление нелинейных феноменов в звуках млекопитающих (Solomon et al., 1995; Berry et al., 1996; Fitch, 2000; Riede et al., 2001; Tokuda et al., 2002).

Цель данного обзора - обобщить сведения о структурной изменчивости и функциональном значении звуков домашних собак, полученные в результате недавних исследований вокального поведения этого вида, а также, используя эти данные, обсудить некоторые аспекты влияния доместикиции на звуковую активность домашних собак по сравнению с предковой формой - серым волком.

Механизмы звукопродукции и структурная изменчивость звуков домашних собак

В экспериментальных физиологических исследованиях было показано, что огромное разнообразие структуры издаваемых собаками звуков может обеспечиваться за счет работы одних только голосовых связок (Solomon et al., 1995; Berry et al., 1996). Небольшие изменения в натяжении связок или в давлении воздуха под голосовой щелью могли приводить к скачкообразным изменениям режима функционирования голосового источника и появлению в звуках нелинейных феноменов: детерминированного хаоса (шумовых фрагментов), субгармоник и частотных скачков. Подробное описание нелинейных феноменов в звуках домашних собак приведено ранее (Володин и др., 2005; Володин, Володина, 2006). Эти явления проиллюстрированы на рисунке 1, где приведены спектрограммы скулений одной таксы. Видно, что структура скулений постоянно меняется за счет включения и выключения хаотических фрагментов и субгармоник.

Рис. 1. Спектрограмма семи скулений одной таксы. Первый крик чисто тональный и не содержит нелинейных феноменов; второй и третий несут субгармоники; в четвертом происходит последовательный переход от тонального режима к субгармоническому хаотическому; пятый, шестой и седьмой крики содержат хаос, причем в двух последних криках он разрывается тональными фрагментами («частотными окнами»).



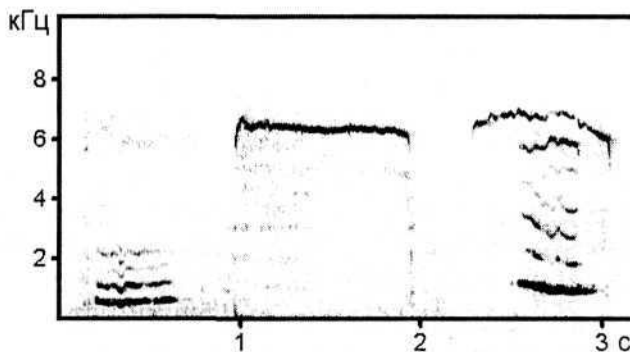
Таким образом, можно утверждать, что существует общность между криками, которые выглядят и звучат совершенно по-разному, от чисто тональных до чисто шумовых, поскольку их объединяет общий механизм звукопродукции. В более ранних исследованиях такие крики, как правило, при классификации относили к разным типам (Cohen, Fox, 1976), хотя по сути своей они принадлежат к одному и тому же типу-скулению.

Изменения звуков за счет включения нелинейных феноменов также могут быть проиллюстрированы на примере лая. Как и в скулениях, включение детерминированного хаоса не меняет тип звука, хотя сильно изменяет его структуру и звучание (Riede et al., 2001; Чулкина и др., 2006). На рисунке 2 показана спектрограмма естественной последовательности лая борзой, при этом видно, как тональный звук постепенно становится шумовым за счет того, что тональный фрагмент все больше вытесняется хаотическим

Рис. 2. Спектрограмма естественной последовательности лая борзой; структура звука меняется от чисто тональной в начале до чисто шумовой в конце.



Рис. 3. Спектрограмма трех скулений одной таксы: первый крик содержит только низкую частоту, второй - только высокую, а в третьем (бифоническом) одновременно присутствуют обе частоты, как низкая, так и высокая.



Кроме детерминированного хаоса, субгармоник и частотных скачков у собак была обнаружена еще одна форма нелинейных вокальных феноменов - бифонация, или двухголосие (Solomon et al., 1995; Riede et al., 2000; Володин и др., 2005; Володин, Володина, 2006). В бифонических криках собак одновременно присутствуют две независимых основных частоты (рис. 3). Низкая частота в таких двухголосых, бифонических звуках производится при помощи голосовых связок, а что служит источником второй, высокой частоты - до сих пор не ясно. Возможно, собаки используют при

этом какие-то структуры носа, поскольку известно, что высокочастотный свист издается через нос (Fitch, 2000), а как только включается низкочастотный голосовой источник, собака тут же открывает рот (Володин и др., в печати).

Высокоскоростная видеосъемка в рентгеновских лучах показала, что при издании громких звуков, таких как лай, у собак происходит динамическое опускание гортани (Fitch, 2000, 2002). При этом гортань на короткое время оттягивается вниз и назад, причем парус - небная занавеска между ротовой и носовой полостями - поднимается и перекрывает носовые ходы. Это позволяет собакам при лае пропустить весь поток воздуха через рот, что значительно усиливает интенсивность звука, т.к. носовые ходы очень сильно адсорбируют звуковую энергию. Наоборот, при производстве тихих звуков, таких как скуления, парус опускается и воздух проходит через нос (Fitch, 2000).

Кроме того, была проведена экспериментальная оценка затухания различных частот лая домашних собак относительно головы животного (Frommolt, Gebler, 2004). Оказалось, что звуковая энергия лая на частотах ниже 1 кГц распространяется во все стороны практически одинаково. Однако частоты выше 1 кГц значительно сильнее затухают в направлении назад от головы собаки, чем по направлению вперед.

Функциональное значение разных типов звуков домашней собаки

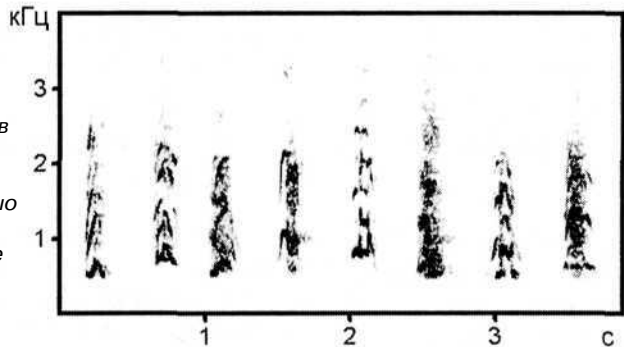
В трех исследованиях, проведенных на собаках разных пород, было показано, что лай домашних собак несет ярко выраженные индивидуальные признаки (Riede, 2000; Yin, 2002; Yin, McCowan, 2004; Чулкина и др., 2006). Более того, оказалось, что индивидуальные особенности в лае выражены значительно сильнее, чем половые, ситуативные и породные. Это может свидетельствовать о первостепенной важности именно информации об индивидуальной принадлежности издающего лай животного при акустических взаимодействиях собак на расстоянии.

В двух из этих трех исследований было обнаружено, что наиболее важным признаком для определения индивидуальной принадлежности лая было распределение энергии в спектре звука (Riede, 2000; Чулкина и др., 2006). По-видимому, особое значение энергетических параметров связано с ролью формант в проявлении индивидуального рисунка лая. Форманты представляют собой отпечаток структуры вокального тракта в звуке (Fitch, 2002; Fitch, Hauser, 2002). Таким образом, индивидуальность энергетического рисунка лая может быть обусловлена небольшими индивидуальными различиями в анатомии вокального тракта. Лучше всего форманты проявляются в широкополосных звуках, а большинство лаев домашних собак представляет собой звуки именно такой структуры (рис. 4).

Однако оказалось, что для некоторых собак признаки, ответственные за индивидуальную изменчивость лая, могут оставаться относительно стабильными, а для других - значительно меняться с течением времени. В нашем исследовании только одна из пяти собак на следующий год была надежно узнаваема по своим лаям, тогда как четыре остальных могли быть идентифицированы с трудом (Чулкина и др., 2006). Причины такой высокой изменчивости структуры лая во времени еще не изучены, однако в одном случае можно предположить, что произошло направленное изменение признаков лая в результате смены социального партнера (Чулкина и др., 2006).

Также было обнаружено, что зашумленность лая может быть связана со степенью дискомфорта, которое испытывает животное (Riede et al., 2001). Это исследование было проведено на 20 таксах, 10 из которых поступили в клинику с ущемлениями межпозвоночного диска и явно испытывали боль и дискомфорт, а 10 других были здоровы и приведены своими хозяевами для осмотров и прививок. Оказалось, что лай больных собак содержал гораздо больше шума, чем лай здоровых. Более того, люди-добровольцы легко определяли эти различия на слух, считая лай больных собак субъективно более грубым (Riede et al., 2001).

Рис. 4. Спектрограмма лая восьми борзых, по одному звуку для каждой собаки. Обратите внимание, что детерминированный хаос (шум) в звуках охватывает широкую полосу частот, что позволяет формантам становиться хорошо заметными в структуре лая. Очевидны также значительные индивидуальные различия в структуре лая собак.



Кроме этого оказалось, что в лае собак может быть закодирована информация не только об индивидуальной принадлежности, но и о размерах тела издающего лай животного. Так, линейные промеры головы и туловища русских псовых борзых всего лишь на 10% больше, чем у хортых, однако этих различий оказалось достаточно, чтобы обеспечить заметное изменение энергетических характеристик лая (Чулкина и др., 2006). У более крупных русских псовых борзых энергия была расположена в более низкой области спектра звука по сравнению с хортими. Это обусловлено тем, что у млекопитающих с более длинной головой вокальный тракт (путь, который проходит звук от голосовых связок до выхода во внешнюю среду) длиннее, и энергия звука концентрируется на более низких формантных частотах (Fitch, 2002; Fitch, Hauser, 2002).

При исследовании рычания собак разных пород была показана еще более выраженная связь между размерами животных и распределением энергии в спектре звука (Riede, Fitch, 1999). При исследовании собак 20 пород с разным весом и длиной морды, от йоркшир-терьера до немецкой овчарки, была обнаружена достоверная отрицательная корреляция между массой тела и формантными частотами. Таким образом, рычание (как и лай) несет информацию о размерах тела. Эта информация очень важна при конфликтах между собаками, в которых рычание и лай используются очень часто. Поскольку формантная структура криков зависит от морфологических особенностей собаки, ее веса и длины вокального тракта, то оказывается, что она предоставляет «честную» информацию о размерах тела по умолчанию, вне зависимости от желаний и намерений животного (Fitch, Hauser, 2002).

Скуление - это еще один тип криков домашней собаки, функциональное значение которого привлекло интерес исследователей. Обычно взрослые собаки издают скуления в состоянии фрустрации-невозможности выполнить желаемое действие. Однако оказалось, что структура скулений может значительно варьировать как у

одной собаки, так и особенно между разными собаками (Володин и др., 2003, Volodina et al., 2005). Полиморфизм структуры скулений достигался либо за счет использования нелинейных феноменов (хаоса, субгармоник, частотных скачков), либо за счет использования двух источников для продукции звука. Скуление - это именно тот тип крика, в котором у собак в норме присутствует вторая высокая частота (Володин и др., 2005). Было предположено, что высокая изменчивость скулений может использоваться домашними собаками для привлечения внимания хозяев в тех ситуациях, когда собака сама не может справиться с возникшей проблемой. А нелинейные феномены могут выступать как механизм, поддерживающий высокую непредсказуемую изменчивость структуры криков с тем, чтобы избежать привыкания к звукам и обеспечить постоянное привлечение внимания владельца к издающей эти крики собаке (Fitch et al., 2002).

Эволюция вокального поведения домашней собаки в ходе доместикации

Сравнение вокальных репертуаров домашней собаки и ее дикого предка серого волка, а также гипертрофированное использование лая домашними собаками по сравнению с серым волком и другими псовыми давно привлекали внимание исследователей (Cohen, Fox, 1976; Tembrock, 1976; Schassburger, 1987; Feddersen-Petersen, 2000; Yin, 2002). К сожалению, большинство рассуждений об эволюции вокального поведения домашней собаки в процессе доместикации носит откровенно спекулятивный характер. Поэтому, не претендуя на подробное обсуждение этого вопроса, мы тем не менее хотели бы обратить внимание на три важных с нашей точки зрения момента.

Во-первых, удивительно то, что вокальное поведение домашних собак так мало отличается от вокального поведения серого волка. Все типы криков, которые есть у волка, встречаются и у домашней собаки (Cohen, Fox, 1976; Tembrock, 1976; Feddersen-Petersen, 2000). Все различия заключаются только в частоте использования конкретных вокализаций, в первую очередь лая и воя. Вместе с тем, морфологические отличия собак от волка очень велики. Поэтому не следовало бы удивляться, если бы собаки развили совсем другой вокальный репертуар по сравнению с волком, притом что на самом деле мы наблюдаем гораздо больше сходств, чем различий, в вокальном поведении этих видов.

Во-вторых, обычно сравнивают вокальное поведение современной домашней собаки и современного серого волка (Feddersen-Petersen, 2000; Yin, 2002). Однако волк и собака отделились от общего предка около 15000 лет назад (Tchernov, 1997; Sablin, Khlopachev, 2002), и в течение этого времени каждый вид эволюционировал самостоятельно. Какой огромный эволюционный путь прошла за это время домашняя собака, мы знаем. Но ведь волк тоже эволюционировал, пусть и в меньшей степени. Поэтому сравнивать вокальное поведение современной собаки с современным волком не совсем корректно, это все равно, что сравнивать поведение человека с его ближайшим родичем, но не предком - шимпанзе. Мы не знаем и никогда не узнаем, каково было вокальное поведение общего предка волка и собаки, но вполне возможно, что оно значительно отличалось от вокального поведения современного волка.

В идеале, для изучения изменений звуков при domestикации, следовало бы сравнивать не два разных вида (волка и собаку), а подвергавшихся и не подвергавшихся отбору на domestикацию особей внутри одного вида. В качестве объекта такого исследования, к примеру, может выступать domestизируемая популяция обыкновенных лисиц *Vulpes vulpes* экспериментальной зверофермы Института цитологии и генетики СО РАН, на которой с конца 1950-х годов XX века ведется жесткая селекция лисиц на доброе поведение по отношению к человеку (Беляев, 1981; Трут, 1981; Трут и др., 2004). Предварительный анализ вокального поведения domestизированных лисиц и лисиц промышленной популяции, не подвергавшихся отбору по поведению, показал, что при общении с человеком domestизированные лисы тратили на крики вдвое больше времени и использовали совсем другой набор типов криков по сравнению с недоместизированными (наши неопубликованные данные). Эти данные подтверждают гипотезу Кохена и Фокса (Cohen, Fox, 1976), о том, что в процессе domestикации домашней собаки был снят блок «на молчаливость», который присутствует у диких псовых для того, чтобы не привлекать хищников и не отпугнуть потенциальную добычу. Следует отметить, что изменения в вокальном поведении лисиц произошли очень быстро, менее чем за 50 лет отбора на отсутствие боязни человека, тогда как эволюционный возраст домашней собаки значительно длиннее.

И, в-третьих, удивительнее не то, что собаки много лают, а то, что волки много воют. Лай - это вокализация, гораздо лучше адаптированная для дальнедистантной коммуникации, чем вой. Звуки лая имеют небольшую длительность, поэтому их можно издавать с гораздо большей интенсивностью, чем более длительный вой. Лай издается последовательностями, поэтому лучше защищен от помех, связанных с турбулентностью атмосферы (Никольский, 1992), т.е. он гораздо легче проникает между порывами ветра, в то время как длительный вой может быть разорван и искажен. Низкочастотная порция лая одинаково хорошо распространяется во все стороны, поэтому лающему животному нет необходимости ориентироваться в определенную сторону (Frommolt, Gebler, 2004). Лай надежно кодирует индивидуальную принадлежность и размеры животного (Riede, 2000; Yin, McCowan, 2004; Чулкина и др., 2006). В вое волков также найдены индивидуальные различия, которые связаны с особенностями частотной модуляции крика (Tooze et al., 1990). Однако для того, чтобы надежно определить кто кричит, слушатель должен услышать весь вой целиком, что далеко не всегда возможно. Поэтому неудивительно, что облигатно социальные псовые, в течение всего года живущие разновозрастными стаями, такие как гиеновая собака, красный волк и кустарниковая собака *Speothos venaticus*, используют для дальнедистантной коммуникации последовательности лае-подобных звуков (Brady, 1981; Wilden, 1997; Robbins, 2000; Володин и др., 2001; Hartwig, 2005).

Несмотря на то, что вокальное поведение домашних собак на современном этапе изучается довольно интенсивно, многие его аспекты пока остаются практически неисследованными. К примеру, мы очень мало знаем о развитии звуков собак в онтогенезе, как у всего вида в целом, так и об особенностях его протекания у отдельных пород. При этом существуют некоторые сравнительные данные по вокальному онтогенезу других видов псовых, таких как серый волк (Coscia et al., 1991), гиеновая собака (Wilden, 1997; Robbins, McCreery, 2003) и американский корсак *Vulpes velox* (Darden, Dabelsteen, 2006).

Во-вторых, было бы интересно изучить зависимость структуры лая от ситуации, в которой он издается. К примеру, злобный лай на чужака, радостный лай на хозяина при встрече и гонный лай на добычу явно различаются на слух. Однако предварительный анализ не показал ситуативной изменчивости в структуре лая (Yip, McCowan, 2004). Возможно, это связано с тем, что сравнение было проведено не на индивидуальном уровне, а на слитных выборках от разных особей, с неравным представительством лаев от каждой собаки. Очевидно, что для выявления различий в структуре лая в разных ситуациях необходимо исследовать звуки на индивидуальном уровне, для того, чтобы исключить влияние сильно выраженных индивидуальных особенностей в лае.

В-третьих, остается открытым вопрос об устойчивости индивидуальных признаков лая с течением времени. Здесь имеется широкое поле деятельности - очевидно перспективны направления работы как с собаками в питомниках и собаками частных владельцев, так и с бездомными собаками с хорошо выраженными особенностями окраски, что позволит записывать от одних и тех же животных в течение нескольких лет.

В-четвертых, можно было бы экспериментально сравнить проникающую способность воя волков и лая собак в различных условиях. Однако эта работа требует специального оборудования и наиболее сложна методически.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М. Чулкиной, О. Филатовой и С. Гоголевой, принимавшим непосредственное участие в сборе и обработке материала; А. Блехман, О. Лифановой, Е. Олехнович и М. Рутовской за помощь во время записи криков собак; Л.Н. Трут и А.В. Харламовой, за предоставленную возможность и сотрудничество в работе с лисицами. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант 06-04-48400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Беляев Д.К., 1981. Дестабилизирующий отбор как фактор домостикации / Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука. С. 53-66.
- 2 Володин И.А., Володина Е.В., 2006. Скромное очарование нелинейностей. О скулении собак, голосе Высоцкого, алтайском пении, и не только // Природа. № 2. С. 26-32.
- 3 Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В., 2001. Вокальный репертуар красного волка *Canis lupus* (*Carnivora, Canidae*) в неволе // Зоол. журн. Т. 80. № 10. С. 1252-1267.
- 4 Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., 2003. Выпрашивание на разные голоса: что можно услышать в скулениях домашних собак / Животные в городе: Матер. второй научно-практической конф. М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. С. 225-227.
- 5 Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., 2005. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общей биол. Т. 66. № 4. С. 346-362.
- 6 Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., в печати. Нелинейные феномены определяют высокую структурную изменчивость скуления домашней собаки, *Canis familiaris* (*Carnivora, Canidae*) // Зоол. журн. в печати.
- 7 Западнюк И.П., Западнюк В.И., Захария Е.А., Западнюк Б.В., 1983.

- Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. Киев: Вища школа. 383 с.
- 8 Никольский А.А., 1992. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 120 с.
 - 9 Никольский А.А., Фроммольт К.-Х., 1989. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ. 128 с.
 - 10 Трут Л.Н., 1981. Генетика и фенотипика доместикационного поведения / Вопросы общей генетики. М.: Наука. С. 323-332.
 - 11 Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н., 2004. Эксперимент по доместикации лисиц и дискуссионные вопросы эволюции собак // Генетика. Т. 40. № 6. С. 794-807.
 - 12 Чулкина М.М., Володин И.А., Володина Е.В., 2006. Индивидуальная, половая и межпородная изменчивость лая домашней собаки, *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. Т. 85. № 4. С. 544-555.
 - 13 Berry D.A., Herzel H., Titze I.R., Story B., 1996. Bifurcations in excised larynx experiments // J. Voice. V. 10. P. 129-138.
 - 14 Brady C.A., 1981. The vocal repertoires of the bush dog (*Speothos venaticus*), crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) // Anim. Behav. V. 29. № 3. P. 649-669.
 - 15 Cohen J.A., Fox M.W., 1976. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication // Behav. Process. V. 1. P. 77-92.
 - 16 Coscia E.M., Phillips D.P., Fentress J.C., 1991. Spectral analysis of neonatal wolf (*Canis lupus*) vocalizations // Bioacoustics. V. 3. P. 275-293.
 - 17 Darden S.K., Dabelsteen T., 2006. Ontogeny of swift fox *Vulpes velox* vocalizations: production, usage and response // Behaviour. V. 143. P. 659-681.
 - 18 Feddersen-Petersen D., 2000. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus* L.) and various dog breeds (*Canis lupus f. fam.*) // Archiv fur Tierzucht. V. 43. № 4. P. 387-397.
 - 19 Fitch W.T., 2000. The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: comparative cineradiographic observations of vocalizing animals // Phonetica. V. 57. P. 205-218.
 - 20 Fitch W.T., 2002. Comparative vocal production and the evolution of speech: reinterpreting the descent of the larynx / The transition to language (ed. Wray A.). Oxford: Oxford University Press. P. 21-45.
 - 21 Fitch W.T., Hauser M.D., 2002. Unpacking «honesty»: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals / Acoustic communication, Springer Handbook of auditory research (eds. Simmons A., Fay R.R., Popper A.N.). New York: Springer. P. 65-137.
 - 22 Fitch W.T., Neubauer J., Herzel H., 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production // Anim. Behav. V. 63. № 3. P. 407-418.
 - 23 Frommolt K.-H., Gebler A., 2004. Directionality of dog vocalizations // J. Acoust. Soc. Am. V. 116. № 1. P. 561-565.
 - 24 Gaskell C.J., 1974. The radiographic anatomy of the pharynx and the larynx of the dog // J. Small Anim. Pract. V. 14. P. 89-100.
 - 25 Hartwig S., 2005. Individual acoustic identification as a non-invasive conservation tool: an approach to the conservation of the African wild dog *Lycaon pictus* (Temminck, 1820) // Bioacoustics. V. 15. № 1. P. 35-50.
 - 26 Moore D.M., Berke G.S., Hanson D.G., Ward P.H., 1987. Videostroboscopy of the canine larynx: the effect of asymmetric laryngeal tension // Laryngoscope. V. 97. P. 543-553.

- 27 Riede T., 2000. Vocal changes in animals during disorders. Ph.D. thesis. Berlin: Humboldt-Univ. 111 p.
- 28 Riede T., Fitch T., 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*) // *J. Exp. Biol.* V. 202. P. 2859-2867.
- 29 Riede T., Herzel H., Hammerschmidt K., Brunnberg L., Tembrock G., 2001. The harmonic-to-noise ratio applied to dog barks // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 110. № 4. P. 2191-2197.
- 30 Riede T., Herzel H., Mehwald D., Seidner W., Trumler E., Tembrock G., Boehme G., 2000. Nonlinear phenomena in the natural howling of a dog-wolf mix // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 108. P. 1435-1442.
- 31 Robbins R.L., 2000. Vocal communication in free-ranging African wild dogs (*Lucaon pictus*) // *Behaviour.* V. 137. № 10. P. 1271-1298.
- 32 Robbins R.L., McCreery E.K., 2003. African wild dog pup vocalizations with special reference to Morton's model // *Behaviour.* V. 140. P. 333-351.
- 33 Sablin M.V., Khlopachev G.A., 2002. The earliest ice age dogs: evidence from Eliseevichi I // *Current Anthropol.* V. 43. № 5. P. 795-799.
- 34 Schassburger R.M., 1987. Wolf vocalization. An integrated model of structure, motivation and ontogeny / *Man and wolf* (ed. Frank H.). Dordrecht: DrW. Junk Publishers. P. 313-346.
- 35 Solomon N.P., Luschei E., Kang L., 1995. Fundamental frequency and tracheal pressure during three types of vocalizations elicited from anaesthetized dogs // *J. Voice.* V. 9. P. 403-412.
- 36 Tchernov E., 1997. Two new dogs, and other Natufian dogs, from the southern Levant // *J. Anthropol. Sci.* V. 24. P. 65-95.
- 37 Tembrock G., 1976. Canid vocalizations // *Behav. Process.* V. 1. P. 57-75.
- 38 Tokuda I., Riede T., Neubauer J., Owren M.J., Herzel H., 2002. Nonlinear analysis of irregular animal vocalizations // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 111. № 6. P. 2908-2919.
- 39 Tooze Z.J., Harrington F.H., Fentress J.C., 1990. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus* // *Anim. Behav.* V. 40. P. 723-730.
- 40 Volodina E., Volodin I., Filatova O., 2005. Quantitative analysis of nonlinear phenomena in whines of the domestic dog (*Canis familiaris*) / XX Congress of International BioAcoustic Council, Book of Abstracts (ed. Trilar T.). Portoroz. P. 37.
- 41 Wilden I., 1997. Phonetische Variabilität in der Lautgebung Afrikanischer Wildhunde (*Lycaon pictus*) und deren frühe Ontogenese. Aachen: Shaker Verlag. 135 p.
- 42 Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G., 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // *Bioacoustics.* V. 9. P. 171-196.
- 43 Yin S., 2002. A new perspective on barking in dogs (*Canis familiaris*) // *J. Comp. Psychol.* V. 116. № 2. P. 189-193.
- 44 Yin S., McCowan B., 2004. Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification // *Anim. Behav.* V. 68. P. 343-355.