

УСТОЙЧИВЫЙ ЭФФЕКТ СЕЛЕКЦИИ ПО ПОВЕДЕНИЮ НА ВОКАЛИЗАЦИИ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ

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

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, e-mail volodinsvoc@mail.ru; ² Отдел научных исследований Московского зоопарка, Москва, Россия; ³ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия

Домашняя собака (*Canis familiaris*) и волк (*Canis lupus*) прошли долгий период эволюции в качестве самостоятельных видов, поэтому эти два вида не могут служить хорошей моделью для оценки влияния доместикиции на вокальное поведение. В идеале следует сравнивать вокальное поведение доместицированных и диких животных внутри одного вида. Такой исследовательской моделью могут служить серебристо-черные лисицы (*Vulpes vulpes*), селекционированные либо на доброе, либо на агрессивное поведение по отношению к человеку в сравнении с вокальным поведением контрольной группы неселекционированных лисиц. Были записаны звуки лисиц из двух различных выборок для каждой из трех исследуемых групп, издаваемые ими на одного и того же незнакомого человека. На основе спектрографического анализа звуки были подразделены на десять структурных типов двух структурных классов, тональных и шумовых звуков. В обеих выборках неселекционированные и агрессивные лисицы использовали одинаковые наборы типов звуков, тогда как ручные сильно отличались от обеих этих групп. Только три типа звуков встречались у всех трех групп. Таким образом, отбор на агрессивное поведение практически не затрагивал вокальное поведение лисиц, тогда как отбор на доброту оказывал очень сильное влияние на набор типов звуков, направленных на человека. Удивительное сходство результатов, полученных для разных выборок внутри исследуемых групп, свидетельствует о генетической предопределенности вокального поведения лисиц, подвергавшихся и не подвергавшихся отбору по поведению.

Введение

Серебристо-черные лисицы (*Vulpes vulpes*), селекционированные на полярно противоположные формы поведения по отношению к человеку, представляют ценнейший материал для исследователей самых различных профилей. На протяжении нескольких десятилетий сравнительного исследования ручных, агрессивных и неселекционированных лисиц были получены данные по влиянию отбора по поведению на морфологию (Беляев, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1989; Трут, 1986, 2000; Trut, 1999; Трут и др., 2004), физиологию регуляторных систем (Беляев, Трут, 1982, 1989; Трут, 1986, 2000; Колесникова, 1991; Маркель, 2000; Трут и др., 2004) и генетику обыкновенной лисицы (Kukekova *et al.*, 2004; Trut *et al.*, 2006). Особенную ценность эта популяция представляет для исследователей, пытающихся получить ответ на вопрос о генети-

ческих основах, которые определяют поведение особей внутри исследуемых групп. Опыты по перекрестному выращиванию детенышей приемными родителями из других селекционных групп и опыты по пересадке эмбрионов между самками, принадлежащими к разным селекционным группам, показали, что фенотипические поведенческие различия имеют генетическую основу и устойчивы между поколениями (Трут, 1981). Однако до настоящего времени внимание исследователей фокусировалось преимущественно на параметрах, связанных с двигательным поведением, не затрагивая в деталях вокальное поведение лисиц. Вместе с тем остается открытым вопрос, будет ли вокальное поведение также меняться при отборе на доброе или злое отношение к человеку, как и двигательное поведение, и является ли оно также устойчивой характеристикой поведенческого облика, характерного для различных групп лисиц.

Изменения вокального поведения животных, происходящие в процессе domestikации, до сих пор практически не изучены. Отрывочные сведения об изменении звуков при содержании в неволе у венценосных журавлей (*Balearica regulorum*) и морских свинок (*Cavia porcellus*) (Budde, 1998; Monticelli, Ades, 2001) не позволяют сделать каких-либо выводов об общих процессах, происходящих с вокализациями в ходе domestikации. Домашняя собака (*Canis familiaris*) не может служить хорошим модельным видом для оценки влияния domestikации на вокальное поведение. Собаку и ее дикого предка – волка (*Canis lupus*) разделяют по меньшей мере 12–15 тыс. лет эволюции в качестве независимых видов (Tchernov, Valla, 1997; Sablin, Khlopachev, 2002), поэтому их вокальные репертуары могли существенно различаться уже на начальной стадии domestikации. В идеале для оценки влияния domestikации необходимо сравнивать вокальное поведение domestikированных и диких животных внутри одного и того же вида. Такой исследовательской моделью как раз и могут служить серебристо-черные лисицы, селекционированные на противоположные формы поведения по отношению к человеку и не подвергавшиеся отбору по поведению.

Целью нашего исследования было сравнить направленное на человека вокальное поведение ручных, агрессивных и неселекционированных лисиц и оценить устойчивость вокального поведения для разных выборок особей этих трех групп.

Материалы и методы

Сбор материала проводили с 6 июля по 18 августа 2005 г. и с 4 июля по 19 августа 2006 г. на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН. Объектами исследования были взрослые (в возрасте от 1 до 3 лет) половозрелые самки лисиц двух селекционных групп и группы, неселекционированной по поведению. Критерием отбора животных для записи криков была высокая вокальная активность, проявляемая лисицами при общении с человеком. В 2005 г. крики были записаны от 25 ручных, 25 агрессивных и 25 неселекционированных лисиц, в 2006 – от 21 ручных, 16 агрессивных и 22 неселекционированных. От каждой лисицы запись

была сделана только один раз, т. е. либо в 2005 г., либо в 2006 г.

Лисицы содержались в индивидуальных клетках, объединенных в шеды. Запись звуков производили в тех клетках, в которых лисы жили постоянно. Запись проводили через некоторое время после кормления, когда лисы были активны, но не перевозбуждены ожиданием кормления. Все записи проводил один и тот же незнакомый для животных экспериментатор. В 2005 г. запись проводили в течение 5-минутных тестов, причем воздействие экспериментатора на лисиц не было строго дозировано и продолжалось до достижения порога вокализаций. Из-за этого степень воздействия была различной для лисиц разных исследуемых групп. В 2006 г. запись проводили в течение стандартизированных 10-минутных тестов, в течение которых воздействие экспериментатора на лисицу постепенно нарастало, а потом снижалось за счет сокращения и последующего увеличения дистанции между человеком и животным (Гоголева и др., 2007). Таким образом, степень воздействия на лисиц разных групп была одинаковой. Для каждой из лисиц запись криков была проведена в течение одного теста. Тесты с лисицами разных исследуемых групп чередовались в течение одного дня.

Для записи криков использовали профессиональный кассетный магнитофон Marantz-PMD-222 и электретный конденсаторный микрофон AKG-C1000S, что позволяло качественно записывать звуки в диапазоне от 50 до 15000 Гц. Дистанция от микрофона до лисицы во время записи изменялась от 25 до 100 см, ориентация животного обычно была фронтальной или боковой по отношению к микрофону. Крики фокального животного маркировали голосом, для того чтобы избежать ошибки идентификации при последующей обработке.

Все записи были оцифрованы целиком без вырезания пустот с частотой дискретизации 22,05 кГц с использованием профессиональной spectroграфической программы Avisoft-SASLab Pro v. 4.3 (© R. Specht). Таким образом, каждая запись криков конкретной лисицы была представлена в виде одного звукового файла. Далее в каждом звуковом файле измеряли длительность записи (от окончания вводного комментария до конца записи) и длительность каждого звука фо-

кальной лисицы. Эти измерения автоматически заносились в электронную таблицу Excel. Одновременно с этим по спектрограмме определяли структурный тип каждого звука.

Мы рассматривали звуки и как события (при оценке числа звуков, изданных за единицу времени без учета их длительности), и как состояния (при оценке времени, затраченного на вокальную активность) (Altmann, 1974). Рассматривая звуки как события, мы вычисляли частоту следования звуков (число звуков за минуту) для всего теста в целом, а также определяли встречаемость звуков каждого типа (в процентах) от числа всех звуков, издаваемых животными каждой из исследуемых групп. Рассматривая звуки как состояния, для каждого теста и в дальнейшем для каждой из трех селекционных групп, вычисляли долю вокальной активности (сумму длительностей всех криков, деленную на длительность записи). Всего было проанализировано 12964 звука разных типов от 75 самок лисиц в 2005 г. и 10538 звуков от 59 самок лисиц в 2006 г.

Спектрограммы звуков для иллюстраций были построены со следующими параметрами: частота дискретизации 11,025 кГц, окно Хэмминга; длина быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрытие по частотной оси (frame) 50 %; перекрытие по временной оси (overlap) 87,5 %.

Для статистического сравнения использовали непараметрический U-критерий Манн-Уитни, процентные соотношения сравнивали по T-критерию Уайта для сравнения долей. Статистическую обработку данных проводили в пакете STATISTICA, v. 6.0.

Результаты

Мы подразделили звуки лисиц, издаваемые на незнакомого человека, на десять структурных типов, которые были сгруппированы в два структурных класса. К классу тональных звуков мы относили звуки, имеющие тональную структуру (основную частоту с вышележащими гармониками), продуцируемые, по всей вероятности, при помощи голосовых связок. К классу шумовых звуков мы относили звуки с широкополосным спектром, в которых отсутствовала основная частота и которые издавались, по всей

видимости, за счет турбулентности при прохождении воздуха через сужения вокального тракта. Подробное описание типов звуков приведено в статье (Gogoleva *et al.*, в печати), ниже мы приводим только их краткое описание.

Класс тональных звуков

Скуление (рис. 1, а) – самый изменчивый по структуре тип звука. Как длительность, так и частота и интенсивность варьируют в очень широких пределах. Скуления могли содержать как артикуляционные явления (волна, ритмика, клокотание), так и нелинейные феномены (субгармоники, частотные скачки, детерминированный хаос).

Мычание (рис. 1, б) – очень тихий, низкоамплитудный тональный крик, в котором отчетливо видна только основная частота, гармоники не видны или видны очень плохо. Мычание издается лисицами с закрытым ртом.

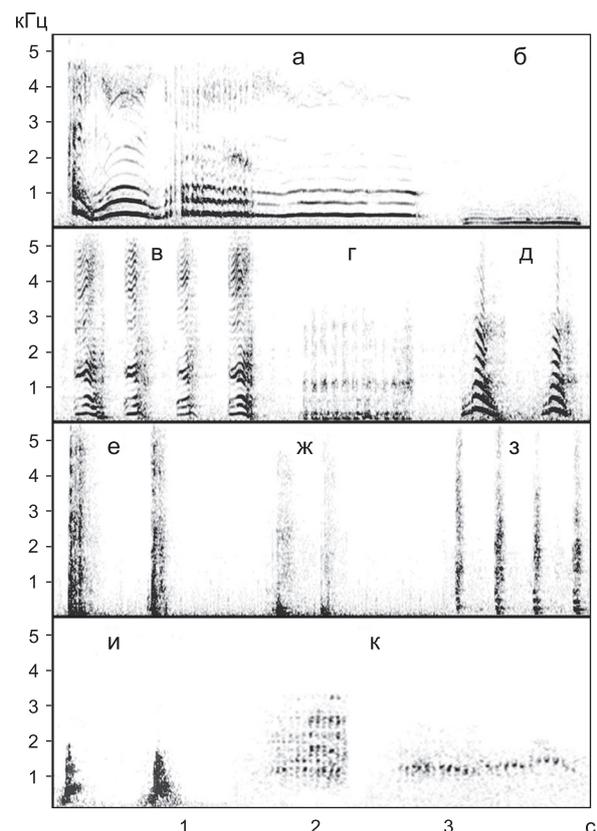


Рис. 1. Спектрограммы разных типов звуков лисиц: скуление (а), кудаханье (б), мычание (в), рычание (г), лай (д), кашель (е), фырканье (ж), шумное дыхание (з), урканье (и), свист (к).

Кудахтанье (рис. 1, в) – короткие тональные крики, длительность которых редко превышала 0,1 сек., издаваемые сериями с определенной ритмикой. Кудахтанья часто чередуются в одних сериях с шумными дыханиями и скулениями.

Рычание (рис. 1, г) – обычно низкоинтенсивный и очень низкочастотный звук, в котором обязательно присутствует ритмическая пульсация. Часто рычанию предшествует тональное начало (скуление или мычание).

Лай (рис. 1, д) – интенсивный тональный звук небольшой длительности с аркообразной формой частотной модуляции, что придает ему взрывной характер звучания. Обычно чередуется со скулениями, иногда встречаются переходные звуки с лая на скуления.

Класс шумовых звуков

Кашель (рис. 1, е) – короткий резкий звук с взрывным началом, обычно довольно громкий. Издаётся через широко открытый рот.

Фырканье (рис. 1, ж) – низкоинтенсивный резкий взрывной выдох через нос, при этом рот закрыт и голосовые связки не работают. Интенсивность фырканья гораздо ниже, чем кашля.

Шумное дыхание (рис. 1, з) – низкоинтенсивные короткие выдохи, издаваемые ритмически-

ми сериями обычно в одной последовательности с кудахтаньями и скулениями или образующие самостоятельные последовательности.

Урканье (рис. 1, и) – низкоинтенсивный шумовой выдох со слабо выраженной пульсацией.

Свист (рис. 1, к) – высокочастотный ритмичный звук, очень тихий.

Как в 2005, так и в 2006 гг. мы обнаружили определенную закономерность в использовании разных типов звуков в зависимости от принадлежности лисиц к той или иной исследуемой группе. Как число лисиц, издающих определенные типы звуков (табл. 1), так и встречаемость разных типов звуков (рис. 2) сильно различались между группами. Только скуление, мычание и рычание встречались у представителей всех трех групп. Агрессивные и неселекционированные лисицы вообще не издавали кудахтанья и шумного дыхания, а ручные вообще не издавали кашель и фырканье. Лай был отмечен всего у двух агрессивных лисиц, а урканье и свист – у двух разных неселекционированных лисиц. По набору используемых типов звуков, а также по их встречаемости лисицы трех исследуемых групп из выборки 2005 и 2006 гг. показали удивительно высокое сходство, несмотря на различие в тестовых процедурах (табл. 1, рис. 2).

Таблица 1

Число (*n*) и процент неселекционированных, агрессивных и ручных лисиц, от которых были записаны звуки каждого типа в 2005 и 2006 гг.

Тип звука	Исследуемая группа, год исследования					
	неселекционированные		агрессивные		ручные	
	2005 <i>n</i> (%)	2006 <i>n</i> (%)	2005 <i>n</i> (%)	2006 <i>n</i> (%)	2005 <i>n</i> (%)	2006 <i>n</i> (%)
Скуление	12 (48)	16 (73)	23 (92)	13 (81)	24 (96)	20 (95)
Мычание	24 (96)	22 (100)	22 (88)	16 (100)	3 (12)	5 (24)
Кудахтанье	0	0	0	0	19 (76)	18 (86)
Рычание	9 (36)	11 (50)	8 (32)	5 (31)	2 (8)	1 (5)
Лай	0	0	2 (8)	0	0	0
Шумное дыхание	0	0	0	0	16 (64)	16 (76)
Фырканье	24 (96)	22 (100)	21 (84)	13 (81)	0	0
Кашель	22 (88)	21 (96)	23 (92)	15 (94)	0	0
Урканье	0	1 (5)	0	0	0	0
Свист	0	1 (5)	0	0	0	0
Всего	25 (100)	22 (100)	25 (100)	16 (100)	25 (100)	21 (100)

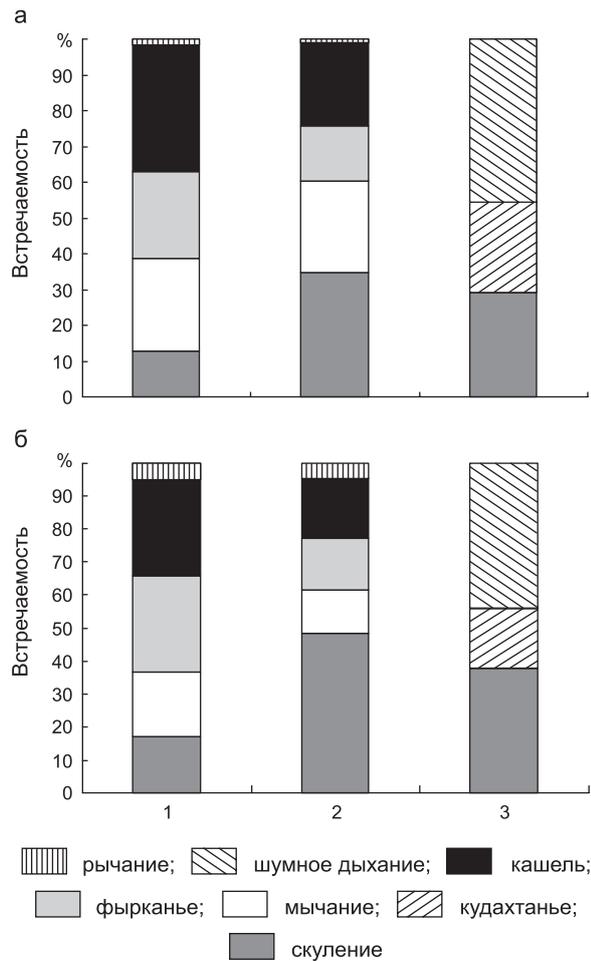


Рис. 2. Встречаемость (в процентах) звуков каждого типа от числа всех звуков, издаваемых животными трех исследуемых групп в тестах 2005 (а) и 2006 (б) годов.

1 – неселекционированные, 2 – агрессивные, 3 – ручные лисицы. Лай, урканье и свист не представлены, поскольку встречаемость каждого из этих типов звуков была ниже 0,3 %.

Сходство вокального поведения лисиц внутри каждой из исследуемых групп проявлялось также в доле вокальной активности во время проведения тестов и в частоте следования звуков. Как в тестах 2005 г., так и в тестах 2006 г. меньше всего по времени кричали неселекционированные лисицы, несколько больше – ручные, более всех – агрессивные (все различия в пределах каждого года достоверны, критерий Уайта, $p < 0,001$) (рис. 3, а).

Частота следования звуков также была очень сходной между годами – меньше всего криков в минуту издавали неселекционированные лисицы, несколько больше – агрессивные и

больше всех ручные лисицы (рис. 3, б). Частота следования звуков в пределах каждого из двух годов достоверно различалась только между неселекционированными и агрессивными лисицами (Манн-Уитни тест, 2005 г., $U = 184$, $p < 0,05$; 2006 г., $U = 102$, $p < 0,05$). Частота следования звуков у неселекционированных и ручных лисиц достоверно различалась только в 2006 г. (Манн-Уитни тест, 2005 г., $U = 226$, $p = 0,09$; 2006 г., $U = 137$, $p < 0,05$), а у ручных и агрессивных лисиц не показывала достоверных различий ни в один из годов (Манн-Уитни тест, 2005 г., $U = 309$, $p = 0,95$; 2006 г., $U = 137$, $p = 0,34$). Вместе с тем сравнение частоты следования звуков у лисиц каждой из трех групп показало отсутствие различий между годами (Манн-Уитни тест, неселекционированные: $U = 263$, $p = 0,80$; агрессивные: $U = 174$, $p = 0,49$; ручные: $U = 262$, $p = 0,99$).

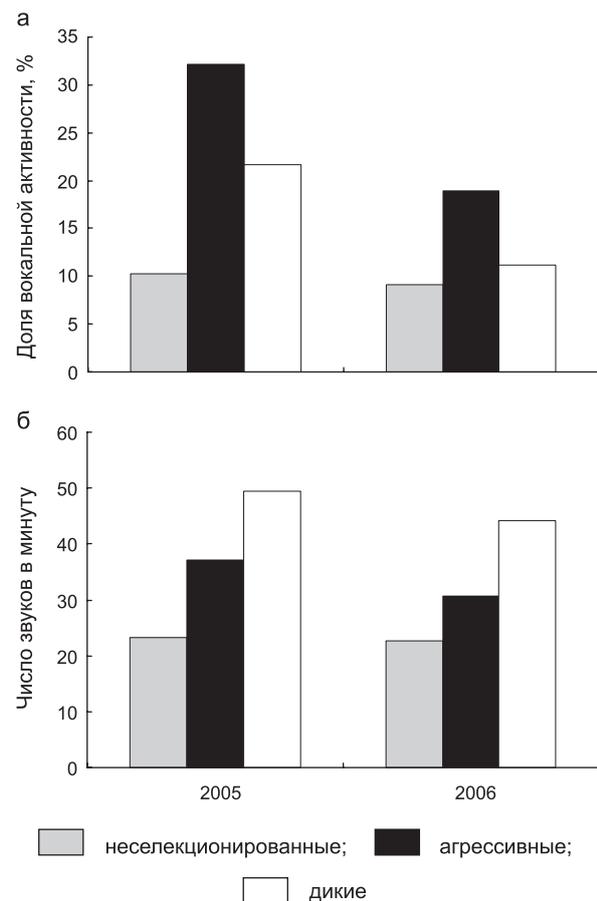


Рис. 3. Доля вокальной активности (%) от общего времени записи (а) и частота следования звуков (число криков в минуту) (б) у лисиц трех исследуемых групп в тестах 2005 и 2006 гг.

Обсуждение

Среди выделенных нами типов звуков серебристо-черных лисиц только скуление, рычание, кашель и лай были описаны также для обыкновенной лисицы в природе (Newton-Fisher *et al.*, 1993). Другие типы криков, сообщаемые этими авторами, либо не издавались фермерскими лисами на человека (к примеру, сериальный лай), либо являлись вариациями внутри выделенных нами типов криков. Вероятно, это связано с тем, что оставшиеся шесть типов звуков имеют очень низкую интенсивность, что препятствовало их записи в природных условиях. Косвенно это подтверждается тем, что у содержащихся в вольерах американских корсаков (*Vulpes velox*) помимо скуления, рычания, кашля и лая были описаны мычание, кудахтанье, урканье и свист (Darden, Dabelsteen, 2006).

Дискриминантный анализ также подтвердил разработанную нами классификацию вокализаций лисиц. Для тональных криков средняя величина корректного причисления к типу составила 69,5 %, для шумовых звуков – 73,3 %, что в обоих случаях было достоверно выше случайных величин, рассчитанных с помощью процедуры рандомизации (Gogoleva *et al.*, 2008, в печати).

Некоторые вокализации были специфичными для лисиц, селекционированных на доброе поведение, но мы не нашли ни одного типа звуков, который встречался бы исключительно у лисиц, селекционированных на агрессивность. Полагая неселекционированных лисиц «исходным состоянием» для селекции в обоих направлениях, мы ожидали обнаружить в этой контрольной группе весь диапазон типов звуков. Вместо этого оказалось, что и неселекционированные, и агрессивные лисицы использовали одни и те же наборы типов звуков, тогда как ручные – совершенно другой набор типов звуков. Только скуление, мычание и рычание встречались у всех трех исследуемых групп. Таким образом, отбор на агрессивное поведение практически не затрагивает вокальное поведение лисиц, тогда как отбор на доброту оказывает очень сильное влияние на набор типов звуков, направленных на человека. Кроме этого, сходство вокального поведения для разных выборок лисиц трех исследуемых групп подтверждает генетическую предропределенность вокального

поведения лисиц, подвергавшихся и не подвергавшихся отбору по поведению.

Наши данные свидетельствуют о том, что некоторые типы звуков могут служить вокальными индикаторами доброты или агрессивности. Поскольку только ручные лисицы издавали кудахтанье и шумное дыхание, мы можем рассматривать эти типы звуков в качестве вокальных индикаторов доброты. Аналогично общие для агрессивных и неселекционированных лисиц фырканье и кашель могут рассматриваться в качестве вокальных индикаторов агрессивности. Скуление и, вероятно, мычание, встречавшиеся у всех трех групп, не были связаны с каким-либо отбором по поведению и, по всей вероятности, были вызваны состоянием фрустрации.

И ручные, и агрессивные лисицы показали достоверно большую вокальную активность по сравнению с контрольной группой неселекционированных лисиц. Таким образом, наши данные подтверждают гипотезу Д. Кохена и М. Фокса (Cohen, Fox, 1976) о том, что в процессе доместикиции домашней собаки был снят блок «на молчаливость», который присутствует у диких псовых для того, чтобы не привлекать хищников и не отпугнуть потенциальную добычу.

Таким образом, сама по себе доместикиция не приводит автоматически к гипертрофированному использованию лая, хотя он изначально и присутствует в репертуаре лисиц. В отличие от собак лисицы для общения с человеком отдают предпочтение другому типу вокализаций – кудахтанию и шумному дыханию. У близких родичей лисицы – американского корсака и песца (*Alopex lagopus*) – кудахтание используется для общения между партнерами пары и родителей с детенышами (Сафронов и др., 1979; Овсяников и др., 1988; Darden, Dabelsteen, 2006). По всей видимости, ручные лисицы, как и домашние собаки, рассматривают человека как «социального компаньона» и адресуют ему (даже незнакомому) крики, в норме направленные на партнеров самого близкого окружения. Однако собаки общаются с людьми с помощью лая и скулений (Yin, 2002; Yin, McCowan, 2004; Чулкина и др., 2006; Pongracz *et al.*, 2006; Володин и др., 2007). Почему именно эти типы криков закрепились у домашних собак – не очень понятно. Вероятно, у разных видов псовых предпочтения в использовании того или иного типа вокализации

при общении с человеком диктуются не только эффектами домостикации, но также и видовыми особенностями.

Благодарности

Мы благодарны сотрудникам экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО РАН за помощь и всестороннюю поддержку в течение сбора данных для этого исследования. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 06-04-48400).

Литература

- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор домостикации // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы) / Ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. От естественного отбора к искусственному: чудеса селекции // Наука в СССР. 1982. № 5. С. 24–29, 60–64.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии / Отв. ред. В.К. Шумный. М.: Наука, 1989. С. 155–169.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. Нелинейные феномены, определяющие высокую структурную изменчивость скулений домашней собаки *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 11–17.
- Гоголева С.С., Володина Е.В., Трут Л.Н. Вокальные реакции обыкновенных лисиц (*Vulpes vulpes*) зависят от принадлежности к селекционной группе // IV Всерос. конф. по поведению животных. Сб. тезисов. М.: КМК, 2007. С. 161–162.
- Колесникова Л.А. Структурные и функциональные особенности эпифиза серебристо-черных лисиц и его изменения при домостикации // Эволюционно-генетические и генетико-физиологические аспекты домостикации пушных зверей / Отв. ред. Л.Н. Трут, Л.В. Осадчук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1991. С. 70–96.
- Маркель А.Л. Стресс и эволюция: концепция Д.К. Беляева и ее развитие // Современные концепции эволюционной генетики / Отв. ред. В.К. Шумный, А.Л. Маркель. Новосибирск: Изд-во ИЦиГ СО АН СССР, 2000. С. 103–114.
- Овсяников Н.Г., Рutowская М.В., Менюшина И.Е., Непринцева Е.С. Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар звуковых реакций // Зоол. журнал. 1988. Т. 67. № 9. С. 1371–1380.
- Сафронов О.В., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. и др. Акустический репертуар песца // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 160–161.
- Трут Л.Н. Генетика и фенотипика домостикационного поведения // Вопросы общей генетики / Отв. ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 1981. С. 323–332.
- Трут Л.Н. Пути развития концепции дестабилизирующего отбора (биография эволюционных идей академика Д.К. Беляева. 1917–1985) // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47. № 4. С. 435–445.
- Трут Л.Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии // Современные концепции эволюционной генетики / Отв. ред. В.К. Шумный, А.Л. Маркель. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 2000. С. 7–21.
- Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н. Эксперимент по домостикации лисиц и дискуссионные вопросы эволюции собак // Генетика. 2004. Т. 40. № 6. С. 794–807.
- Чулкина М.М., Володин И.А., Володина Е.В. Индивидуальная, половая и межпородная изменчивость лая домашней собаки, *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Зоол. журнал. 2006. Т. 85. № 4. С. 544–555.
- Altmann J. Observational study of behaviour: sampling methods // Behaviour. 1974. V. 49. P. 227–265.
- Budde C. The vocal repertoire of the grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps* – a comparison between captive and free-living birds // Adv. Ethol. 1998. V. 33. P. 122.
- Cohen J.A., Fox M.W. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication // Behav. Processes. 1976. V. 1. P. 77–92.
- Darden S.K., Dabelsteen T. Ontogeny of swift fox *Vulpes velox* vocalizations: production, usage and response // Behaviour. 2006. V. 143. P. 659–681.
- Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Trut L.N. Variability of vocal structures in captive red foxes *Vulpes vulpes*, in relation to domestication process // Bioacoustics. 2008. V. 18. Issue 1, in press.
- Kukekova A.V., Trut L.N., Oskina I.N. et al. A marker set for construction of a genetic map of the silver fox (*Vulpes vulpes*) // J. Hered. 2004. V. 95. P. 185–194.
- Monticelli P.F., Ades C. Acoustic aspects of domestication: vocal signals of alarm and courtship in wild and domestic cavies // Adv. Ethol. 2001. V. 36. P. 153.
- Newton-Fisher N., Harris S., White P., Jones G. Structure and function of red fox (*Vulpes vulpes*) vocalizations // Bioacoustics. 1993. V. 5. P. 1–31.
- Pongracz P., Molnar C., Miklosi A. Acoustic parameters

- of dog barks carry emotional information for humans // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2006. V. 100. № 3/4. P. 228–240.
- Sablin M.V., Khlopachev G.A. The earliest ice age dogs: evidence from Eliseevichi I. // *Curr. Anthropol.* 2002. V. 43. P. 795–799.
- Tchernov E., Valla F.F. Two new dogs, and other Natufian dogs, from the southern Levant // *J. Archaeol. Sci.* 1997. V. 24. P. 65–95.
- Trut L.N. Early canid domestication: farm-fox experiment // *Amer. Sci.* 1999. V. 87. P. 160–169.
- Trut L.N., Kharlamova A.V., Kukekova A.V. *et al.* Morphology and behavior: Are they coupled at the genome level? // *The Dog and its Genome* / Ed. E.A. Ostrander, U. Giger, K. Lindblad-Toh. Woodbury NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2006. P. 81–93.
- Yin S. A new perspective on barking in dogs (*Canis familiaris*) // *J. Compar. Psychol.* 2002. V. 116. P. 189–193.
- Yin S., McCowan B. Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification // *Anim. Behav.* 2004. V. 68. P. 343–355.

THE SUSTAINABLE EFFECT OF SELECTION FOR BEHAVIOUR ON VOCALIZATION IN THE SILVER FOX

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

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, e-mail: volodinsvoc@mail.ru;

² Scientific Research Department, Moscow Zoo, Moscow, Russia;

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

Summary

The domestic dog (*Canis familiaris*) and timber wolf (*Canis lupus*) have a long evolutionary history as independent species, therefore their vocal repertoires could be very distinctive already at the beginning of domestication. By this reason, these two species could not serve a good model for estimation of domestication effects on the vocal behaviour. Ideally, the vocal behaviour of domesticated and nondomesticated animals within species should be compared. Such a good model, used in this study, is coming from silver foxes (*Vulpes vulpes*), selected for tame or aggressive behaviour towards people, in comparison with the control group of unselected foxes. We recorded calls from two fox samples of each of the three selection groups, produced towards the same unfamiliar experimenter. Basing on the spectrographic analysis, we subdivided the calls into ten types within two structural classes, tonal and noisy. The Unselected and Aggressive foxes of both samples used the same call type sets, whereas the Tame foxes of both samples used a distinctive call type set. Only three of ten call types occurred in all fox groups. Therefore, the selection for aggressive behaviour did not affect the fox vocal behaviour, whereas the selection for tame behaviour resulted in drastic changing the call set, produced toward people. The surprising similarity of results, received for different fox samples within the selection groups suggests the genetic determination of vocal behaviour in foxes, either selected or unselected for behaviour.