

На правах рукописи

ГОГОЛЕВА Светлана Сергеевна

**ВЛИЯНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ НА
ВОКАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ
(*Vulpes vulpes*)**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

Москва

2010

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент
Володин Илья Александрович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Полетаева Инга Игоревна,
Биологический факультет
Московского государственного
университета им. М.В. Ломоносова

кандидат биологических наук,
Поярков Андрей Дмитриевич,
Институт проблем экологии и
эволюции
РАН им. А.Н. Северцова

Ведущая организация:

Институт Океанологии РАН им. П.П.
Ширшова

Защита состоится 20 декабря 2010 г. в 15 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат диссертации разослан 19 ноября 2010 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



И.Р. Бёме

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Доместикация – эволюционный процесс, включающий отбор животных на толерантное отношение к людям (Беляев, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1989). Хотя домашние животные принадлежат к разным систематическим группам, изменчивость многих признаков носит гомологический характер (Беляев, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1989). Доместикация затрагивает не только морфологические признаки, такие как окрас, качество шерсти, форма ушей и хвоста, размеры тела и остеологические признаки, но и физиологические системы. Так, у домашних животных по сравнению с дикими предками отмечены нарушения периодов линьки и размножения, а также более высокая плодовитость.

Однако вопрос о влиянии доместикации на вокальное поведение остается мало изученным. Домашние животные и их дикие предки прошли длительный период независимой эволюции, поэтому сравнение звуков домашних животных и их диких родственников не может прояснить этот вопрос. Идеальной моделью для такого анализа могут служить доместизируемые и не доместизируемые особи внутри одного вида.

В ходе начатого в 1960 г эксперимента по отбору серебристо-черных лисиц на дружелюбное поведение Дмитрий Константинович Беляев предложил теорию дестабилизирующего отбора. Ее главной идеей было то, что доместикация затрагивает регуляцию важнейших физиологических функций организма, высокая консервативность которых поддерживается механизмами стабилизирующего отбора, что приводит к резкому усилению изменчивости фенотипических признаков. В норме фермерские лисицы (Контрольные) проявляют на человека избегательно-оборонительную реакцию. Но уже через 6 поколений жесткого отбора на толерантность доместизируемые лисицы (Ручные) сами начали стремиться к контакту с людьми и проявлять по отношению к ним дружелюбное поведение. Кроме того, в 1970 г был начат отбор лисиц на агрессивное поведение по отношению к человеку (Агрессивные). Наличие Контрольных лисиц, не подвергавшихся отбору по поведению, и двух линий с противоположными векторами отбора на отношение к человеку позволяет проводить сравнительные исследования эффектов доместикации, а также получать гибриды Ручных и Агрессивных лисиц и проводить возвратные скрещивания на родительские линии. Хотя во многих исследованиях было показано влияние экспериментального одомашнивания на морфологические и физиологические признаки лисиц, до сих пор нет данных, как этот процесс отразился на вокальном поведении животных.

Цели и задачи исследования. Целью нашей работы было изучить влияние экспериментальной доместикации на структуру звуков и вокальное поведение лисиц, различающихся по толерантности к человеку. В рамках поставленной цели мы решали следующие задачи:

- 1) провести описание структурного разнообразия звуков лисиц различных селекционных линий при общении с человеком;
- 2) изучить различия в вокальных реакциях на человека Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц, оценить влияние пола лисиц и степени воздействия со стороны человека на параметры вокального поведения;
- 3) сопоставить характеристики вокального поведения и степень толерантности к человеку у гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами;

- 4) изучить различия в вокальных реакциях на конспецифика у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц;
- 5) оценить возможность использования звуков в качестве индикаторов благополучия серебристо-черных лисиц на зверофермах;
- 6) исследовать влияние знака и уровня эмоционального возбуждения на звуки Ручных и Агрессивных лисиц;
- 7) выявить признаки вокального поведения лисиц, направленного на вовлечение человека во взаимодействие с животным.

Научная новизна работы. Впервые детально описано структурное разнообразие звуков, издаваемых на человека обыкновенными лисицами. Проведено сравнение со звуками других представителями рода *Vulpes* и других близких родов Псовых. Выявлены типы звуков, являющиеся вокальными индикаторами дружелюбного и агрессивного поведения лисиц по отношению к человеку. Показано, что domestикация не изменяет вокального поведения лисиц по отношению к конспецифичным особям. 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. Исследована связь вокального поведения со степенью толерантности по отношению к человеку у гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами. Выдвинута гипотеза о возможном механизме вовлечения человека во взаимодействие с domestичированными лисицами.

Практическое значение работы. Вокальные реакции фермерских лисиц могут быть использованы как надежные индикаторы степени дискомфорта у животных на пушных фермах. 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. Результаты диссертации с 2005 года используются в курсе «Биоакустика высших позвоночных» биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на международной конференции «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2007), Международном симпозиуме «Развитие эволюционной идеи в биологии, социологии и медицине», посвященном 90-летию со дня рождения академика Д.К.Беляева (Новосибирск, 2007), VI Международной конференции по поведению, физиологии и генетике (Берлин, Германия, 2007), XXI Международном биоакустическом конгрессе (Павия, Италия, 2007), IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007), XXII Международном биоакустическом конгрессе (Лиссабон, Португалия, 2009), 2-ой научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Москва, 2009), и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 15 научных работ, из которых 7 – статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 209 стр. печатного текста и состоит из введения, 9 глав, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 268 работы, из них 208 на иностранных языках. Работа содержит 15 таблиц и 49 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, сформулирована цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы:

Описана история введения в культуру серебристо-черной лисицы. Сделан обзор работ, посвященных уникальному эксперименту Д.К. Беляева по domestikации серебристо-черной лисицы и результатам, полученным в ходе многолетнего отбора. Приведена и обсуждена теория дестабилизирующего отбора, выдвинутая Д.К. Беляевым на основании результатов экспериментальной domestikации.

Проведен обзор исследований вокальных репертуаров различных представителей псовых, с приведением основных акустических характеристик и функциональной роли различных типов звуков. Рассмотрены работы, посвященные обсуждению возможного влияния domestikации на вокальное поведение домашней собаки.

Приведены основные теоретические модели, выявляющие связь вокализаций с эмоциональным состоянием. Проанализированы работы, выявляющие связь структурных характеристик вокализаций с уровнем эмоционального возбуждения. Перечислены и обсуждены акустические параметры, наиболее часто используемые при исследовании эмоционального возбуждения животных.

ГЛАВА 2. Материал и методы

Сбор материала осуществлялся в период с 2005 по 2008 год на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск). 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 100702 звука (Табл. 1).

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 толерантное (дружелюбное) поведение по отношению к человеку. В нашем исследовании принимали участие лисицы 44-48 поколения с начала отбора в 1960 г. **Агрессивные лисицы:** животные, полученные в результате селекции на агрессивное поведение по отношению к человеку. В нашем исследовании принимали участие лисицы 34-38 поколения с начала отбора в 1970 г. **Гибридные лисицы:** животные, полученные в первом поколении в результате скрещивания Ручных и Агрессивных лисиц. **Р-Беккроссы:** животные, полученные в результате скрещивания Гибридных лисиц с Ручными. **А-Беккроссы:** животные, полученные в результате скрещивания Гибридных лисиц с Агрессивными.

Для всех лисиц, за исключением Контрольных, мы располагали оценками поведения, полученными сотрудниками ИЦиГ при стандартной процедуре тестирования отношения лисицы к человеку. Тестирование оценивает двигательное поведение лисицы при взаимодействии с человеком без учета вокализаций. В результате тестирования каждому животному присваивается

оценка поведения, которая может варьировать от -4 (проявление максимальной агрессивности) до +4 (проявление максимальной дружелюбности).

Таблица 1. Объем материала, использованного для решения различных задач исследования.

Задачи исследования	Глава	Года сбора данных	Число особей	Число звуков
Описание структуры звуков	3	2005	75 самок	12964
Различия в вокальных реакциях на человека Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц	4	2005-2007	178 самок, 60 самцов	52389
Различия в вокальных реакциях на человека гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами	5	2005-2006	125 самок	25527
Различия в вокальных реакциях на конспецифика Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц	6	2008	120 самок	21310
Признаки эмоционального возбуждения в звуках Контрольных лисиц	7	2006	25 самок	5838
Влияние знака и силы эмоционального возбуждения на звуки Ручных и Агрессивных лисиц	8	2006-2007	50 самок	15685
Угасание вокальной активности на человека у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц	9	2007	45 самок	5027
ВСЕГО		2005-2008	471 (411 самок, 60 самцов)	100702

При изучении вокальных реакций лисиц на человека, звуки животных записывали в их индивидуальных клетках. Более подробные описания различных тестовых процедур приведены в соответствующих главах. Для изучения вокальных реакций лисиц при взаимодействии с конспецификами, лисиц ссаживали попарно в специальных экспериментальных установках. Запись звуков и двигательного поведения лисиц проводили в автоматическом режиме на заранее установленную на штативах аппаратуру, чтобы избежать влияния человека на поведение животных.

Для записи звуков использовали кассетный магнитофон Marantz PMD-222 с конденсаторным микрофоном AKG-C1000S и цифровой магнитофон Marantz PMD-660, записывающего при частоте дискретизации 48 кГц в стерео режиме с двумя микрофонами: менее чувствительным конденсаторным микрофоном AKG-C1000S для регистрации громких звуков, и более чувствительным конденсаторным микрофоном Sennheiser K6-ME64 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 пакете Avisoft SASLab Pro v. 4.3.

По спектрограммам, звуки классифицировали к одному из структурных типов и отмечали присутствие нелинейных феноменов и/или артикуляционных эффектов. Для всех звуков измеряли длительность, а также частоту максимальной амплитуды (fpeak) (Рис. 1). Для голосовых звуков дополнительно измеряли: начальную (fbeg), конечную (fend), максимальную (fmax) и минимальную (fmin)

основную частоту. Для неголосовых звуков измеряли нижнюю (q25), среднюю (q50) и верхнюю (q75) квантили суммарного энергетического спектра звука. (Рис. 1).

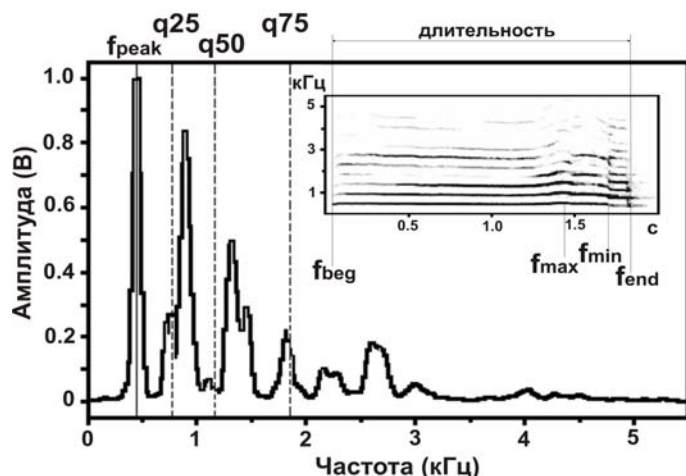


Рисунок 1. Энергетический спектр, вставленная в него спектрограмма *скуления* лисицы, и измеряемые вокальные параметры: *fbeg* – начальная основная частота, *fend* – конечная основная частота, *fmax* – максимальная основная частота, *fmin* – минимальная основная частота; *fpeak* – частота максимальной амплитуды; *q25* – нижняя квантиль, *q50* – средняя квантиль, *q75* – верхняя квантиль.

Мы измеряли длительность каждого теста и каждого звука и рассчитывали 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 рассчитывали 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.

Статистический анализ был проведен в пакете STATISTICA, v. 6.0. 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.

Результаты визуальной классификации типов звуков проверяли с помощью пошагового дискриминантного анализа (DFA). Случайные величины правильного причисления при дискриминантном анализе рассчитывали с помощью процедуры рандомизации (Solow, 1990), которая позволяет учесть неполную независимость акустических параметров. Влияние факторов группы, тестовой процедуры и пола на вокальное поведение лисиц, оценивали с помощью обобщенной линейной модели (GLM), смешанной линейной модели (GLMM, со ступенью 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 Тьюкей и Ньюмана-Кейла (Tukey and Newman-Keuls post hoc tests). Процентные соотношения сравнивали с помощью критерия χ^2 и теста Фишера (Fisher exact test). Корреляции между оценками поведения лисиц и параметрами вокальной активности рассчитывали с помощью коэффициента корреляции Спирмана с поправкой Бонферрони для множественных сравнений.

ГЛАВА 3. Структурное разнообразие звуков лисиц

Имеющиеся на данный момент описания вокального репертуара обыкновенных лисиц (Cohen, Fox, 1976; Tembrock, 1976; Newton-Fisher et al., 1993)

нуждаются в ревизии, поскольку были проведены на небольших выборках звуков, не позволяющих оценить диапазон вокальной изменчивости, и не рассматривают специально вокализации, издаваемые лисицами на человека. Кроме того, ревизия необходима в связи с открытием нелинейных вокальных феноменов (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002; Володин и др., 2005) и артикуляционных эффектов (Shipley et al., 1991; Riede et al., 2005; Beckers et al., 2004). **Целью** этой Главы было описание структурного разнообразия и классификация типов звуков, используемых лисицами в неволе. Объектами были половозрелые самки лисиц, принадлежащих трем группам: 25 Ручных, 25 Агрессивных и 25 Контрольных.

Запись звуков начиналась, когда наблюдатель подходил на расстояние 0.5-1 м к клетке фокального животного и продолжалась в течение 4-6 минут, пока наблюдатель находился перед клеткой. Если лисица молчала или замолкала, наблюдатель дополнительно стимулировал ее движением руки к клетке, открыванием дверцы и поглаживанием.

Записанные звуки подразделили на два структурных класса. К голосовым (тональным) мы относили звуки с видимой основной частотой и ее гармониками, иногда усложненным нелинейными феноменами и/или артикуляционными эффектами. Структура этих звуков свидетельствовала о продукции с помощью голосовых связок. К неголосовым (широкополосным) мы 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 мы выделили восемь типов звуков, издаваемых лисицами на человека, пять голосовых и три неголосовых (Рис. 2, Табл. 2, 3).

3.1. Голосовые звуки. *Скуление.* Изменчивые по длительности и амплитуде звуки, чисто тональные или же усложненные нелинейными феноменами и/или артикуляционными эффектами. Артикуляционные эффекты свидетельствуют о работе артикуляторов вокального тракта (мягкое небо, челюсти, язык, губы и др.), расположенных выше голосовых связок. Мы отмечали наличие *волны* (многократно повторяющаяся аркообразная модуляция основной частоты), *ритмики* (короткие разрывы в основной частоте и гармониках звука в виде широкополосных быстро повторяющихся пульсов) и *клокотания* (U-образная модуляция основной частоты с резким смещением акустической энергии в область более высоких частот в начале каждого U-образного фрагмента). Нелинейные феномены свидетельствуют о смене режимов в работе голосовых связок (Berry et al., 1996). Мы отмечали наличие *субгармоник* (дополнительные частотные полосы в 1/2, 1/3 и 1/4 основной частоты), *детерминированного хаоса* (равномерное распределение амплитуды звука по звуковому диапазону) и *частотных скачков* (моментальные сдвиги основной частоты звука). В пределах одного *скуления* могло встречаться более одного нелинейного феномена и/или артикуляционного эффекта.

Мычание. Низкоамплитудный звук с видимой основной частотой и малозаметными гармониками. В процессе издавания *мычания* рот животного закрыт, а при переходе от *мычания* к *скулению* лисица открывает рот.

Кудахтанье. Короткие звуки, в основном с аркообразной модуляцией, издающиеся монотонными сериями, которые могут включать *скуление* и шумное дыхание.

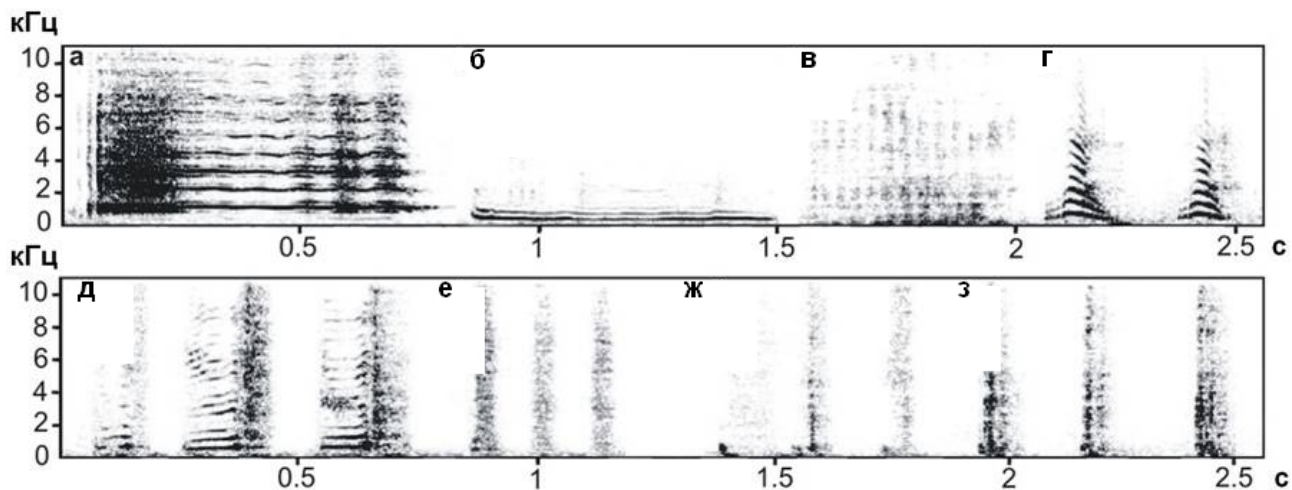


Рисунок 2. Спектрограммы восьми типов звуков лисиц: скуление (а), мычание (б), рычание (в), лай (г), кудахтанье (д), шумное дыхание (е), фырканье (ж), кашель (з).

Таблица 2. Средние значения ($\pm$ SD) параметров пяти голосовых типов звуков лисиц. N – количество лисиц, n – количество звуков. Остальные сокращения - как на Рис. 1.

Тип звука	Параметр звука					
	длительность, мс	f _{beg} , кГц	f _{end} , кГц	f _{max} , кГц	f _{min} , кГц	f _{peak} , кГц
Скуление	711 $\pm$ 502 N=59; n=4810	0.53 $\pm$ 0.21	0.49 $\pm$ 0.16	0.66 $\pm$ 0.21 N=57; n=161	0.41 $\pm$ 0.15	0.85 $\pm$ 0.53
Мычание	347 $\pm$ 324 N=49; n=1189	0.28 $\pm$ 0.09	0.28 $\pm$ 0.09	0.36 $\pm$ 0.10 N=48; n=139	0.24 $\pm$ 0.08	0.28 $\pm$ 0.09
Кудахтанье	61 $\pm$ 10 N=19; n=1006	0.38 $\pm$ 0.06	0.39 $\pm$ 0.08	0.49 $\pm$ 0.05 N=18; n=146	0.33 $\pm$ 0.07	0.76 $\pm$ 0.27
Рычание	668 $\pm$ 428 N=19; n=367	0.20 $\pm$ 0.05	0.18 $\pm$ 0.05	0.23 $\pm$ 0.07 N=19; n=46	0.16 $\pm$ 0.04	0.19 $\pm$ 0.06
Лай	106 $\pm$ 16	0.86 $\pm$ 0.06	0.53 $\pm$ 0.08 N=2; n=11	1.12 $\pm$ 0.12	0.52 $\pm$ 0.10	1.31 $\pm$ 0.40

Таблица 3. Средние значения ($\pm$ SD) параметров трех неголосовых типов звуков лисиц: N – количество лисиц, n – количество звуков. Остальные сокращения - как на Рис. 1.

Тип звука	Параметр звука				
	длительность, мс	f _{peak} , кГц	q ₂₅ , кГц	q ₅₀ , кГц	q ₇₅ , кГц
Шумное дыхание	42 $\pm$ 9 N=16; n=2387	1.00 $\pm$ 0.55	1.17 $\pm$ 0.31 N=16; n=60	2.62 $\pm$ 0.60	4.57 $\pm$ 0.72
Фырканье	77 $\pm$ 30 N=45; n=1547	0.22 $\pm$ 0.05	0.39 $\pm$ 0.23 N=45; n=129	1.42 $\pm$ 0.70	4.08 $\pm$ 0.92
Кашель	72 $\pm$ 19 N=45; n=1647	0.85 $\pm$ 0.61	1.09 $\pm$ 0.31 N=45; n=127	2.39 $\pm$ 0.54	4.64 $\pm$ 0.86

Рычание. Низкоамплитудный и низкочастотный звук, с обязательным присутствием пульсации, разрывающей ход основной частоты. Часто рычанию предшествовало тональное начало (скуление или мычание).

Лай. Короткий взрывной высокоамплитудный звук с четкой аркообразной модуляцией основной частоты. Лай мог чередоваться со скулением. Также были зарегистрированы переходные звуки от лая к скулению.

3.2. Неголосовые звуки. Фырканье. Низкоамплитудные резкие взрывные выдохи, возможно, издаваемые через нос.

Кашель. Короткий резкий взрывной звук, амплитуда которого превышает амплитуду фырканья, и который в отличие от фырканья издается через широко открытый рот. Нами были зарегистрированы переходные звуки от фырканья до

кашля, начинающиеся как *фыркание* и переходящие в *кашель*, которые были промежуточными по интенсивности между *фырканием* и *кашлем*.

Шумное дыхание. Низкоамплитудные короткие выдохи, многократно продуцируемые монотонными сериями или чередующиеся с *кудахтаньем* и *скулением*. *Шумное дыхание* по структуре было сходно с *кудахтаньем*, но не содержало голосовой (тональной) компоненты.

3.3. Классификация типов звуков с помощью дискриминантного анализа. Пошаговый дискриминантный анализ (включающий все измеренные параметры, 6 для голосовых и 5 для неголосовых звуков) подтвердил визуальную классификацию типов звуков. Среднее значение правильного причисления к типу для голосовых звуков составляло 66.4%, что было достоверно выше ($P < 0.01$) случайной величины (34.4%). Величина правильного причисления варьировала от 90.9% для *лая* до 19.6% для *рычания*. Максимум основной частоты и длительность звука вносили наибольший вклад в классификацию между типами голосовых звуков.

Для неголосовых звуков средняя величина правильного причисления к типу звуков составила 72.0%, что достоверно превышало ($P < 0.01$) случайную величину (42.1%). Величины правильного причисления варьировали от 91.0% для *фыркания* до 47.7% для *шумного дыхания*. Нижняя квартиль энергетического спектра и длительность звука вносили наибольший вклад в классификацию между типами неголосовых звуков.

3.4. Обсуждение. Главная особенность классификации, использованной нами, состояла в привлечение современных подходов для описания звуков, основанных на концепции нелинейных вокальных феноменов и механизмов звукопродукции (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002; Володин и др., 2005). У лисиц *скуления* часто содержат нелинейные феномены и артикуляционные эффекты, сильно меняющие звучание этого типа звука. В ранних исследованиях каждый вариант рассматривали как отдельный тип звука, однако современные подходы позволили нам объединить все многочисленные варианты *скуления* в единый тип звука.

Проведено 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. Показано, что выделенные нами 8 типов звуков были ранее отмечены у этих видов псовых. Однако лисицы в неволе никогда не издавали на человека *серийный лай*, который является наиболее заметной вокализацией лисиц и песца в природе.

ГЛАВА 4. Вокальные реакции на человека Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц

Исследования вокального поведения домашних животных (Cohen, Fox, 1976; Budde, 1998; Monticelli, Ades, 2001; Nicastro, Owren, 2003; Nicastro, 2004) дали лишь самое общее представление о влиянии domestikации на вокализацию. Эксперимент по domestikации лисиц может помочь ответить на этот вопрос. Так как Контрольные лисицы не подвергались отбору по поведению, они демонстрируют на человека избегательно-оборонительную реакцию и могут служить моделью поведения дикого животного. В то же время, Ручные и

Агрессивные лисицы не боятся людей, но проявляют по отношению к ним противоположные типы поведения. **Целью** данной Главы было сравнить направленное на человека вокальное поведение Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц и оценить влияние пола лисиц и степени воздействия человека на лисиц во время экспериментальной процедуры на особенности вокального поведения животных этих трех групп.

Сбор данных проводили с 6 июля по 18 августа 2005 г, с 4 июля по 19 августа 2006 г и с 6 по 30 июня 2007 г. В 2005 году крики были записаны от 25 Ручных, 25 Агрессивных и 25 Контрольных самок и от 20 Ручных, 20 Агрессивных и 20 Контрольных самцов лисиц; в 2006 - от 21 Ручных, 16 Агрессивных и 22 Контрольных самок лисиц; в 2007 – от 15 Ручных, 15 Агрессивных и 14 Контрольных самок лисиц.

Запись звуков осуществляли в трех различных тестах. В 2005 г с лисицами проводили 5-мин Провоцирующий тест, в котором воздействие человека было не дозировано и продолжалось до достижения животными порога кричания. В 2006 г с лисицами проводили 10-мин тест Приближения-удаления, при котором воздействие со стороны человека было строго одинаковым для всех лисиц, сначала нарастая, а потом ослабевая (смотри также Главы 7 и 8). В 2007 г с лисицами проводили 5-мин Статичный тест, в котором воздействие со стороны человека было также одинаковым для всех лисиц и оставалось неизменным в течение всей записи (смотри также Главу 9). Воздействие со стороны человека было наибольшим в Провоцирующем тесте, промежуточным в тесте Приближения-удаления и наименьшим в Статичном тесте.

4.1. Результаты. Мы обнаружили строгую закономерность между принадлежностью лисиц к той или иной группе и издаванием ими разных типов звуков на человека. Только *скуление*, *мычание* и *рычание* встречались у лисиц всех трех групп (Рис. 3). Ни одна из Агрессивных или Контрольных лисиц не издавала *кудахтаний* и *шумного дыхания* на человека, а ни одна из Ручных не издавала *кашель* и *фырканье*. *Лай* был отмечен только у Агрессивных лисиц (4 самок и 3 самцов). 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 (Рис. 3).

Частота следования звуков в течение теста зависела как от исследуемой 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. 4).

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, и наименьшей у Контрольных лисиц (Рис. 5).

4.2. Обсуждение. Во всех тестовых процедурах, вне зависимости от пола лисиц, два типа вокализаций: *кудахтанье* и *шумное дыхание*, издавались на человека только Ручными лисицами и ни одной Контрольной или Агрессивной, что позволяет считать эти типы звуков вокальными индикаторами толерантности 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 Контрольные и Агрессивные лисицы использовали одни и те же наборы звуков, тогда как Ручные - совершенно другие. Следовательно, отбор на агрессивность к человеку не повлиял на вокальное поведение лисиц, так как не затронул негативное эмоциональное отношение к людям. Наоборот, отбор Ручных лисиц на эмоционально-положительное отношение к людям оказал очень сильное влияние на набор звуков, адресованных человеку.

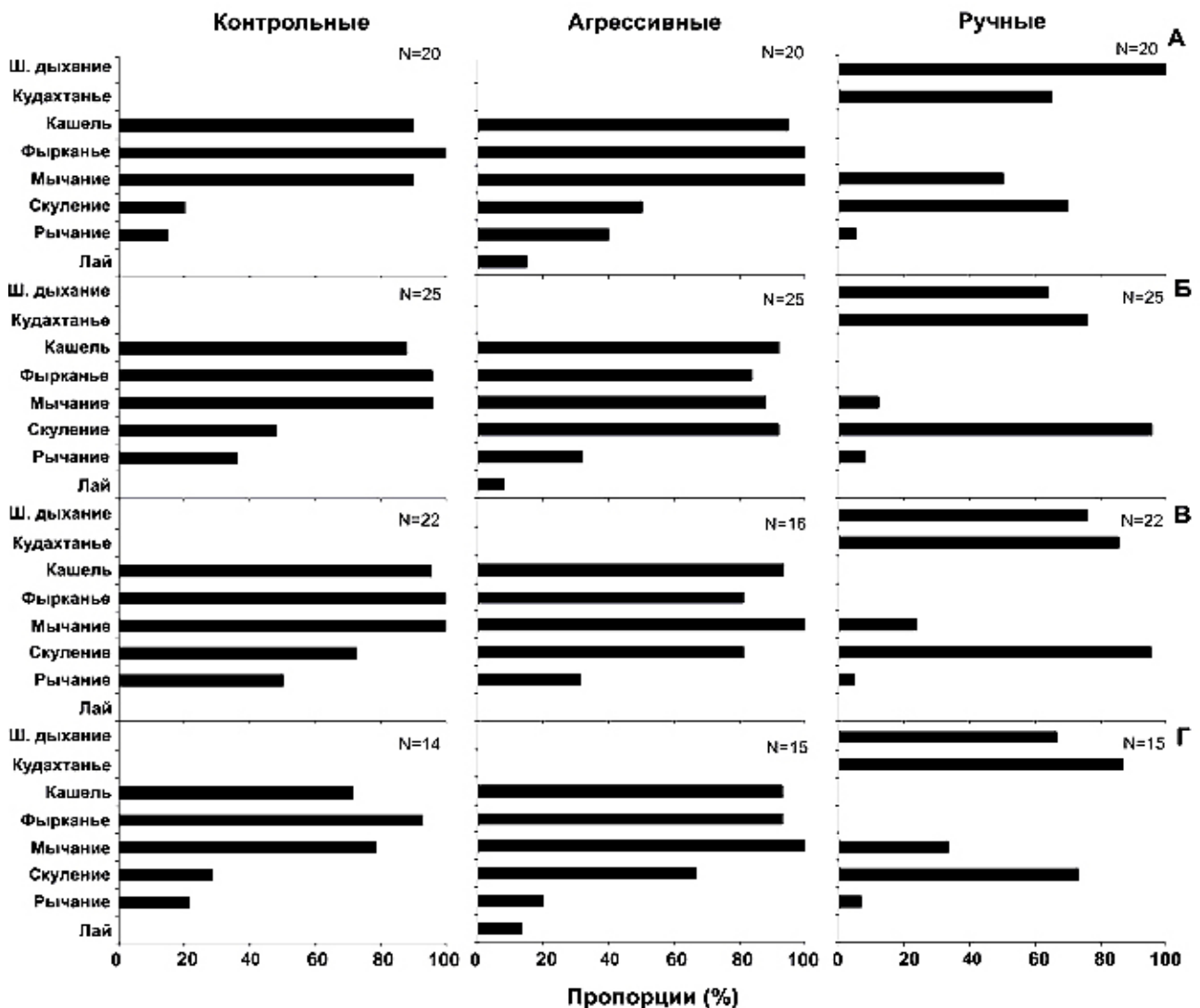


Рисунок 3. Процент Контрольных, Агрессивных и Ручных лисиц, от которых были записаны звуки каждого типа в различных тестовых процедурах: А - Провоцирующий тест, самцы; Б - Провоцирующий тест, самки, В - тест Приближения-удаления, самки; Г - Статичный тест, самки. N - число особей в каждой из групп.

Интересно, что *лай* являлся самой редкой вокализацией и был отмечен только у Агрессивных лисиц. В отличие от собак, domesticated foxes for communication with a human prefer other types of vocalizations – *кудактанию* and *шумному дыханию*. Следовательно, сама по себе domestication does not lead to an increase in the use of *лай* and the choice of sound types during communication with a human depends on species-specific features.

Мы обнаружили, что селекционированные по поведению Ручные и Агрессивные лисицы тратили на вокальную активность больше времени, чем

Контрольные. Это подтверждает гипотезу Коэна и 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.

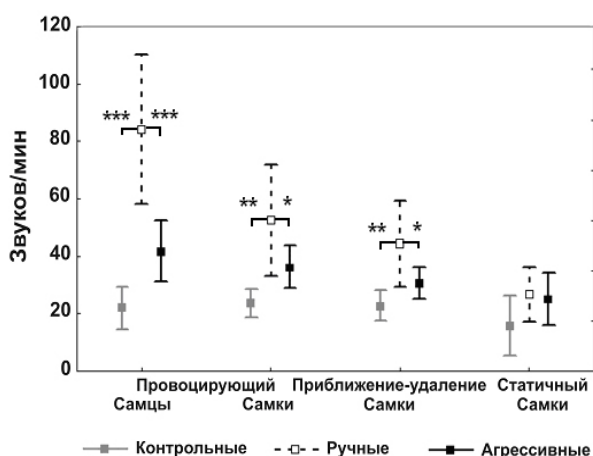


Рисунок 4. Частота следования звуков (звуков в минуту) у самцов и самок лисиц трех групп при разных тестовых процедурах. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

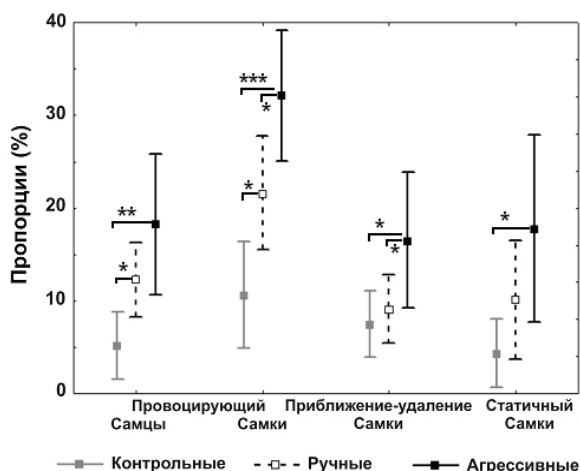


Рисунок 5. Доля вокальной активности (в процентах от общего времени записи) у самцов и самок лисиц трех групп при разных тестовых процедурах. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

ГЛАВА 5. Вокальные реакции на человека гибридов между Ручными и Агрессивными лисицами

Влияние отбора по поведению на вокальную активность по отношению к человеку было исследовано для Ручных и Агрессивных лисиц (Глава 4), однако оставалось неясным для гибридных форм между этими двумя линиями лисиц. Такое исследование позволяет оценить качественные, и количественные изменений в вокальном поведении под влиянием доместикации. **Целью** данной Главы являлось детальное изучение связи между степенью толерантности гибридных лисиц и используемыми ими типами звуков и между степенью толерантности и акустической структурой *скулений*. Для этого мы сравнили вокализации, издаваемые на человека между Ручными и Агрессивными лисицами и тремя вариантами гибридов между ними. Также, мы исследовали присутствие в *скулениях* нелинейных феноменов и артикуляционных эффектов, чтобы оценить их связь с агрессивностью и толерантностью лисиц.

Объектами исследования были 125 лисиц из пяти групп: Ручных, Агрессивных, Гибридных, А-Беккроссов и Р-Беккроссов, по 25 на группу. Для всех лисиц мы располагали оценками поведения, среднее $\pm$ SD которых для Агрессивных лисиц составляло -1.5 ± 0.86 ; для А-Беккроссов: -0.36 ± 1.66 ; для Гибридных: 0.76 ± 1.85 ; для Р-Беккроссов: 2.38 ± 1.21 ; и для Ручных 3.63 ± 0.25 .

Для записи звуков использовали Провоцирующий тест. Для *скулений* отмечали наличие нелинейных феноменов и артикуляционных эффектов.

5.1. Результаты. Всего было проанализировано 25527 звуков от 125 лисиц. Наборы типов звуков, издаваемых лисицами на человека, различались между группами. (Рис. 6). Только *скуление*, *мычания* и *рычания* присутствовали во всех пяти группах. *Фырканье* и *кашель* встречались в основном у Агрессивных и А-Беккроссов и отсутствовали у Ручных и Р-Беккроссов, тогда как *кудахтанье* и *шумное дыхание* издавались Ручными лисицами и отсутствовали у Агрессивных и А-Беккроссов. Только у Гибридных лисиц встречались все типы звуков кроме *лая* (Рис. 6).

Мы оценили влияние группы на встречаемость звуков разных типов, сравнив число лисиц в каждой из пяти групп со средним значением (суммарное число лисиц, для которых отмечен данный тип звука, деленное на число групп) (Рис. 6). 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 отличалось достоверно от среднего значения (Рис. 6).

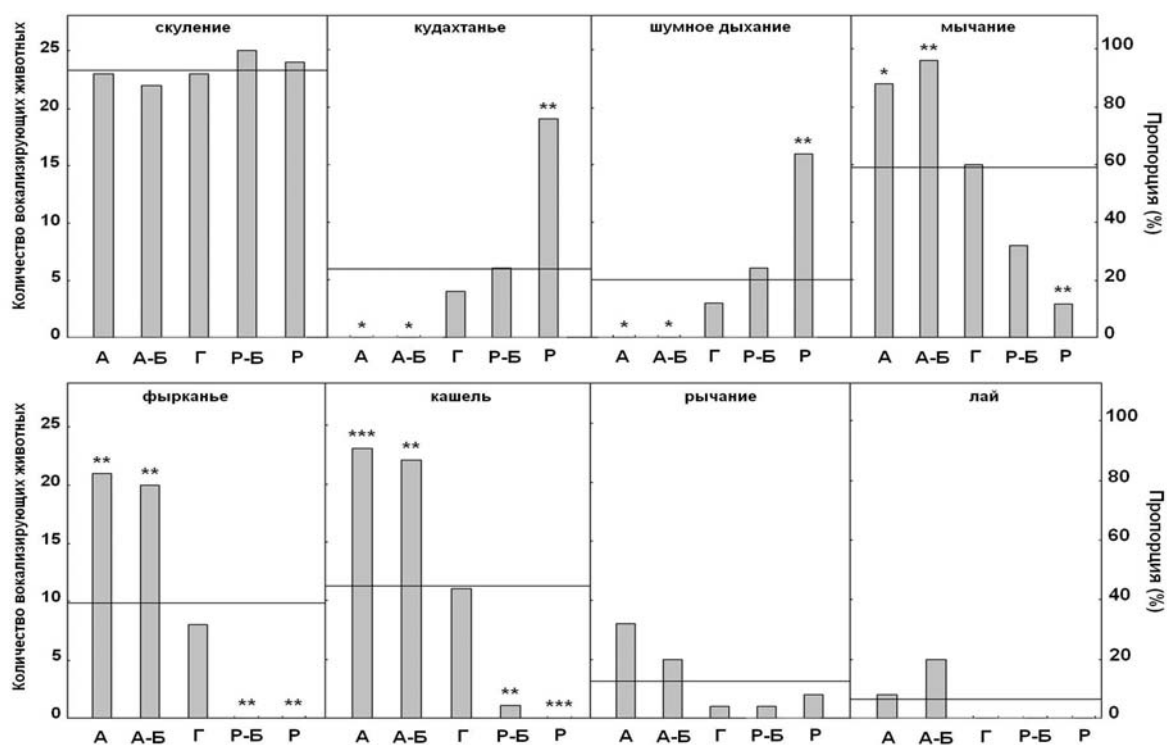


Рисунок 6. Количество и процент лисиц в каждой из пяти групп, издающих определенные типы звуков: А – Агрессивные, А-Б – А-Беккроссы, Г – Гибридные, Р-Б – Р-Беккроссы, Р – Ручные лисицы, и результаты сравнения между наблюдаемым и средним (горизонтальная линия) значениями процента животных, издающих данный тип звуков с помощью теста Фишера: * - $P < 0.05$, ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

Наибольшее количество лисиц, издающих вокальные индикаторы агрессивности *фырканье* и *кашель*, принадлежали к Агрессивным и А-Беккроссам (Рис. 7). Наибольшее количество лисиц, издающих вокальные индикаторы толерантности *кудахтанье* и *шумное дыхание*, принадлежали к Ручным. Большая часть Гибридов и Р-Беккроссов не издавали эти четыре типа звуков (Рис. 7).

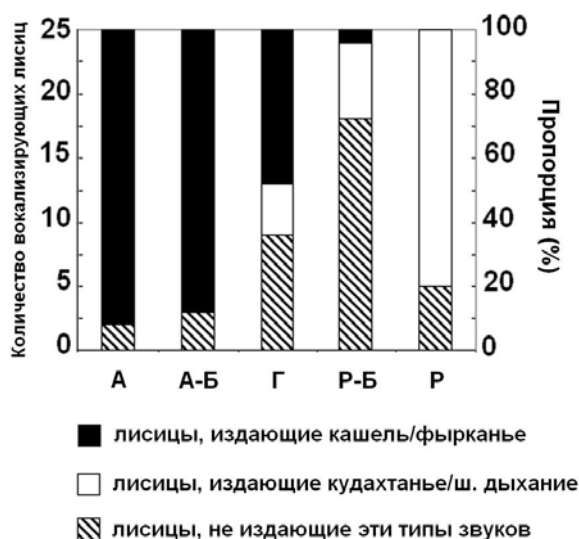


Рисунок 7. Количество и процент лисиц в каждой из пяти групп, издающих кашель/фыркание, кудахтанье/шумное дыхание, либо не издающих эти типы звуков: А – Агрессивные, А-Б – А-Беккроссы, Г – Гибридные, Р-Б – Р-Беккроссы, Р – Ручные лисицы.

Так как *скуления* встречались у всех пяти групп, мы проанализировали связь между индивидуальными оценками поведения лисиц и структурой *скулений* и обнаружили, что артикуляционные эффекты ритмика и клочотание и нелинейный феномен хаос отрицательно

коррелировали с оценкой поведения (Табл. 4).

5.2. Обсуждение. Только четыре типа звуков показали связь с агрессивностью или толерантностью лисиц по отношению к человеку. *Кудахтанье* и *шумное дыхание* встречались достоверно чаще среднего только у Ручных лисиц. *Кашель* и *фыркание* встречались достоверно чаще среднего у Агрессивных лисиц и А-Беккроссов. Таким образом, это исследование подтверждает результаты предыдущих Глав о том, что эти типы звуков можно рассматривать как вокальные индикаторы толерантности и агрессивности лисиц по отношению к человеку. В ряду групп: Агрессивные – А-Беккроссы – Гибридные – Р-Беккроссы – Ручные типы звуков, связанные с агрессивностью, постепенно замещались на типы звуков, связанных с толерантностью. Гибридные лисицы были единственной группой, у которой встречались все индикаторные типы звуков.

Таблица 4. Коэффициент корреляции Спирмана (r_s) между оценками поведения лисиц (ОП) и долей *скулений*, содержащих артикуляционные эффекты или нелинейные феномены. N - число животных; достоверные уровни значимости ($P < 0.0125$ после коррекции Бонферрони) выделены жирным шрифтом.

Корреляция между		r_s	P
ОП и артикуляционными эффектами (N = 117)	Все артикуляционные эффекты	-0.312	< 0.001
	Ритмика	-0.455	< 0.001
	Клочотание	-0.430	< 0.001
	Волна	0.289	0.002
ОП и нелинейными феноменами (N = 117)	Все нелинейные феномены	-0.263	0.004
	Частотные скачки	0.135	0.15
	Субгармоники	0.011	0.91
	Детерминированный хаос	-0.327	< 0.001

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 различными влияниями селекции на толерантность и на агрессивность на уровне кортизола у лисиц. В отличие от отбора на агрессивность, отбор на толерантность привел к снижению базального уровня кортизола у Ручных лисиц по сравнению с Контрольными в 4 раза (Оськина и др., 2008). Вокальное поведение Агрессивных лисиц на человека практически не отличалось

от Контрольных, тогда как вокальное поведение Ручных лисиц было принципиально иным (Глава 4).

Ни одна лисица в этом исследовании не комбинировала вокальные индикаторы агрессивности и толерантности в одном наборе звуков, издаваемых на человека. Можно заключить, что звуки, связанные с агрессивностью и толерантностью, являются дискретными фенотипическими признаками.

Только *скуление* встречалось у большинства животных во всех группах, и не было связано ни с агрессивностью, ни с толерантностью. Однако встречаемость в *скулениях* артикуляционных эффектов – ритмики и клекотания, и нелинейного феномена – детерминированного хаоса показала достоверную отрицательную корреляцию с оценками поведения. Это подтверждает связь между толерантностью/агрессивностью и способом продукции звуков. Как вокальные индикаторы агрессивности – *фырканье* и *кашель*, так и артикуляционные эффекты являются результатом работы вокального тракта, а не голосовых связок. Это позволяет предположить, что агрессивность по отношению к человеку вызывает напряжение определенных мышц (Zahavi, 1982), влияющих на форму вокального тракта и работу артикуляторов (язык, нижняя челюсть, парус) и согласуется с предсказанием мотивационно-структурных правил (Morton, 1977) о низкочастотной широкополосной структуре звуков в агрессивном контексте.

ГЛАВА 6. Вокальные реакции на конспецифика Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц

До сих пор остается неясным, распространяется ли влияние domestikации на вокальное поведение, направленные на конспецификов. **Целью** этой Главы было исследование вокализаций, сопровождающих агонистическое, аффилиативное и нейтральное поведение по отношению к конспецифику у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц.

Объектами были 120 самок, разделенных на 60 пар, из которых 20 пар принадлежали к Ручным, 20 – к Агрессивным и 20 – к Контрольным лисицам. Попарное ссаживание лисиц производили с 24 июля по 24 августа 2008 года. Лисицы ссаживаемой пары всегда принадлежали к одной и той же группе. Лисиц ссаживали на нейтральной территории в клетках из трех расположенных в ряд отсеков, между которыми имелись перегораживаемые проходы. До начала эксперимента лисицы проводили в крайних отсеках экспериментальных клеток 12 часов, чтобы привыкнуть к новой обстановке. Затем в течение 15-мин эксперимента лисицы могли свободно перемещаться по всем отсекам клетки и контактировать друг с другом. Аудио- и видеозапись проводилась в автоматическом режиме, чтобы исключить влияние людей. Полученные аудио и видео файлы обрабатывали отдельно с последующим совмещением.

По видео без аудио 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. После совмещения соответствующих аудио- и видео-файлов для каждой тестовой пары мы имели три набора данных по используемым типам звуков соответственно для трех типов поведения.

6.1. Результаты. Во всех трех группах лисиц длительность нейтрального поведения почти в два раза превышала длительности аффилиативного и агонистического поведения. Дисперсионный анализ не выявил достоверных

различий в длительностях нейтрального, affiliативного и агонистического типов поведения между Ручными, Агрессивными и Контрольными лисицами. Также, мы не обнаружили у лисиц никаких новых типов звуков при общении с конспецификами по сравнению с теми, которые они издают на человека: 6 из 8 типов, за исключением редко издаваемых *рычания* и *лая*, встречались у всех трех групп лисиц при всех трех типах поведения.

Влияние типа поведения, проявляемого лисицами, на частоту следования звуков было достоверно более высоким, чем влияние принадлежности лисицы к той или иной группе. Для всех трех групп, мы обнаружили достоверно более высокие суммарные частоты следования звуков во время агонистического поведения по сравнению с нейтральным или affiliативным (Рис. 8). При сравнении групп лисиц, только для Ручных лисиц была обнаружена достоверно более высокая суммарная частота следования звуков по сравнению с Агрессивными (Рис. 8).

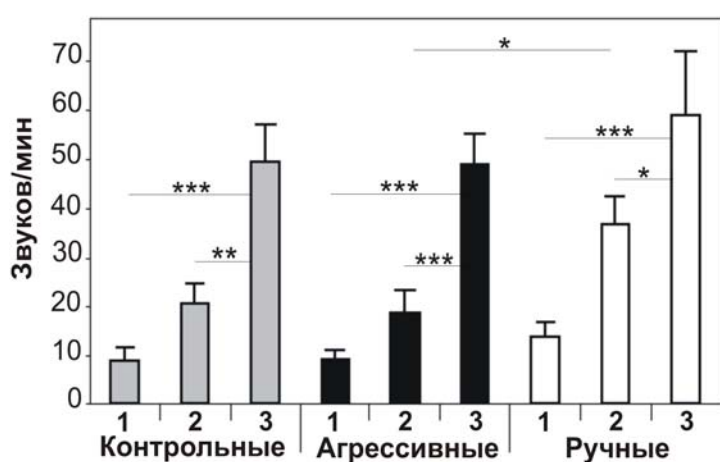


Рисунок 8. Средние значения (усы - SE) для суммарной частоты следования звуков в течение нейтрального (1), affiliативного (2) и агонистического (3) типов поведения, у лисиц Контрольной, Агрессивной и Ручной групп, и результаты сравнения между типами поведения и группами с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Пост-хок Ньюмана-Кейла: * - $P < 0.05$, ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

В отличие от взаимодействия с человеком, при внутривидовых взаимодействиях большинство лисиц независимо от принадлежности к группе издавали все индикаторные типы звуков, причем пропорция пар лисиц, издающих "индикаторные" типы звуков, не различалась между группами (тест Фишера, $P > 0.05$ для всех сравнений) (Рис. 9).

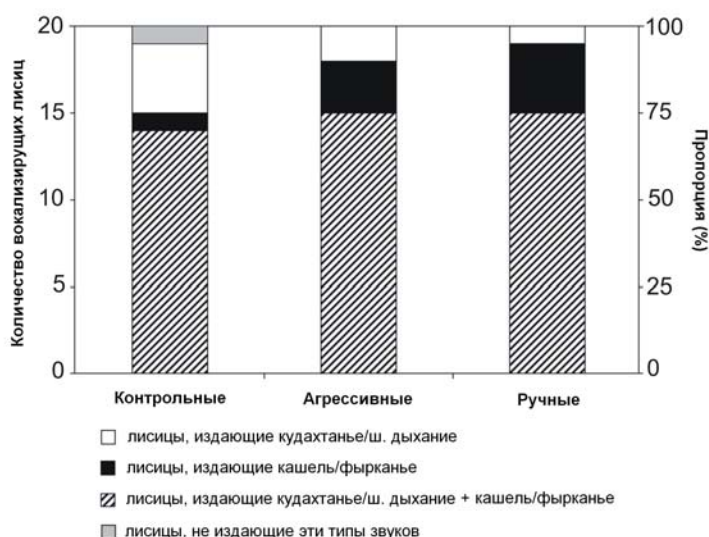


Рисунок 9. Количество и процент пар лисиц Контрольной, Агрессивной и Ручной групп, наряду с другими типами звуков издающих кашель/фыркание, кудахтанье/шумное дыхание, как кашель/фыркание так и кудахтанье/шумное дыхание, либо не издающих эти типы звуков.

6.2. Обсуждение. В отличие от двигательного и вокального поведения по отношению к человеку, при взаимодействии с конспецификами Контрольные, Ручные и Агрессивные лисицы демонстрировали больше сходства, нежели различий, как в пропорциях трех типов поведения, так и в вокализациях, сопутствующих каждому типу поведения.

Вокальные индикаторы толерантности, отсутствующие у Агрессивных лисиц по отношению к человеку, остаются незатронутыми по отношению к конспецификам, несмотря на направленный отбор на агрессивность. То же верно для вокальных индикаторов агрессивности у Ручных лисиц. Эти результаты свидетельствуют, что продукция вокальных индикаторов толерантности и агрессивности зависит от отношения лисицы к человеку – позитивного или негативного. То есть, продукция вокальных индикаторов 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/фырканья* по отношению к человеку и конспецификам подтверждают, что лисицы, принадлежащие любой группе, не рассматривают человека как конспецифика. В присутствии человека Ручные лисицы издают больше аффилиативных вокализаций, потому что процесс доместикации, вероятно, привел к ассоциированному с аффилиативными вокализациями внутреннему состоянию в присутствии человека. Агрессивные лисицы, с другой стороны, демонстрируют повышенную предрасположенность к негативному внутреннему состоянию в присутствии человека и, следовательно, издают больше агрессивных вокализаций. Наши данные согласуются с гипотезой 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 было ассоциировано с продуцированием *лая*.

ГЛАВА 7. Признаки эмоционального возбуждения в звуках фермерских серебристо-черных лисиц

Так как реакция на дискомфорт у многих животных наряду с двигательным поведением включает вокализации (например, Jürgens, 1976a,б, 1979; Grandin, 1998; Fichtel et al., 2001; Marchant et al., 2001; Blumstein et al., 2006), вокальные характеристики могут быть полезными индикаторами дискомфорта (обзоры в Weary, Fraser, 1995a; Watts, Stookey, 2000; Manteuffel et al., 2004). Остается актуальным поиск универсальных акустических индикаторов, отражающих степень дискомфорта во всех звуках независимо от их структуры.

Тестирование на подход человека широко применяются в исследованиях по оценке дискомфорта фермерских животных (обзор в Waiblinger et al., 2006), в том числе лисиц (Pedersen, Jeppesen, 1990; Pedersen, 1993; Bakken, 1998; Bakken et al., 1999; Trut, 1999; Kukekova et al., 2008). Контрольные лисицы демонстрируют избегательно-оборонительную реакцию на человека (Trut, 1999), и их гормональные реакции в ответ на удержание в руках подтверждают, что они испытывают дискомфорт при взаимодействии с человеком (Оськина и др., 2008). Поэтому мы считали, что сокращение дистанции между человеком и лисицей должно сопровождаться увеличением возбуждения животного, связанным с состоянием дискомфорта. **Целью** данной Главы было исследование вокальных реакций Контрольных лисиц на изменение дистанции между животным и человеком, для выявления акустических параметров, связанных с состоянием дискомфорта.

Регистрировали вокальное поведение 25 самок Контрольных лисиц во время теста Приближения-удаления. Запись звуков производили в июле – августе 2006 г. Тест Приближения-удаления длился 10 минут и состоял из 5 двухминутных

ступеней, в течение которых воздействие на фокальное животное со стороны человека сначала постепенно возрастало, а потом ослабевало. Тест начинался в момент подхода исследователя к клетке фокальной лисицы на расстояние 50 см. На 1 ступени исследователь оставался неподвижным; на 2 ступени совершал плавные движения телом и рукой из стороны в сторону, оставаясь на расстоянии 50 см; на 3 ступени сокращал дистанцию, делая шаг вперед, и совершал движения телом и рукой вперед и назад, касаясь пальцами дверцы клетки. 4 ступень полностью совпадала со 2 ступенью, а 5 ступень копировала 1 ступень.

Кроме расчета доли вокальной активности и частоты следования звуков для каждой ступени каждого теста, мы измеряли частоту максимальной амплитуды и три квартили спектра всех звуков. Всего было проанализировано 5838 звуков. Также, для каждой ступени теста мы подготовили слитые звуки путем вырезания всех пауз между звуками данной ступени и посторонних шумов. Всего мы подготовили 125 слитых звуков, по 5 для каждой лисицы. В слитых звуках мы измеряли длительность, частоту максимальной амплитуды и три квартили спектра, как и в отдельных звуках.

7.1. Результаты. Как общее количество звуков, так и пропорции звуков разных типов достоверно различались между всеми ступенями теста (χ^2 тест, $P < 0.01$ для всех сравнений) (Рис. 10). Пропорции *фыркания* и *мычания* снижались при увеличении воздействия со стороны человека и увеличивались с его

ослаблением, тогда как *кашель* показывал обратную картину (Рис. 10).

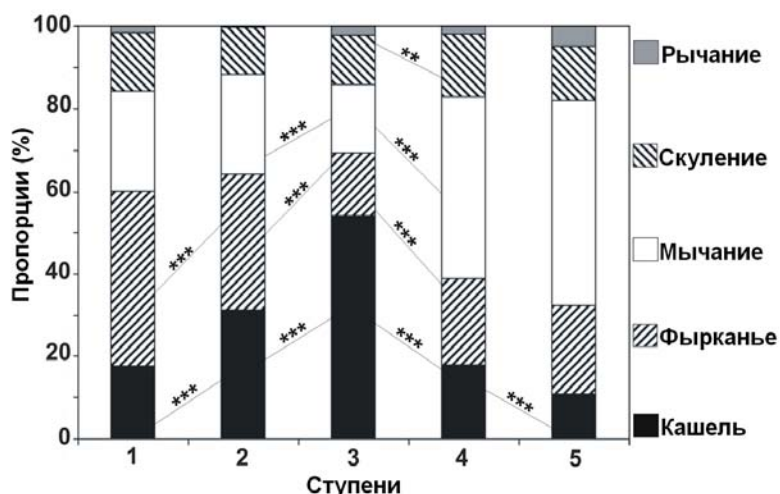


Рисунок 10. Пропорции звуков различных типов, изданных на 5 последовательных ступенях теста Приближения-удаления, и результаты сравнения между ступенями теста с помощью теста Фишера: ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние ступени теста на суммарную частоту следования звуков ($F_{4,96} = 30.55$, $P < 0.001$), и на частоту следования *кашлей* ($F_{4,96} = 21.36$, $P < 0.001$), *фырканий* ($F_{4,96} = 7.23$, $P < 0.001$), *скулений* ($F_{4,96} = 3.83$, $P = 0.006$) и *мычаний* ($F_{4,96} = 4.01$, $P = 0.005$). Значения суммарной частоты следования звуков были минимальными на 1 и 5 ступенях и максимальными на 3 ступени (Рис. 11). Динамика изменения доли вокальной активности совпадала с таковой суммарной частоты следования звуков, возрастая между ступенями 1 и 3 и снижаясь между ступенями 3 и 5 (Рис. 12). Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние ступени теста на долю вокальной активности ($F_{4,96} = 6.49$, $P < 0.001$).

Для слитых звуков дисперсионный анализ также выявил достоверное влияние ступени теста на частоту максимальной амплитуды ($F_{4,96} = 8.26$, $P < 0.001$), нижнюю ($F_{4,96} = 13.31$, $P < 0.001$), среднюю ($F_{4,96} = 8.79$, $P < 0.001$) и верхнюю ($F_{4,96} = 8.42$, $P < 0.001$) квартили, и энтропию ($F_{4,96} = 10.67$, $P < 0.001$). Значения всех пяти переменных возрастали между ступенями 1 и 3 и снижались между ступенями 3 и 5.

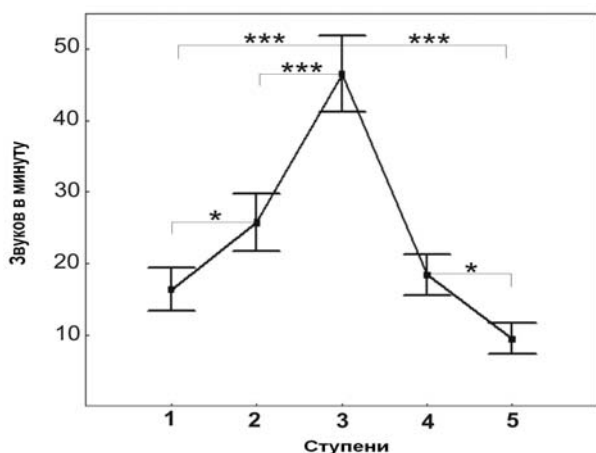


Рисунок 11. Значения (среднее±SE) суммарной частоты следования звуков на 5 последовательных ступенях теста Приближения-удаления. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: * - $P < 0.05$, ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

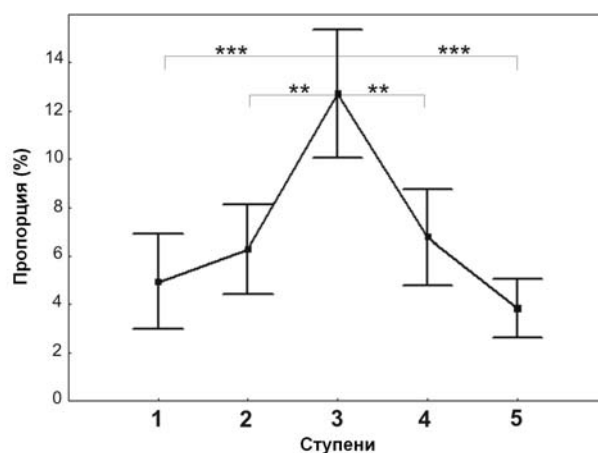


Рисунок 12. Значения (среднее±SE) доли вокальной активности на 5 последовательных ступенях теста Приближения-удаления. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

7.2. Обсуждение. Пропорции разных типов звуков кодировали изменения уровня возбуждения негативного эмоционального состояния лисиц намного лучше, чем изменения значений акустических переменных звуков отдельных типов. Это связано с использованием лисицами звуков, структура которых схожа в пределах одного типа и сильно различается между типами.

Слитые звуки, объединяющие все звуки, изданные фокальной 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 они позволяли учитывать изменения пропорций звуков разных типов. Так как 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*) и наоборот.

Доля вокальной активности, суммирующая длительности 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, частоту следования звуков), сопутствующих изменениям эмоционального возбуждения, связанного с состоянием дискомфорта. Для многих других видов млекопитающих также было обнаружено возрастание значений энергетических параметров (отражающих смещение энергии звука к более высоким частотам звукового диапазона), при усилении дискомфорта. Мы предположили, что изменение доли вокальной активности и перераспределение энергии в спектре звука могут представлять собой универсальные для всех

млекопитающих и для звуков любой структуры индикаторы степени эмоционального возбуждения.

ГЛАВА 8. Влияние знака и силы эмоционального возбуждения на звуки Ручных и Агрессивных лисиц

Ручные и Агрессивные лисицы предоставляют уникальную возможность оценить влияние на акустические характеристики не только силы, но и знака эмоционального возбуждения. Так как позитивное и негативное отношение к человеку у этих лисиц генетически предопределено, одно и тоже воздействие со стороны человека должно вызывать изменение эмоционального возбуждения, которое в зависимости от принадлежности лисицы к Ручной или Агрессивной группе будет позитивным или негативным. **Цель** данной Главы заключалась в выявлении акустических параметров, кодирующих возрастание эмоционального возбуждения независимо от знака эмоций, положительного или негативного.

Тесты Приближения-удаления были проведены в июле-августе 2006 года и в июне 2007 года с 25 Ручными и 25 Агрессивными самками. Звуки были обработаны как описано в Главе 7. Было подготовлено 105 слитых звуков для 21 из 25 Ручных лисиц и 120 слитых звуков для 24 из 25 Агрессивных лисиц, поскольку 4 Ручных и 1 Агрессивная лисица не кричали на одной из ступеней теста.

8.1. Результаты. Ручные и Агрессивные лисицы демонстрировали различные динамики встречаемости различных типов звуков в течение теста (Рис. 13). У Агрессивных лисиц пропорции звуков разных типов достоверно различались между всеми ступенями теста, у Ручных лисиц - между всеми ступенями, кроме 4 и 5 (χ^2 тест, $P < 0.001$ для всех сравнений) (Рис. 13). Агрессивные лисицы издавали тот же набор звуков, что и Контрольные, и изменения пропорций этих звуков

были сходны у животных этих двух групп (Рис. 10, 13). Ручные лисицы издавали на человека иной набор типов звуков, среди которых преобладали *шумное дыхание* и *кудахтанье* (Рис. 13).

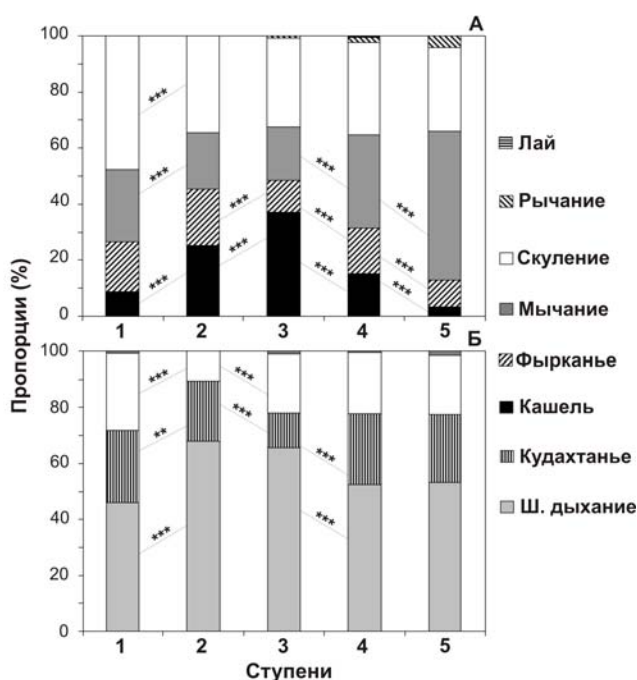


Рисунок 13. Пропорции звуков различных типов, изданных на пяти последовательных ступенях теста Приближения-удаления, проведенного с Ручными (а) и Агрессивными (б) лисицами, и результаты сравнения между последовательными ступенями теста с помощью теста Фишера: ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

Ручные и Агрессивные лисицы демонстрировали как сходные значения частоты следования звуков, так и сходные тренды их изменений от ступени к ступени теста (Рис. 14). Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние ступени теста на частоту следования звуков у Ручных ($F_{4,96} = 9.20$, $P < 0.001$) и у Агрессивных лисиц ($F_{4,96} = 30.73$, $P < 0.001$) (Рис. 14).

Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние ступени теста на долю вокальной активности у Ручных ($F_{4,96} = 7.65, P < 0.001$) и Агрессивных лисиц ($F_{4,96} = 10.12, P < 0.001$). Хотя значения доли вокальной активности у Ручных лисиц было достоверно ниже, чем у Агрессивных, динамика изменений этих значений была сходной для двух групп, возрастая от 1 к 3 ступени и снижаясь от 3 к 5 ступени (Рис. 15). Частота максимальной амплитуды отражала влияние ступени теста только у Агрессивных ($F_{4,92} = 6.96, P < 0.001$), но не у Ручных лисиц ($F_{4,80} = 1.42, P = 0.23$), у которых они были высокими на 1 ступени и постепенно снижались к 5 ступени (Рис. 16).

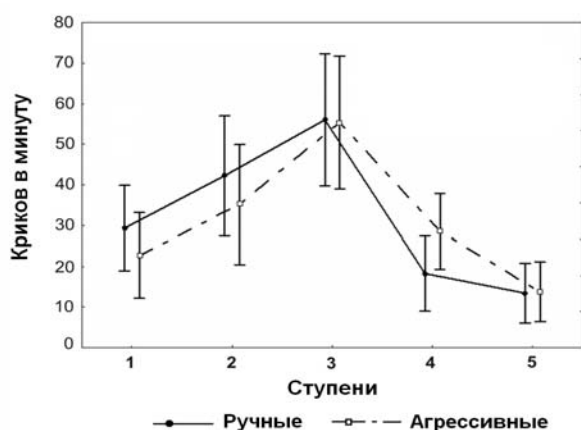


Рисунок 14. Значения частоты следования звуков на пяти последовательных ступенях теста Приближения-удаления, проведенного с Ручными (сплошная линия) и Агрессивными (пунктирная линия) лисицами. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала.

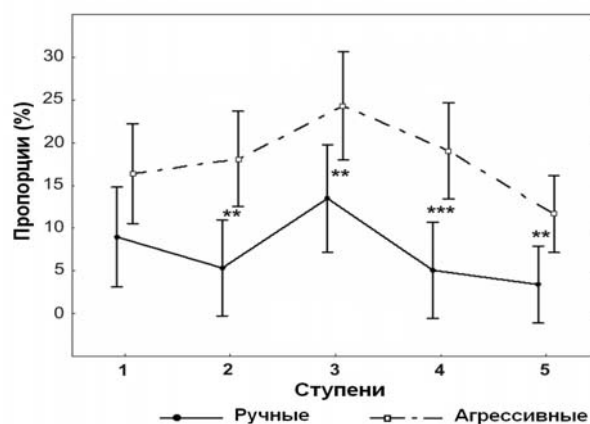


Рисунок 15. Значения доли вокальной активности на пяти последовательных ступенях теста Приближения-удаления, проведенного с Ручными (сплошная линия) и Агрессивными (пунктирная линия) лисицами. Пост-хок F-тест между Ручными и Агрессивными лисицами: ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала.

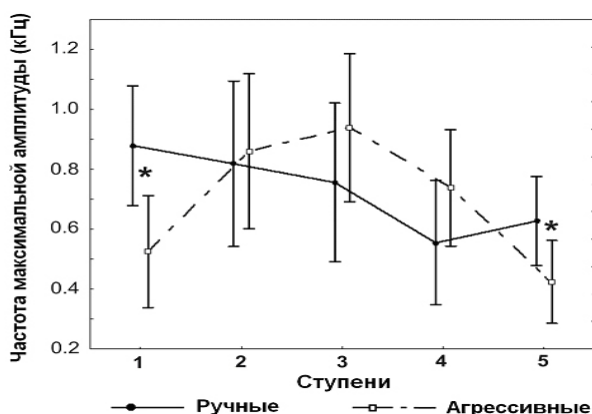


Рисунок 16. Значения частоты максимальной амплитуды слитых звуков на пяти последовательных ступенях теста Приближения-удаления, проведенной с Ручными (сплошная линия) и Агрессивными (пунктирная линия) группами. Пост-хок F-тест между Ручными и Агрессивными лисицами: * - $P < 0.05$. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала.

8.2. Обсуждение.

Частота следования криков и доля вокальной активностей менялись сходно у Ручных и Агрессивных лисиц в связи с изменениями дистанции между животным и человеком. 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 тоже время, динамики значений частоты максимальной амплитуды слитых звуков и пропорций

различных типов звуков сильно различались между группами лисиц, что позволяет предположить их связь со знаком эмоции.

Частота следования звуков и доля вокальной активности связаны со степенью эмоционального возбуждения и у других видов млекопитающих (обзоры в Gould, 1983; Володин и др., 2009). У Контрольных лисиц эти два параметра также отражали степень возбуждения лисиц (Глава 7). Таким образом, тенденции изменений этих двух параметров вокальной активности были одинаковы у лисиц всех трех групп несмотря на различия в знаках эмоций, испытываемых лисицами по отношению к человеку.

Динамики значений частоты максимальной амплитуды слитых звуков различались между Ручными и Агрессивными лисицами. Эти различия являются скорее индикатором знака эмоции, нежели уровня эмоционального возбуждения. Это может быть связано 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 (см. Главу 3). Следовательно, пропорции этих типов звуков влияли на частоту максимальной амплитуды слитых звуков. Таким образом, пропорции различных типов звуков были наиболее надёжными акустическими индикаторами знака эмоции у лисиц.

ГЛАВА 9. Угасание вокальной активности на человека у Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц

Ручные лисицы, в отличие от Агрессивных и Контрольных, при появлении человека перед их клетками демонстрировали всплески аффилиативного поведения (Trut, 1999; Trut et al., 2009), и вокальной активности (Глава 8). Такое поведение сходно с поведением домашних собак (Coppinger, Coppinger, 2001) и, возможно, представляет собой механизм вовлечения людей во взаимодействие с животным. **Целью** данной Главы было сравнение вокальных реакций Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц на человека, демонстрирующего к ним эмоционально-нейтральное отношение.

Статичные тесты проводили в июне 2007 года с 15 Ручными, 15 Агрессивными и 15 Контрольными лисицами. В течение 5-мин теста экспериментатор стоял в 50 см перед клеткой, выполняя однообразные движения рукой из стороны в сторону, так что воздействие со стороны человека оставалось на одном и том же уровне.

9.1. Результаты. Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние минуты теста на частоту следования криков у Ручных ($F_{4,56} = 4.74$, $P = 0.002$), но не у Агрессивных ($F_{4,56} = 0.39$, $P = 0.81$) или Контрольных ($F_{4,56} = 0.95$, $P = 0.44$) лисиц (Рис. 17). Только Ручные лисицы показывали снижение значений частоты следования звуков между первой и последующими минутами. Между группами значения частоты следования звуков различались только на первой минуте теста и были достоверно более высокими у Ручных лисиц по сравнению с Контрольными (Рис. 17). Однако доля вокальной активности не менялась от минуты к минуте у всех 3 групп (Рис. 18). Дисперсионный анализ не выявил достоверного влияния минуты теста на долю вокальной активности у Ручных ($F_{4,56} = 1.38$, $P = 0.25$), Агрессивных ($F_{4,56} = 0.51$, $P = 0.73$) или Контрольных ($F_{4,56} = 2.33$, $P = 0.07$) лисиц.

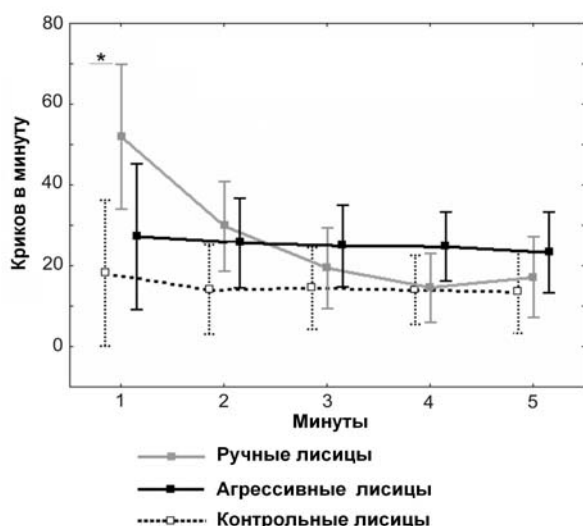


Рисунок 17. Значения частоты следования звуков на пяти последовательных минутах Статичного теста, проведенного с Ручными, Агрессивными и Контрольными лисицами. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла между Ручными и Контрольными лисицами: * - $P < 0.05$.

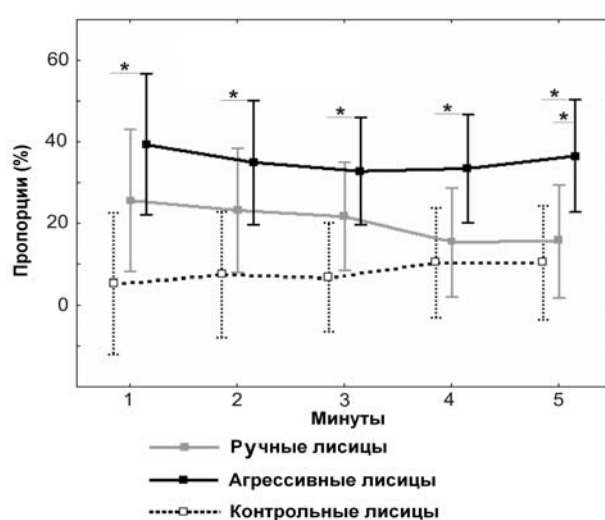


Рисунок 18. Значения доли вокальной активности на пяти последовательных минутах Статичного теста, проведенного с Ручными, Агрессивными и Контрольными лисицами. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла между Агрессивными и Контрольными и между Агрессивными и Ручными лисицами: * - $P < 0.05$.

9.2. Обсуждение. Только Ручные лисицы показывали взрывную вокальную реакцию по отношению к незнакомому человеку в течение первой минуты теста, за которой следовало угасание из-за отказа человека вступать во взаимодействие. У Агрессивных и Контрольных лисиц частота следования звуков сохранялась постоянной в течение теста.

Высокая частота следования звуков у Ручных лисиц при появлении человека была обусловлена тем, что они издавали короткие звуки, следующие через небольшие промежутки такие как *кудахтанье* и *шумное дыхание*. По некоторым параметрам структуры и звучанию *кудахтанья* очень похожи на смех человека. Смех издается последовательностями со средней частотой следования 4.37 звуков в секунду (Bachowski et al., 2001). *Кудахтанье* и *шумное дыхание* также издаются последовательностями со средней частотой следования 4.76 *кудахтаний* в секунду и 5.56 *шумных дыханий* в секунду (Глава 3). Все три типа звуков короткие; 110 ± 80 мс голосовой смех, 60 ± 10 мс *кудахтанье* и 42 ± 9 мс *шумное дыхание*. Диапазоны основных частот голосового смеха у женщин (355 – 415 Гц) и *кудахтанья* самок лисиц (330 – 490 Гц) также очень близки друг к другу (Bachowski et al., 2001, Глава 3). Сходство структуры звуков Ручных лисиц, на человека, и человеческого смеха может объяснить легкость вовлечения людей в аффилиативные взаимодействия с Ручными лисицами. Поведение, направленное на вовлечение людей во взаимодействие отмечается у Ручных лисиц уже во время первого тестирования на поведение в возрасте 1 месяца (Trut, 1999). Возможно, что domestикация обуславливает запуск данного поведения при первом взаимодействии с человеком, а затем положительные обратные связи возникают и укрепляются на основании оперантного научения.

ВЫВОДЫ

1. Вокальное поведение Агрессивных и Контрольных лисиц было сходным, тогда как вокальное поведение Ручных лисиц сильно отличалось от этих групп, и не зависело от пола лисиц и степени воздействия со стороны человека.

2. Гибриды между Ручными и Агрессивными лисицами издавали на человека звуки, связанные либо с толерантностью, либо с агрессивностью. Эти вокальные индикаторы являлись дискретными фенотипическими признаками, поскольку не было ни одной лисицы, которая издавала бы их одновременно.

3. При взаимодействии с конспецификами Контрольные, Ручные и Агрессивные лисицы показали сходство как в пропорциях нейтрального, аффилиативного и агонистического типов поведения, так и в вокализациях, сопутствующих каждому типу поведения.

4. Степень дискомфорта, который испытывали Контрольные лисицы, отражалась в частоте следования звуков, доле вокальной активности и энергетических параметрах звуков.

5. Знак и сила эмоционального возбуждения отражались в различных характеристиках вокального поведения лисиц. Знак эмоций проявлялся в использовании разных типов звуков. Уровень эмоционального возбуждения проявлялся как в пропорциях этих типов звуков, так и в частоте следования звуков и доле вокальной активности.

6. Высокая вокальная активность и сходство звуков Ручных лисиц на людей с человеческим смехом может служить механизмом вовлечения человека во взаимодействие с животным.

Благодарности. Я выражаю огромную благодарность моему руководителю, Илье Александровичу Володину, а также Елене Владимировне Володиной, за неоценимую и всестороннюю помощь в создании этой научной работы. Я глубоко признательна Людмиле Николаевне Трут за предоставленную возможность работать на экспериментальной звероферме Института Цитологии и Генетики СО РАН и содействие в нашем исследовании. Большое спасибо Анастасии Владимировне Харламовой, Ирине Васильевне Пивоваровой, Татьяне Ивановне Семеновой и всем сотрудникам экспериментальной зверофермы за помощь и поддержку в моей работе и за предоставленную литературу. Хочу поблагодарить всех сотрудников научного отдела Московского Зоопарка за тщательное и плодотворное обсуждение материалов диссертации. Благодарю Н.А. Формозова за рецензирование рукописи. Спасибо всем моим родным, друзьям и однокурсникам за моральную поддержку. Исследования поддержаны грантами РФФИ № 06-04-48400 и 09-04-00416.

Публикации по теме диссертации

Статьи в журналах из списка ВАК:

1. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Trut L.N., 2008. To bark or not to bark: Vocalization in red foxes selected for tameness or aggressiveness toward humans // Bioacoustics. V. 18. P. 99-132.
2. Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Трут Л.Н., Харламова А.В., 2008. Устойчивый эффект селекции по поведению на вокализации серебристо-черных лисиц // Информационный вестник ВОГиС. Т. 12. Вып. 1-2. С. 24-31.

3. Володин И.А., Володина Е.В., Гоголева С.С., Доронина Л.О., 2008. Индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека // Журнал общей биологии. Т. 70. № 3. С. 210-224.
4. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut, L.N., 2009. Kind granddaughters of angry grandmothers: the effect of domestication on vocalization in cross-bred silver foxes // Behavioural Processes. V. 81. P. 369-375.
5. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut, L.N., 2010a. Vocalization toward conspecifics in silver foxes (*Vulpes vulpes*) selected for tame or aggressive behavior toward humans // Behavioural Processes. V. 84. P. 547-554.
6. Gogoleva S.S., Volodina E.V., Volodin I.A., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2010б. The gradual vocal responses to human-provoked discomfort in farmed silver foxes // Acta Ethologica V. 13. P. 75-85.
7. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2010в. Sign and strength of emotional arousal: Vocal correlates of positive and negative attitudes to humans in silver foxes (*Vulpes vulpes*) // Behaviour. V. 147. doi: 10.1163/000579510X528242.

Статьи в сборниках и журналах (не входящих в перечень ВАК):

8. Гоголева С.С., Володина Е.В., Володин И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н., 2008. А если вы споете, а может быть, залаете... // Наука и жизнь. № 9. С. 58-62.

Материалы и тезисы конференций:

9. Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Трут Л.Н., 2007. Влияние domestikации на вокализации обыкновенной лисицы, *Vulpes vulpes* // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания, М. С. 97.
10. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Trut L.N., 2007. Domestication changes the vocal expression of emotional arousal toward humans in the red fox *Vulpes vulpes* // 6th International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics. Berlin: IZW. P. 93.
11. Volodina E., Gogoleva S., Volodin I., Trut L., 2007. Domestication effects to vocalization toward humans in the red fox *Vulpes vulpes* // 6th International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics. Berlin: IZW. P. 242.
12. Volodina E.V., Gogoleva S.S., Volodin I.A., Trut L.N., 2007. Selection for tame or aggressive behaviour toward humans affects vocalization in the red fox *Vulpes vulpes* // XXI International Congress of International BioAcoustic Council, Abstracts. Pavia: Pragma Congressi. P. 34.
13. Гоголева С.С., Володина Е.В., Трут Л.Н., 2007. Вокальные реакции обыкновенных лисиц (*Vulpes vulpes*) зависят от принадлежности к селекционной группе // Сборник тезисов «IV Всероссийская конференция по поведению животных». М.: Т-во научных изданий КМК. С. 161-162.
14. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2009. Discrete vocal traits in tame and aggressive strains of silver foxes and in crosses between them // XXII International BioAcoustical Council, Abstracts. Lisbon. P. 37.
15. Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Харламова А.В., Трут Л.Н., 2009. Связь вокального поведения серебристо-черных лисиц с характером их реагирования на человека // 2-я научная конференция «Поведение и поведенческая экология млекопитающих». Матер. науч. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 52.