

**Česká zemědělská univerzita v Praze**  
**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**  
**Katedra etologie a zájmových chovů**



**Akustická komunikace u psa domácího**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Veronika Egrtová**

**Obor studia: Kynologie (ABPCKS)**

**Vedoucí práce: Ing. Milena Santariová, Ph.D.**

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci Akustická komunikace u psa domácího jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Mileně Santariové, Ph.D. za odborné vedení práce a cenné rady, které mi pomohly tuto práci zkompletovat. Rovněž bych ráda poděkovala své rodině, která mě během celého studia podporovala.

# Akustická komunikace u psa domácího

## Souhrn

Práce je zaměřena na akustickou komunikaci u psa domácího (*Canis familiaris*), a to vnitrodruhovou i mezidruhovou. Celou řadou studií je zde doloženo, jaký vliv na akustickou komunikaci psa domácího měla jeho domestikace a cílený vliv člověka. Čtenář zde získá informace o změnách, ke kterým v rámci intraspecifické komunikace mezi psem a vlkem došlo. U obou je pozornost směřována ke specifickým rozdílům ve využití vokalizačních signálů, které se změnilly v důsledku odlišného stylu života. V intraspecifické akustické komunikaci mezi psy je vyzdvížena především funkcionalita signálů vrčení a štěkání, díky nimž jsou psi schopni rozpoznat velikost volajícího psa či určit, zda se jedná o známého nebo neznámého psa včetně kontextu daného štěkotu.

Interspecifická komunikace mezi psem a člověkem je na velmi vysoké úrovni. Popsané experimenty dokládají to, jak dospělí lidé dokázali porozumět psím vokálním projevům a pochopit kontext, ve kterém psi vokalizovali, a naopak do jaké míry jsou psi schopni porozumět lidské řeči, její emotivní i lexikální složce. Také děti v určování agrese, z poslechu psí vokalizace, byly stejně úspěšné jako dospělí. Dále se zjistilo, že děti mnohem lépe interpretují akustické signály než vizuální. Ohledně psího štěkání je v práci pojednáno také z dalšího úhlu pohledu, kdy nadměrný štěkot je lidmi vnímán jako nepříjemný a rušivý hluk.

**Klíčová slova:** Interspecifická komunikace, intraspecifická komunikace, pes, akustická komunikace, člověk, vlk

# Canine acoustic communication

## Summary

The thesis is aimed at acoustic communication at dogs (*Canis familiaris*), both intraspecific and interspecific. What kind of influence the domestication and purposeful effect of people have had on acoustic domestication of dogs is documented here by several studies. A reader obtains information about changes happening in intraspecific communication among dogs and wolves. The attention is focused on specific differences in using of vocalization signals in both subspecies, and these have undergone changes in consequence of different lifestyles. Especially functions of growling and barking are highlighted in intraspecific acoustic communication among dogs, thanks to them dogs can distinguish the size of calling dog or decide if the calling dog is familiar or unfamiliar and also recognize the context of the barking.

The interspecific communication between dogs and humans is on a very high level. Described experiments give evidence of the facts that adults can understand dog vocal expressions and comprehend context in which dogs vocalize. Moreover, dogs can understand human speech, both its emotive and lexical parts. Also, children are as successful as adults in recognizing aggression from listening to dogs' vocalization. Next findings show that children can interpret acoustic signals much better than visual ones. Barking is also considered as a topic which can be perceived as an excessive, unpleasant and disturbing noise by people.

**Keywords:** Interspecific communication, intraspecific communication, dog, acoustic communication, human, wolf

# Obsah

1 Úvod.....	7
2 Cíl práce .....	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Komunikace psů.....	9
3.1.1 Vizuální komunikace .....	10
3.1.2 Olfaktorická komunikace.....	12
3.1.3 Taktilní komunikace .....	13
3.1.4 Akustická komunikace.....	14
3.2 Vliv domestikace na komunikaci psů .....	18
3.2.1 Belyaevův experiment .....	20
3.3 Rozdíly v akustické komunikaci psů a vlků.....	24
3.4 Akustická komunikace mezi psy.....	26
3.4.1 Význam vrčení v inraspecifické komunikaci.....	26
3.4.2 Psi se rozeznávají na základě štěkotu .....	27
3.5 Akustická komunikace mezi člověkem a psem .....	29
3.5.1 Schopnost psů rozumět lidské řeči.....	29
3.5.2 Chápání lidských emocí psem .....	31
3.5.3 Schopnost lidí porozumět akustickým signálům psa .....	31
3.5.4 Schopnost dětí interpretovat akustické signály psa .....	33
3.5.5 Vokalizace jako behaviorální porucha u psa .....	35
4 Závěr .....	36
5 Seznam literatury .....	37

# 1 Úvod

Společné soužití lidí a psů začalo zhruba před 16 000 lety (Perri et al. 2019). Tím odstartoval dlouhodobý proces domestikace čili postupná a trvalá změna divokého zvířete ve zvíře domácí (Larson & Burger 2013). Paralelu procesu domestikace, která probíhala u psa, lze pozorovat v experimentu zaměřeném na domestikaci krotkých lišek (Trut 1999). Pomocí tohoto experimentu lidé odhalili změny ve fyziologii (Trut et al. 1972; Belyaev 1979), morfologii (Belyaev 1979), anatomii (Trut 1991) a také v komunikaci zkoumaných jedinců (Gogoleva et al. 2008a, b). Tyto změny platí i pro jiná domestikovaná zvířata (Belyaev 1979; Trut 1999). Během domestikace se pes začal v některých behaviorálních směrech odlišovat od svého jediného předka - vlka (Morey 1994). Rozdíly lze pozorovat právě například ve způsobu jejich komunikace (Joslin 1967; Miklosi et al. 2005; Pongrácz et al. 2010, 2011).

Psi mezi sebou komunikují řadou způsobů, mezi které patří jejich postoje těla (Handelman 2008; Beerda et al. 1997; Mellor 2018), pachy (Fox 1971; Lisberg & Snowdon 2009), dotyky (Handelman 2008; Kuhne et al. 2012) a zvukové projevy (Taylor et al. 2010; Pongrácz et al. 2014). Mezi zvukové projevy lidé zařazují například štěkání, vrčení, kňučení apod. (Bleicher 1963; Cohen & Fox 1976; Fitch 2000). Prostřednictvím vokálních projevů si psi dokáží předávat širokou škálu informací a komunikovat tak mezi sebou i lidmi (Taylor et al. 2010; Pongrácz et al. 2006, 2011, 2014). Vlci všechny tyto komunikační kanály využívají obdobně, avšak vyskytují se u nich určité specifické rozdíly (Pongrácz et al. 2010).

S lidmi psi komunikují z velké části prostřednictvím akustické komunikace (Pongrácz et al. 2006, 2011). Dokáží pomocí ní člověka varovat, ale i upoutat jeho pozornost či dát najevo svůj emoční stav (Beaver 1999). Psi také na základě akustických signálů od lidí přijímají informace a dokáží chápat lidské emoce (Kaminski et al. 2004; Yong & Ruffman 2014).

Mezi nejčastější akustické signály, kterými pes komunikuje s člověkem, patří štěkot (Pongrácz et al. 2010, 2011). Bohužel jeho nadměrné používání může vyústit až v behaviorální problém, který do velké míry znesnadňuje vzájemné soužití psa a člověka (Jégh-Czinege et al. 2019).

## **2 Cíl práce**

Zpracování rešerše mapující akustickou komunikaci psa domácího. Zejména je třeba zaměřit se na specifika odlišující akustické projevy psa domácího od vlka obecného a dále pak na problematiku mezidruhové komunikace psa a člověka.



## 3 Literární rešerše

### 3.1 Komunikace psů

Komunikace slouží jako přenos informací od odesílatele k příjemci. Odesílatel, který vysílá signály, může změnit chování příjemce (Landsberg et al. 2013). U zvířat se komunikace vyvinula tak, že mohou učinit svá rozhodnutí na základě morfologie, fyziologie či chování ostatních. Způsoby pro příjem informací se vyvíjejí, aby jejich interpretace byla co nejspolehlivější a nejúčinnější. I signály procházejí vývojem pro zvýšení spolehlivosti komunikace, aby je příjemce správně pochopil, což je v zájmu odesílatele (Endler 1993).

Komunikace se dělí na intraspecifickou a interspecifickou. Intraspecifická komunikace je komunikace mezi jedinci stejného druhu (Regnier 1971), kdy spolu komunikuje například pes se psem (Pongrácz et al. 2014). Pokud spolu komunikují dva jedinci různých druhů, mluví se zde o interspecifické komunikaci (Regnier 1971). Jedná se například o komunikaci mezi psem a člověkem (Pongrácz et al. 2006; Faragó et al. 2017). Během těchto komunikací zvířata používají široký rozsah signálů (Bradbury & Vehrencamp 1998). Komunikační signály byly formovány pomocí přirozeného výběru za účelem ovlivnit chování druhých (Laidre & Johnstone 2013). Tyto signály slouží zvířatům jako informace o jejich vnitřním stavu, sociálním postavení či jejich náladě (Bradbury & Vehrencamp 1998). Různé typy signálů také přináší zvířatům vynikající možnosti komunikace v prostředí, ve kterém se nacházejí. Například akustické signály využívají zvířata mnohem více v hustých lesích, kde by vizuální signály byly nedostatečné (Laidre & Johnstone 2013).

Mezi komunikační signály patří:

- Vizuální signály – signály přijímané zrakem. Patří mezi ně postoj těla (Handelman 2008; Beerda et al. 1997), gesta (Miklosi et al. 2003b; Virányi et al. 2008) a mimika (Kaminski et al. 2017).
- Akustické signály – zvuky přijímané sluchovým orgánem, mohou být přenášeny na dlouhé vzdálenosti. Během přenosu různými prostředím se signály rozkládají v amplitudě, spektrální a časové struktuře (Forrest 1994).

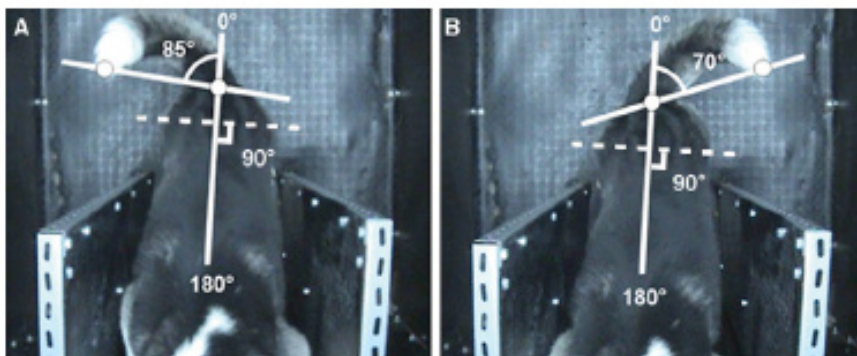
- Pachové (chemické) signály – zaměřují se na vnímání molekul (odorantů), které se přenášejí od jednoho zvířete k druhému vzduchem nebo vodou (Bossert & Wilson 1963).
- Dotykové (taktilní) signály – jedná se o fyzický kontakt. Taktilní signály mohou být vnímány druhým jedincem jako dominantní gesto, stejně tak mohou soužít k udržení sociální sounáležitosti (Handelman 2008; Kuhne et al. 2012).
- Elektro-senzorické signály – při své komunikaci je využívají například slabě elektrické ryby čeledi Mormyridae (rypounovití). Tyto elektro-senzorické signály jim pomáhají komunikovat s konspicivními jedinci tím, že vysílají sekvence elektrických signálů (Worm et al. 2018).
- Vibrační (seismické) signály – prostřednictvím seismických signálů spolu komunikují sloni. Komunikují takto za vhodných podmínek, kdy se vlny infrazvukových vokalizací šíří po povrchu déle než vzduchem přenášené akustické signály nebo když je výhodná multimodální komunikace (Günther et al. 2004).

Psi v intraspecifické a interspecifické komunikaci používají signály vizuální (Miklosi et al. 2003b; Somppi et al. 2013, 2016), taktilní (Handelman 2008; Kuhne et al. 2012; Firnkes et al. 2017), olfaktorické (Fox 1971; Lisberg & Snowdon 2009) a akustické (Feddersen-Petersen 2000; Pongrácz et al. 2010, 2011; Faragó et al. 2017).

### 3.1.1 Vizuální komunikace

Informace o vnitřním naladění získává pes i člověk z různých vizuálních signálů. Mezi takové signály může patřit výraz obličeje (Kaminski et al. 2017) a různé postoje těla. Například poloha uší psa lidem dává najevo, zda je pes znepokojený, vystrašený nebo pozorný. Tlma uvolněná, mírně otevřená a jazyk lehce vytažený je u psa signál, že je uvolněný (Mellor 2018). Pes otáčí hlavu od nepříjemného stimulu. Zvedá končetinu, aby naznačil svoji nejistotu nebo si olizuje pysky, jako konejšivý signál pro druhého jedince (Handelman 2008; Beerda et al. 1997). Konejšivé signály (otáčení hlavy, strnutí, odvrácení se, lehání na záda atd.) mohou také předcházet agresivnímu chování mezi psy. Pokud byl konejšivý signál vyslán po agresivním chování, tak s největší pravděpodobností byla snížena agrese útočícího psa. Málo kdy se stane, že by útočnickova agrese vzrostla nebo zůstala nezměněna (Firnkes et al. 2017).

Pes s ostatními psy i s lidmi vizuálně komunikuje také prostřednictvím svého ocasu. Lze u něj pozorovat směr pohybu ocasu. Pokud na psa působí pozitivní podnět, tak se ocas stáčí více k pravé straně (aktivace levé hemisféry) a naopak, když se pes dívá na negativní stimul, stáčí se ocas k levé straně viz obr. 1 (aktivace pravé hemisféry) (Quaranta et al. 2007).



Obr. 1: A – směr pohybu ocasu vpravo a B – směr pohybu ocasu vlevo (Quaranta et al. 2007)

Ocas psa i vlka podává informace o jejich psychickém stavu. Když je ocas vztyčený vzhůru nebo je do oblouku, dává pes najevo, že je vzrušený. Naopak pokud ho má snížený, jedná se o známku podřízenosti či strachu (Fox 1971).

Pes domácí zaměřuje svou pozornost především na oblast očí (Somppi et al. 2013, 2016). Mohou se více zaměřovat i na tlamu a střední část obličeje, když je obličejový výraz druhého psa neutrální či ohrožující. Také bylo zjištěno, že psi pozorovali déle oči přívětivých psů než hodných lidí, a naopak to bylo s pozorováním tlamy psů či úst lidí. Psi se také dívali delší dobu na ohrožující psy než na agresivní lidi, a to do všech částí jejich obličeje – oči, tlama a střední část obličeje (Somppi et al. 2016). Prokázalo se, že psi vyhledávají fotografie známých tváří a očí více než fotografie někoho cizího, což naznačuje, že psi rozpoznávají tváře známých psů a lidí (Somppi et al. 2013).

Oční kontakt je pro psy velice důležitý, jelikož díky němu chápou, že člověk komunikuje právě s nimi. Mnohem hůře pes plní povely, když je k němu člověk otočen zády nebo se dívá na někoho jiného (Kaminski et al. 2011). Psi se na člověka otáčejí a vyhledávají oční kontakt v případě, že sami nemohou vyřešit nějaký problém. Například, když se psi nemohli k uschované potravě dostat sami, žádali svým upřeným pohledem o pomoc člověka (Miklosi et al. 2003a). Naopak kočka domácí se snažila ke skryté potravě dostat sama a jen občas se podívala na člověka (Miklosi et al. 2005) a jako kočka domácí se choval i

socializovaný vlk obecný (Miklosi et al. 2003a). Ze 7 vlků se na člověka otočili pouze 2 a naopak to bylo u psů, kteří s člověkem udržovali oční kontakt a žádali o pomoc dřív než vlci (Miklosi et al. 2003a).

V interspecifické komunikaci mohou být vizuálním signálem gesta, u lidí se velmi často jedná o pohyby rukou (Miklosi et al. 2003b; Virányi et al. 2008). Psi, kteří jsou zvyklí reagovat na gesta a na slovní povely, reagují na gesta výrazně lépe než na slovní pokyn. Vykonávají, až na výjimky, raději příkaz zprostředkovaný pomocí gest než pomocí slovního příkazu. Slovní signál může být preferovaný, když gesta a slova naznačují dvě protichůdné akce. Pes si zde vybírá na základě své motivace. Například, když jde majitel pryč, tak dostane gestem povel „zůstaň“ a potom i verbální povel „ke mně“. Pes uposlechne spíše verbální povel „ke mně“, protože je motivován být se svým majitelem než zůstat sám (D’Aniello et al. 2016). Psi se orientují i pomocí ukazovacích gest člověka. Také mohou použít k hledání potravy čich, ale bylo dokázáno, že někteří psi šli i k prázdné misce, když na ní majitel ukazoval. Je to způsobeno tím, že jsou podřízeni svému pánovi a přirozeně reagují na jeho gesta, i když jsou v rozporu s jeho vlastním tušením (Miklosi et al. 2003b). Štěňata psů dokáží již ve 4 měsících využívat ukazovací gesta mnohem lépe než štěňata vlků. Vlci se po socializování svými trenéry dokázali vyrovnat psům. Dokonce při cíleném tréninku vlci zvládli sledovat vzdálená ukazovací gesta od člověka a postupně se zlepšovali při vytváření očního kontaktu se svým trenérem (Virányi et al. 2008).

### **3.1.2 Olfaktorická komunikace**

Olfaktorická komunikace je proces, kdy odesílatel vytvoří chemický signál, který je přenášen (vzduchem, vodou) k potencionálnímu příjemci. Příjemce pomocí vhodných receptorů může signál identifikovat či na něj určitým způsobem reagovat (Eisenberg & Kleiman 1972).

Významným olfaktorickým signálem je pach moči. Psi projevují velký zájem o moč neznámého psa. Pravděpodobně je to z toho důvodu, aby mohli posoudit, jak moc je neznámý jedinec pro psa ohrožující nebo zdali je přátelsky naladěný. Zjistilo se, že psi mají snížený zájem o moč vykastovaných fen a psů. To může naznačovat, že tyto psi nejsou považováni za hrozbu nebo jejich moč není považována za konspecifickou. Psi na základě pachu moči také poznají sociální dynamiku ve skupině. Dokázalo se, že psi s nižším sociálním statutem

zkoumali moč neznámého psa déle než psi s vyšším sociálním statutem (Lisberg & Snowdon 2009).

Feny mají zvýšený zájem o neznámou moč psa, protože je pro ně důležité, aby dokázaly předejít potenciální hrozbě. Pro samce je pach moči důležitý, aby dokázali sledovat reprodukční stav samice (Lisberg & Snowdon 2009). Fena se snaží upoutat samce svými feromony obsažené v moči a tím se pokouší potencionální nápadníky kontaktovat na dlouhé vzdálenosti. U samců lze pozorovat časté močení se zdviženou nohou RLU (raised-leg urination) avšak u vlků takto močí pouze dominantní jedinci (Fox 1971).

Psi i vlci mohou dále zvýrazňovat svůj pach prostřednictvím análních žláz. Obsah análních žláz mohou vyprazdňovat například při defekaci. K zvýraznění jejich pachu jim pomáhají i kožní žlázy nacházející se na tlapách. Po defekaci nebo močení psi či vlci hrabou předními i zadními končetinami a tím opět zvýrazňují svůj pach. Tento typ chování u psů nebo vlků stoupá, pokud jsou agresivně vzrušeni. Všemi těmito signály o sobě zanechávají informace nebo je naopak získávají o ostatních jedincích své nebo i jiné smečky (Fox 1971).

Psi provádějí také čichový průzkum tělesného pachu během vzájemných interakcí. Jde o pach produkovaný kožními žlázami. Psi se zaměřují především na žlázy v oblasti hlavy, krku, anální oblasti a třísel (Fox 1971; Bradshaw & Lea 1993). Samice se při interakci soustředí především na oblast hlavy, naproti tomu samci jeví zájem spíše o anální oblast (Bradshaw & Lea 1993).

Olfaktorická komunikace se využívá i při interspecifické komunikaci mezi psem a člověkem. Pes dokáže pomocí lidského potu totiž identifikovat lidský emoční stav. Pach potu člověka, který má strach nebo je nervózní, vyvolá u psa stresové chování a srdeční frekvence se mu zrychlí (D'Aniello et al. 2017).

### **3.1.3 Taktilní komunikace**

Taktilní komunikace je důležitým aspektem v komunikaci psů. Psi mezi sebou potřebují mít fyzický kontakt, používají ho jak při agonistických interakcích, tak k udržování sociální vazby. Během vzájemných interakcí mohou dominantní psi pokládat svoji tlapu na hřbet nebo tělo druhého psa, aby si ho podřídili (Handelman 2008; Kuhne et al. 2012). Během sociální vazby si známí psi nejčastěji olizují pysky (Firnkes et al. 2017). Sociální soudržnost mezi sebou jedinci udržují také tím, že si například jeden pes položí hlavu na rameno druhého, navzájem si

mezi sebou olizují obličejovou partii nebo rychle okusují srst partnera pomocí předních zubů během péče o srst (Handelman 2008).

Bylo prokázáno, že kontakt se psem má na člověka pozitivní vliv. Když se lidem, kteří hladili psa, odebral vzorek slin, zjistilo se zvýšené množství protilátek IgA (Charnetski et al. 2004). Mazlení se psem také napomáhá ke snížení krevního tlaku a srdeční frekvence (Vormbrock & Grossberg 1988).

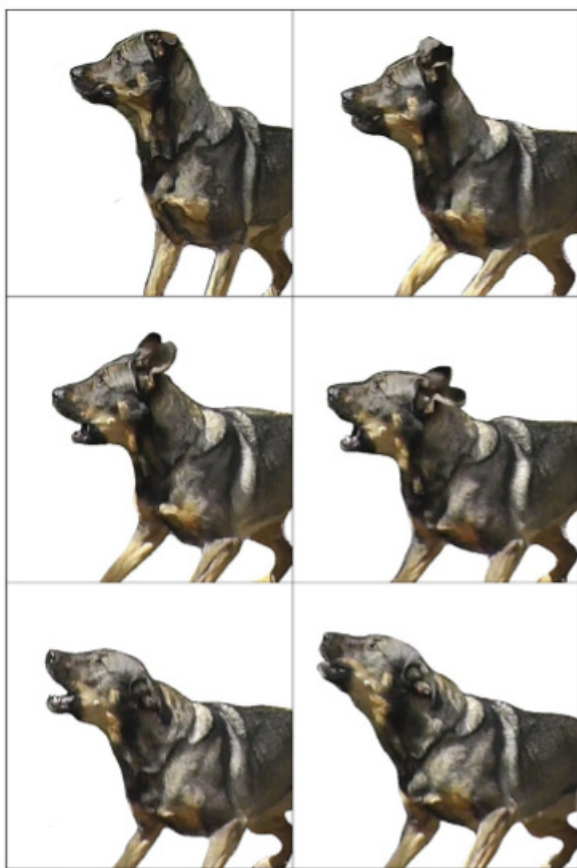
Lidé se svým psem často udržují delší kontakt, protože je to pro lidskou komunikaci typický rys. Psi mezi sebou mají při taktilní komunikaci mnohem kratší kontakt. Proto se u psů může objevit méně uvolněná reakce na lidský dotek (Donaldson 1996). Na tento problém se musí dávat pozor, a to zejména u dětí. Děti rádi objímají svého psa. Je to pro ně gesto přátelství. Děti nevědí, že tímto jednáním mohou psa zastrašit a vyvolat u něj strach nebo úzkost. Rodiče se nesmí milně domnívat, že když pes při obejmutí ztuhne a nehýbe se, je tento signál jeho gestem přátelství a spokojenosti (McGreevy et al. 2012).

#### **3.1.4 Akustická komunikace**

Zvuk vykazuje u všech savců základní akustické podobnosti. Primární vokální zvuk vzniká v hrtanu v hlasivkových záhybech při jejich rychlém kmitání (Riede & Fitch 1999). Rychlost kmitání je určena základní frekvencí (F0) (Titze 1994). Kmitání je způsobeno vzduchem, který je vydechován z plic (Riede & Fitch 1999). Vzduch se z plic dostává přes uzavřené hlasivky a tím jsou vokální záhyby tlačeny od sebe (Titze 1994). Změna charakteru signálu je způsobena otevíráním a zavíráním hlasivkových záhybů (Riede & Fitch 1999). Další charakteristické rysy zvuku jsou tempo, doba trvání a amplituda. Všechny tyto veličiny jsou řízeny různými svalovými interakcemi, změnami proudění vzduchu či subglotálního tlaku (Titze 1994). Pro akustickou komunikaci je důležitý pojem formant, který určuje rezonanci vokálního traktu jedince. Typ formantu závisí na délce vokálního traktu jedince a také koreluje s velikostí těla zvířete (Fitch 1997).

Akustické signály patří mezi nejčastěji používané signály v interspecifické komunikaci psa a člověka (Molnár et al. 2006; Pongrácz et al. 2006, 2011). Vokalizaci psa domácího lze rozdělit do několika typů (Yeon 2007). Nejtypičtější akustickou komunikací je štěkot (Pongrácz et al. 2010, 2011). Štěkot vzniká tím, že se u psa sníží hrtan a průchod do dutiny nosní se uzavře měkkým patrem. Zvuk pak vychází z mordy otevřenou čelistí (Riede & Fitch 1999; viz obr. 2).

Frekvence štěkotu se průměrně pohybuje okolo 650 Hz (Bleicher 1963). Štěkání obvykle slouží jako komunikace na kratší vzdálenosti. Psi štěkají na základě různých kontextů, například když lidi zdraví, varují, na něco upozorňují nebo od nich vyžadují pozornost během hry (Yeon 2007).



Obr 2: Zobrazení průběhu štěkání na cizího člověka (Taylor et al. 2014).

Nejprve se předpokládalo, že štěkot nemá žádnou specifickou komunikační roli a je pouze vedlejší produkt domestikace (Cohen & Fox 1976). Feddersen-Petersen (2000) provedla analýzu štěkotu devíti různých plemen a zjistila, že mezi plemeny je ve štěkání vysoká míra variability. Její výsledky naznačují, že selekce mohla ovlivnit vokalizaci různých plemen různými způsoby (Feddersen-Petersen 2000). Například strážní plemena psů byla selektována, aby ochraňovala člověka či hlídala objekty, s čímž souvisí i jejich nadměrný štěkot a vrčení. Teriéři byli šlechtěni, aby štěkáním upozornili svého pána, kde se zrovna nacházejí během hledání kořisti v noře (Coren 2005).

Další typická vokalizace je kňučení. Je to zvuk, charakterizovaný jako vysoká tónová vokalizace, která může být vysílána i nosní dutinou. Kňučení vzniká vsunutím části hrtanu do

nosohlтанu a měkké patro zůstává otevřené (Fitch 2000). Tento typ vokalizace je vnímán především jako tísňové volání u štěňat. U dospělých psů má široký kontext emocionálního rázu a nemusí nutně souviset pouze s úzkostí (Bleicher, 1963; Ohl 1996). Psi i vlci mohou kňučet při vítání známého jedince, jako vyjádření potřeby jídla nebo péče (Fox 1984; Cohen & Fox, 1976).

Naříkavý zvuk (groan) souvisí často s úzkostí. „Groan“ používají štěňata a dospělí psi jako volání v akutní tísni, při bolesti nebo v nemoci. Jeho frekvence je 250 – 450 Hz (střední frekvence) a nejvíce na něj reagují matky štěňat.

Ze psích zvuků je pro člověka nejvíce příjemné mručení (grunts), které lze slyšet, když je dospělý pes hlazen na místě, kde je mu to příjemné nebo když u psa zmizí strach a bolest (Bleicher 1963). Mručení je tedy krátký, harmonický či lehce hlučný zvuk s frekvencí okolo 85 – 200 Hz (Cohen & Fox 1976).

Velmi častým akustickým projevem je vrčení. Tento zvuk se vyvinul pro komunikaci na velmi krátké vzdálenosti. F0 je v rozmezí 80 – 300 Hz. Rozlišujeme dva typy: tzv. nosní forma vrčení, která je vyjádřena zavřenou tlamou a druhá forma s otevřenou tlamou s jasně viditelnými špičkami (Cohen & Fox 1976). Agresivní vrčení mohou lidé slyšet během soupeření o dominantní postavení i jako varovný signál. Vrčení se neobjevuje pouze při agresivním chování, ale také během hry (Bleicher 1963; Ohl 1996; Yeon et al. 1996).

Vyštěkávání (Yelp) je možné slyšet u štěňat ve 20. – 24. týdnu života. Štěňata vydávají zvuk „Yelp“, když jsou vystavována nějakému stresu, například během bojové hry mezi sourozenci, při kterém štěně zažívá bolest i stres (Bleicher 1963; Yeon et al. 1996). Cohen & Fox (1976) uvádějí, že vyštěkávání u dospělých psů může znamenat pozdrav, vynucování si hry nebo podřízenost.

Vití slouží ke komunikaci na dlouhé vzdálenosti (Harrington & Asa 2003). Jeho obvyklá frekvence se pohybuje v rozmezí 150 – 2000 Hz (Cohen & Fox 1976). Vlci vjíjí buď sami (solitérní vití) nebo společně s ostatními vlky, kdy jeden začne vít a ostatní se postupně přidávají tzv. sbor (Joslin 1967). Vlci mohou vití používat k označování teritoria. Tímto způsobem informují ostatní smečky o jejich umístění a minimalizují kontakt s cizími vlky (Harrington & Mech 1979). Pokud se vetřelec i přesto přibližuje, tak se frekvence a tonalita vití snižují (Harrington 1987). Vití slouží také k informování o identitě jedince (Tooze et al. 1990; Palacios et al. 2007) a napomáhá k opětovnému shledání členů smečky, protože základní



frekvence vití je variabilní (Tooze et al. 1990). Harrington & Mech (1979) zjistili, že vlci neodpovídají jen na konspecifické vití, ale také na vití přehrávané lidmi.

Sténání (Moan) je akustický signál přechodné formy mezi vrčením a kňučením, který byl jako první popsán u vlků. Frekvence se pohybuje okolo 80 – 600 Hz a přechod z jedné tóniny do druhé je velmi rychlý. Tento zvuk se vyznačuje tím, že je velmi hlučný. Lze ho zaznamenat během hry, kde slouží jako signál pro partnera, s kterým si chce jedinec hrát. Sténání se liší podle jedincovy role ve hře. U hlavního hráče se „moan“ blíží k vrčení. Zatímco vedlejší hráč vyvíjí sténání blíže ke kňučení (Schassburger 1993). Pes domácí tento signál používá při žebrání o potravu (Pongrácz et al. 2005).

Dýchání s vyplazeným jazykem (Panting) se spojuje hlavně s termoregulací, ale tímto projevem mohou psi také žádat o hru (Cohen & Fox 1976).

Vokalizace jsou založeny na strukturně-motivačních pravidlech, které charakterizoval Morton (1977). Zjistil, že struktura vokalizace se liší na základě vnitřního stavu volajícího. Tvrdé a nízkofrekvenční zvuky informují příjemce o nepřátelském naladění odesílatele. Naopak vyšší frekvence, jemné a krátké zvuky vypovídají o družnosti, strachu nebo uklidňujícím záměru. Akustická struktura koreluje mezi velikostí těla a zvukovou frekvencí. To znamená, že větší jedinci produkují zvuky s nižší frekvencí a větším rozsahem (Morton 1977).

## 3.2 Vliv domestikace na komunikaci psů

Během domestikace vzniká dlouhodobý vztah mezi člověkem a jím cíleně vybraným zvířetem s určitými vlastnostmi, charakteristickými pro daný druh. V tomto vztahu člověk přebírá péči o zvíře a zaujímá významný stupeň kontroly nad jeho reprodukcí. Domestikovaní jedinci získávají určitý benefit oproti jednotlivcům, kteří jsou mimo tento vztah. Jak člověku, tak domestikovanému zvířeti se tímto vztahem zvýší jejich fitness (Zeder 2015).

Pes domácí (*Canis Familiaris*) byl pravděpodobně prvním domestikovaným zvířetem (Morey 1994). První psi byli lidmi využíváni při mnoha úkolech (pomocní lovci při lovu velkých savců, upozorňování lidí štěkotem před nebezpečím atd.) (Schnitzler & Patou-Mathis 2017).

Teorie panující kolem domestikace psa domácího:

1. Domestikace psa jako úmyslná lidská volba (Morey 1994).
  - Lidé přijímali velmi mladá vlčí štěňata těsně před začátkem socializace (Galton 1865).
  - Pohřbívání vlků a prvních psů s člověkem při rituálních obřadech (Loseya et al. 2011).
2. Domestikace bez úmyslné lidské volby a jednání (Larson & Burger 2013).
  - Vlci mohli na předka člověka působit dojmem, že jsou jejich poslušní sluhové a lovečtí společníci. Díky tomu měli vlci možnost se dostat ke zbytkům potravy, které po sobě lidé zanechali (Schleidt & Shalter 2003).
  - Populace vlků byla přitahována k lidskému obydlí, kde se vyskytoval zdroj jednoduše získatelné potravy. Vlci, kteří měli nejmenší strach z člověka, dosáhli lepší a jednodušší možnosti získat si potravu. Tito vlci (komezálové) byli neškodní příživníci živící se zbytky potravy od člověka. Kvůli potravě, se vlk více vyskytoval u lidských obydlí a pomalu si začal na člověka i člověk na vlka zvykat. Tím se postupně vytvářel jejich vztah viz obr. 3 (Larson & Burger 2013).

Vytváření vztahu mezi člověkem a zvířetem			
Divoká zvířata			
Způsoby domestikace	Komezállové	Lovená zvířata	Řízeně domestikovaná zvířata
	Antropofilní	Kořist	Zajatá zvířata a intenzivní chov
	Habituace	Zápas a management	Komerční plemena a domácí zvířata
	Komezálismus a partnerství	Management stáda a rozsáhlý chov	
	Zajatá zvířata a intenzivní chov	Zajatá zvířata a intenzivní chov	
	Komerční plemena a domácí zvířata	Komerční plemena a domácí zvířata	
Prase? pes, kočka, krysa, myš, morče, kur domácí, holub, husa, kachna	Prase? ovce, koza, lama, alpaka, sob, tur, jak, buvol	Kůň, osel, velbloud, fretka, křeček, králík, želva, činčila, pštros, emu, papoušek, pískomil, norek	

Obr.3: Tři způsoby domestikace (Larson & Burger 2013)

Během procesu domestikace byla u psa zaznamenána retence juvenilních vlastností. Jedná se o chování, které u vlků v dospělosti vymizí, ale u psů přetrvává až do stáří. Mezi další významné projevy domestikace psa patří pozměněná lebka, která je v poměru k délce neobvykle široká (Morey 1994) nebo změny ve vokalizaci (Feddersen-Petersen 2000).

Stejně jako Morey (1994) i Belyaev (1969) věřil, že ke změnám došlo během úmyslného lidského výběru. Belyaev (1969) se však domníval, že hlavní faktor je chování. Jedna z teorií, která podporuje teorii ruského vědce je, že psi byli během procesu domestikace vybíráni lidmi na základě sociálně – kognitivních vlastností, které jim umožňují komunikovat s lidmi výjimečným způsobem (Hare et al. 2002).

### 3.2.1 Belyaevův experiment

Experiment začal v roce 1959, kdy Belyajev a Trut vybírali do experimentu lišky stříbrné z farmových chovů, které vykazovaly krotkost vůči lidem (Trut 1999). Na začátku vybrali 130 stříbrných lišek - 100 samic a 30 samců (Trut 1999). Do Belyaevova experimentu byly vybrány lišky z důvodu blízkého taxonomického vztahu se psem. Další důvod byl, že lišky již byly zvyklé od počátku 20. století na klecové chovy (Trut 1999; Trut et al. 2009). Aby bylo prokázáno, že změny jsou na základě genetického výběru, mohli ošetřovatelé lišky navštěvovat v klecích jen po krátkou dobu (Trut 1999).

Narozené lišky byly se svojí matkou 1 a půl či 2 měsíce, pak byly odstaveny a umístěny do klecí s jejich vrstevníky. Ve věku 3 měsíců byly lišky už samy ve své kleci. Lišky byly již v útlém věku testovány na krotkost. Testování začalo v prvním měsíci jejich života, kdy ošetřovatel lišce nabízel jídlo z jeho ruky, a přitom se snažil malou lišku pohladit. Po dosažení sexuální dospělosti (7. – 8. měsíc) byly lišky zařazeny do tříd, na základě jejich reakce na experimentátora. Nakonec se přidala ještě třída „IE“ tzv. domestikovaná elita. Lišky v této třídě toužily po lidském kontaktu, kňučely, když viděly člověka a olizovaly ho jako psi (Trut 1999).

U lišek selektovaných na krotkost docházelo k různým morfologickým, fyziologickým a behaviorálním změnám. Morfologické změny byly podobné těm, ke kterým došlo při domestikaci psa. Mezi tyto změny patří různým způsobem posazený a nesený ocas (obloukovitě vzhůru nesený, dolu visící, v půli zakřivený atd.), hnědé skvrny kolem uší, na krku a kolem lopatek. Dále malé lišky měly uši svislé dolů jako štěňata psů (Belyaev 1979). U některých krotkých lišek bylo možno pozorovat výskyt specifické skvrny, tzv. hvězdy, na hlavě. Hvězda vzniká působením genu S (gen pro hvězdu). Belyaev tento jev nazýval jako STAR mutace. Znak hvězdy může být předáván na potomky od krotkých matek více než od matek agresivních (Belyaev et al. 1981; viz obr. 3). Tyto vlastnosti zaznamenané u lišek můžeme pozorovat i u jiných domestikovaných zvířat (kůň, kráva, ovce atd.) (Belyaev 1979; viz obr. 3).



Obr. 4: Liška s mutací STAR (Trut 1991)

U lišek během domestikace docházelo i ke kraniálním změnám (Trut 1991; viz obr. 4).

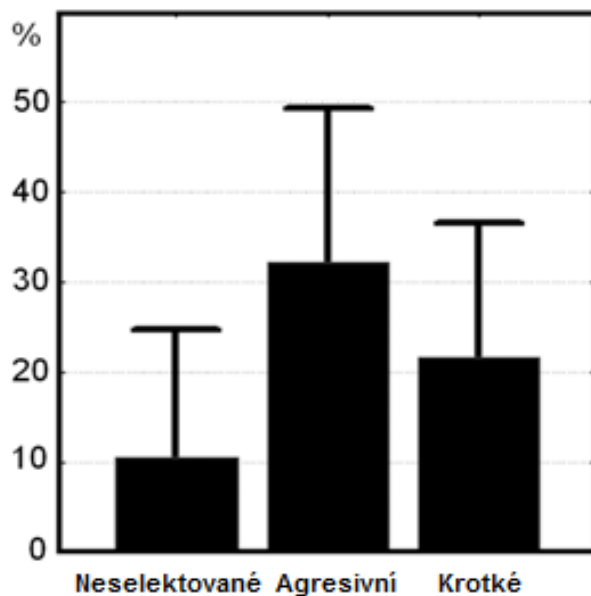


Obr. 5: vlevo lebka divokých lišek a vpravo lebka selektovaných lišek (Trut 1991)

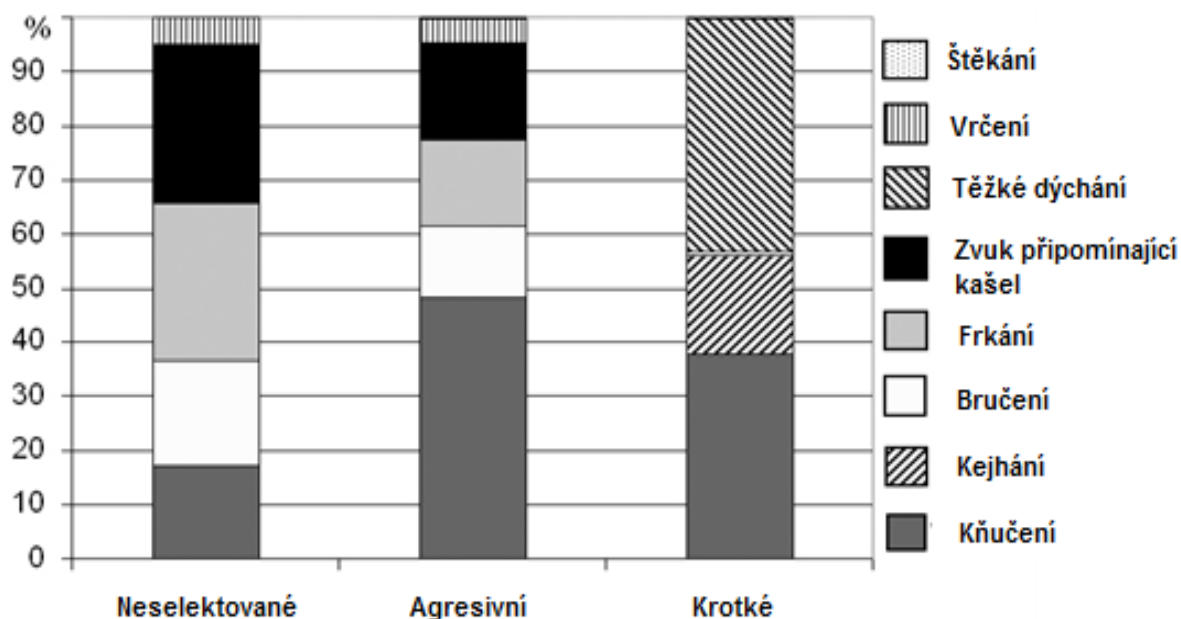
Fyziologické změny u lišek se týkaly hormonálních změn a s tím souvisejícího nástupu mimosezonní reprodukční aktivity (Belyaev 1979). K dalším změnám na úrovni hormonální hladiny došlo u obsahu glukokortikoidu v plazmě, u dospělých selektovaných lišek se jeho hladina snižovala (Trut et al. 1972), naopak hladina serotoninu se zvyšovala (Popova 2006).

Během selekce na krotkost došlo ke změnám ve vokalizaci. Gogoleva et al. (2008b) začali postupně během experimentu pozorovat, že lišky se selekcí na agresivitu vokalizují stejně jako lišky neselektované. Naproti tomu lišky vybírané s ohledem na krotkost používají jiné typy vokalizace. Funění a zvuk připomínající kašel je typický pro lišky selektované na agresi a pro

neselektované, naopak indikátor krotkosti je zvuk tzv. kejhání a dýchání s krátkými a rychlými dechy (Gogoleva et al. 2008b). Celkově bylo u lišek popsáno 8 typů vokalizací směřujících k lidem - kňučení, vrčení, štěkání, bručení, kejhání, těžké dýchání, zvuk připomínající kašel a frkání (viz obr. 6). Lišky selektované na krotkost a agresi strávily vokalizací mnohem více času než lišky neselektované (Gogoleva et al. 2008a; viz obr. 5). Tato data podporují hypotézu Cohen & Fox (1976), že když se sníží strach z lidí, tak se zvýší vokalizace. Na rozdíl od psů selektované lišky neměly tendenci na lidi štekat. Spíše na lidi kejhaly a těžce dýchaly. Tyto výsledky vypovídají o tom, že preference výběru vokalizace pro komunikaci s lidmi nebo k jiné šelmě je druhově specifická (Gogoleva et al. 2008a).



Obr. 6: Průměrný procentuální čas strávený vokalizací u lišek neselektovaných, agresivních a krotkých (Gogoleva et al. 2008a)



Obr. 7: Procento typů vokalizací používané liškami neselektovanými, agresivními a krotkými (Gogoleva et al. 2008a)

U lišek se také během selekce na krotkost objevila schopnost reagovat na gesta a pohledy lidí stejně, jako je tomu u štěnat psů. Selektované lišky se staly během experimentů obratnější než lišky farmové, a dokonce byly o trochu lepší než štěnata psů. Lépe využívaly lidských ukazovacích gest při výběru hračky či potravy a také během denní rutinní péče používaly vizuální komunikaci (Hare et al. 2005).

Jak bylo popsáno v tomto experimentu, psi mohli během procesu domestikace získat větší tendenci s lidmi vokalizovat. Vokalizace mohla být uměle vybrána jako další sociálně-kognitivní schopnost pro lepší pochopení lidských podnětů. U psů se proto pravděpodobně vyvinuly nové formy již existujících vokalizací, které měly jinou akustickou a funkční charakteristiku. Nové formy vokalizace jim umožňovaly jednodušší komunikaci s lidmi (Pongrácz et al. 2010). Tento vývoj různých a četných vokálních signálů u psů vedl k lepší informovanosti člověka. Tato hypotéza je podpořena různou variabilitou štěkotu, která je zaměřena na člověka v neagonistických situacích. Psi štěkají například při vyžadování hry nebo procházky a lidé mohou podporovat štěkot svojí reakcí (Pongrácz et al. 2010; Molnár et al. 2008).

### 3.3 Rozdíly v akustické komunikaci psů a vlků

Vlčí a psí vokalizace jsou si do určité míry podobné (Pongrácz et al. 2010). Zásadní rozdíl mezi jejich komunikací je způsoben odlišným sociálním systémem. Vlci žijí v rodinných skupinách, které se skládají z rodičovského páru a jejich potomků (Mech 1970). Komunikační systém vlků je bohatý a rozmanitý. Využívají ho ve své hierarchické struktuře, při obraně území a také pro spolupráci při lovu. Bohužel sběr dat ve volné přírodě pro studium přirozeného chování a sociální komunikace vlků je komplikovaný. Sledováním vlků v zajetí mohou být vědcům poskytnuty zkrácené výsledky, a proto mají omezené znalosti o chování vlka a jeho komunikačních schopnostech. Naopak od psů žijících přirozeně s lidmi je sběr informací snadnější a tyto informace pomohou doplnit mezery mezi poznatky o vlčích (Fragó et al. 2014). Kubinyi et al. (2007) se rozhodli, že další poznatky získají socializací vlků a psů od útlého věku. Očekávali, že socializace více ovlivní vztah k lidem a méně potom intraspecifické sociální chování.

Psi již v raném věku (3-5 týdnů) používají během komunikace s lidmi více komunikačních signálů (např. vokalizaci, postoje těla, dívání se do očí atd.) než vlci. Pozorováním štěňat psů a mlád'at vlků, která byla člověkem vychovávána, se zjistilo, že psí štěňata stráví vokalizací více času než malí vlci (Gácsi et al. 2005).

Nejtypičtějším typem vokalizace u vlků je vití. Většina vití je zaznamenána z vlčího teritoria během soumraku. Vití vrcholí v období mezi červencem a říjnem, kdy jsou přítomna mlád'ata. Zdá se, že hlavní funkcí je udržení kontaktu mezi členy smečky (Nowak et al. 2006). Díky jeho akustické struktuře, se vití může přenášet na dlouhé vzdálenosti bez výrazného zkreslení a jeho obsah se přenesou bez změny významu (Fragó et al. 2014). I další psovité šelmy jako kojoti, šakalové nebo psi domácí vití. Informační obsah a funkce vití především u psa domácího zůstávají z velké části neprozkoumány (Taylor et al. 2014).

Jak již bylo zmíněno, u psů se nejvíce setkáváme se štěkotem (Pongrácz et al. 2010, 2011). Pes domácí začíná štěkat již 7. - 9. den po narození a u vlků se štěkání objevuje až 19. den (Feddersen-Petersen 2000). Schassburger (1987) u vlků pozoroval, že nepoužívají štěkot jen kvůli varování a ochraně teritoria. Vlci štěkají i na základně protestu, či při lovení kořisti, dále aby kontaktovali ostatní členy smečky a štěkání má také funkci skupinové soudržnosti (Schassburger 1987).



Kňučení používají jedinci obou druhů ve stresových situacích, jako například při separaci mláděte od matky nebo při konfliktu (Faragó et al. 2014). U vlků bylo pozorováno, že matky mláďat a jejich pomocnice emitují individuální kňučení. Tento typ kňučení slouží především k tomu, aby mláďata rozpoznaly svoji matku a pomocnici od ostatních vlků (Goldman et al. 1995).

Grunt, volání u štěňat psů a vlků, které vykazuje projev pohodlí a spokojenosti, zůstává zachováno do dospělosti pouze u psů (Bleicher 1963).

Vrčení využívají oba druhy především v situacích, kdy jsou ohroženi a při obraně. Také je to projev dominantního postavení, protestu či varování při porušování osobního prostoru (Schassburger 1993). Tento typ vokalizace se objevuje převážně u psů během společenských her i v dospělosti (Feddersen-Petersen 2000). Vrčení při hře slouží jako pozitivní interakce s lidmi, ostatními psy, s jinými zvířaty či při hře s hračkou (Taylor et al. 2014). Dominantní vlčata při hře často vrčí, a naopak submisivní jedinci spíše kňučí. Projev vrčení během hry je pravděpodobně součástí zrání jedinců, jelikož tak praktikují chování potřebné v dospělosti. Dospělí vlci během hry již nevrčí (Fox 1984).

Lidé se často domnívají, že vlci jsou více agresivní než psi. Dlouhodobé pozorování psů a vlků v prvním roce jejich života ukázalo, že tomu tak není a mladí vlci projevují méně agresivního chování vůči sobě než psi (Feddersen-Pettersen 1991). Naopak socializovaní vlci ve 29 % na svého experimentátora zavrčeli či se ho pokusili kousnout, psi nikoliv. Takovéto chování vypovídá o tom, že lidmi vychovávaní vlci mohou pro svého pána znamenat určitou hrozbu (Kubinyi et al. 2007).

### 3.4 Akustická komunikace mezi psy

Vzájemnou komunikaci mezi psy lze pozorovat při mnoha jejich vzájemných interakcích. Například, když se pes snaží rozpoznat emoce u ostatních jedinců. Zhodnocení emocí je pro psy velmi důležité. Díky této schopnosti dokáží odhadnout záměr a motivaci druhého psa. Dovednost rozpoznat emoce je výhodné jak pro odesílatele, tak i pro příjemce, aby například nedocházelo ke konfliktům (Schmidt & Cohn 2001). Akustická komunikace pomáhá psům projevovat vzájemné empatie, od sdílení emočních stavů ostatních až po empatické znepokojení. Například kňučení ostatních psů u posluchače vyvolá vyšší pozornost a projev chování související se stresem (Quervel-Chaumette et al. 2016).

Na základě záznamů srdeční frekvence se také zjistilo, že když psi slyšeli neznámý štěkot poprvé, vzrostla jejich srdeční frekvence. Poté, co stejný štěkot slyšeli po druhé či po třetí, docházelo u nich k postupné habituaci. Pokud ve čtvrtém přehrávání slyšeli odlišný štěkot, tak došlo k dishabituaci. Tento důkaz poukazuje na to, že srdeční frekvence může být citlivým ukazatelem změn v pozornosti psů a že štěkání má funkci v intraspecifickém dorozumíváním (Maros et al. 2008).

#### 3.4.1 Význam vrčení v intraspecifické komunikaci

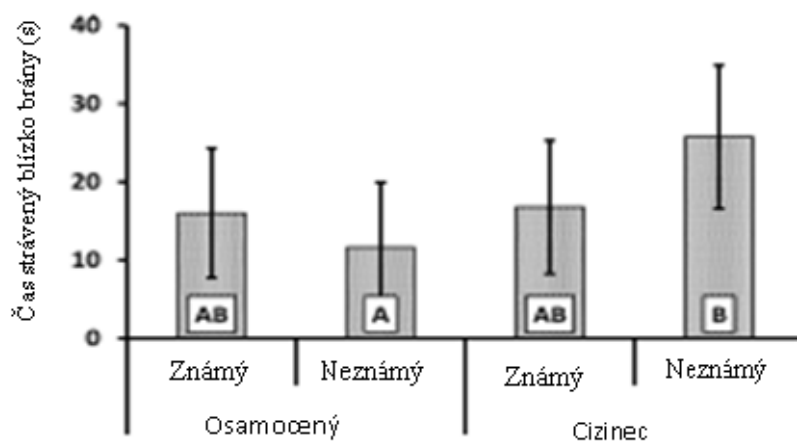
Na význam komunikace mezi psy se zaměřila studie o vrčení. Z vrčení jsou psi totiž schopni získat informace související s velikostí těla vetřelce. Jeho velikost dokáží porovnat s vlastní velikostí a díky tomu jsou schopni přizpůsobit své chování. Plemena větších psů jsou více motivována reagovat na nahrávku, ve které se napodobuje vrčení menšího psa. Pokud se při přehrávání napodobuje vrčení většího psa, než jsou posluchači, tak je jejich intenzita reakce snížena. To naznačuje, že velcí psi mají větší zájem o interakci s narušitelem o 30 % menším, než jsou oni sami. Menší plemena oproti velkým jsou méně motivována a mají menší sebevědomí při rozhodování, zda vstoupit či nevstoupit do interakce s neznámým jedincem. S největší pravděpodobností to není kvůli tomu, že by nedokázali posuzovat velikost psa stejně jako velcí psi, ale spíše je to způsobeno tím, že by pro ně většina střetnutí mohla být více ohrožující (Taylor et al. 2010). Také se zjišťovalo, jak psi dokáží spárovat obrázek psa s reprodukováným zvukem vrčení. Obrázky byly dva. Pes na jednom obrázku byl buď o 30% menší či větší než vrčící jedinec a pes na druhém obrázku odpovídal velikostně vrčícímu psovi. Po vyslechnutí vrčení se pes rychleji a déle koncentroval na obrázek vrčícího psa, který podle

jeho interpretace odpovídá velikosti agresora. Psi tedy dokáží na základě akustické komunikace odhadnout velikost vrčícího psa (Faragó et al. 2010).

### **3.4.2 Psi se rozeznávají na základě štěkotu**

Existuje plemenná variabilita v intenzitě a četnosti používání štěkotu při komunikaci. Například primitivní plemena příbuzná vlkům (Chow-Chow, Shar-pei nebo Basenji) štěkají poměrně vzácně. Naproti tomu ostatní plemena mají svůj typický a nadměrný štěkot (lovečtí psi) (Pongrácz et al. 2010). Štěkání pro psy může být skupinová aktivita, ve které několik psů štěká společně. Navzájem se napodobují a povzbuzují (Handelman 2008).

Nejprve se předpokládalo, že štěkání je bezvýznamný hluk s minimální komunikační rolí (Coppinger & Feinstein 1991). Pro vyvrácení této myšlenky byl provedený další experiment, kdy se psům ze skrytého zvukového systému přehrával záznam štěkotu známých a neznámých psů. Reproduktor byl schovaný poblíž brány na pozemek, na kterém se vyskytoval sledovaný pes. Vysílaný štěkot byl zaznamenán ve dvou kontextech. V první situaci na osamoceního člověka dále od pozemku štěkal známý i neznámý pes pro sledovaného jedince. Druhá situace, kdy štěkal známý či neznámý pes na cizího člověka za plotem. Psi, kteří se nacházeli v blízkosti domu nebo brány, byli ovlivněni především kontextem štěkotu. Pokud psi slyšeli štěkot neznámého psa na cizího člověka, jejich pohled zůstal po dlouhou dobu orientovaný k bráně. Při štěkotu neznámého psa na osamoceního jedince, zůstali psi v blízkosti brány po kratší dobu. Jestliže pak slyšeli štěkat známého psa, tak se zkoumaní psi mnohem více zdržovali u domu. Štěkali častěji, když slyšeli psa štěkat na neznámého jedince, nezávisle na tom, zdali se znali nebo ne. Pravděpodobně se psi poznají podle štěkotu, zda jde o známého či cizího psa a o jaký kontext štěkotu se jedná (Pongrácz et al. 2014; viz obr. 7).



Obr. 8: Porovnání doby jakou psi strávili v blízkosti brány s ohledem na kontext

A = Pes je blízko u brány nebo sedí, leží či stojí 1m od brány

B = Pes orientován směrem k bráně (hlava směřuje k bráně)

(Pongrácz et al. 2014)

### 3.5 Akustická komunikace mezi člověkem a psem

Lidé jsou velmi komunikativní, proto si pravděpodobně vybírají psy na základě jejich rozšířené komunikační schopnosti (Miklósi 2014). Soužití člověka se psem způsobuje změny v jejich vzájemné komunikaci. Výsledkem je, že oba druhy se navzájem lépe vnímají. Dochází k porozumění signálů od druhého jedince a ke schopnosti správně na ně reagovat (Worsley & O'Hara 2018).

#### 3.5.1 Schopnost psů rozumět lidské řeči

Zdali psi dokáží porozumět lidským slovům, je pro lidi již dlouhá léta zajímavou otázkou. Nejprve se tato schopnost zkoumala u dětí, které dokáží velmi dobře pochopit význam slova, které neznají (Swingley 2010). S tímto typem učení souvisí termín „fast mapping“, kdy děti zvládnou rychle odhadnout význam slova již po první expozici. Také jsou schopné si takto naučené slovo uchovat na dlouhou dobu v paměti (Carey & Bartlett 1978). Uvažuje se o tom, že i psi dokáží používat tento typ učení (Fast mapping) k učení nových slov. První důkazy, které tuto domněnku podporovaly, byly získány z experimentu, který byl realizován s border kolíí Rico. Rico byl pes, kterého jeho majitel naučil 200 názvů různých hraček. Na základě slovního povelu dokázal Rico přinést hračku, kterou jeho majitel jmenoval. Ze 40 položek, které majitel chtěl přinést se pouze 3x spletl. Prokázalo se, že pravděpodobně chápal význam daných slov. Dále byl schopen odvodit, že nový předmět se rovná nové slovo. Nově naučená slova dokázal správně přiřadit i 4 týdny po skončení experimentu (Kaminski et al. 2004). Fena Border kollie Chaser se dokázala naučit a uchovat během tří let intenzivního tréninku 1022 předmětů s vlastním názvem skládajícího se z 1 nebo 2 slov. Mezi tyto předměty byly zařazeny textilní látky, míčky, frisbee a plastové hračky. Během každodenního tréninku, který trval 4 - 5 hodin se Chaser učila slova metodou vylučování, kterou při svém učení využívají i děti. Dokázala se naučit tři různé kategorie předmětů (hračka, míč a frisbee), do kterých předměty zvládla zařazovat. Experimentem bylo také dokázáno její správné chápání toho, že příkazy a jména předmětů jsou na sobě nezávislá. Pochopila, že podstatné jméno je řazeno ke konkrétnímu předmětu a sloveso je příkaz (Pillely & Reid 2011).

Na druhou stranu existuje studie, která výsledky a princip učení Fast mapping obou dvou studií vyvrací. V této studii vycvičili stejným způsobem yorkshirského teriéra Bailey. Ve všech testech, které se prováděly také u Rica, byla úspěšná jako on. Pouze při testu, kde byly dvě nové

hračky bez jakýchkoliv jiných hraček, selhala. Nedokázala přinést zpět správnou hračku. Zjistilo se, že se nenaučila jména, která odkazují na nové hračky. Její úspěch v procesu uchování byl pouze rozšířenou formou vylučování, nikoliv Fast mapping (Griebel & Oller 2012). Markman & Abelev (2004) také popírali, že by psi používali při učení Fast mapping. Psi byli vždy odměněni, když přinesli novou hračku, kterou před tím neznali. Na základě této zkušenosti jedinci preferovali novou hračku (Markman & Abelev 2004).

Jedno ze zjištění také dokládá, že když se u naučených slovních příkazů změní jejich foném, tak se jejich výkonnost na naučená slova sníží. Psi na základě studie o vlivu lidských fonetických charakteristik na sluchové poznání u psů dokázali, že rozpoznají vztah mezi určitými zvuky (Fukuzawa et al. 2005). V experimentu při použití magnetické rezonance se zkoumalo, zda psí mozky dokáží oddělit a integrovat základní slova (lexikální) a intonaci. Pro zpracování smysluplných slov je aktivována levá hemisféra nezávisle na intonaci. Sluchová oblast v pravé hemisféře je využívána pro zpracování méně významných slov. Při chválení byla zaznamenána zvýšená mozková aktivita primárního centra odměn. Aby byla mozková aktivita zvýšená, musela být v souladu jak intonace, tak lexikální informace (Andics et al. 2016).

Pes může od člověka získávat informace i z hlasové intonace. Pokud k intonaci přidáme ukazovací gesto, může být pes gestem silně ovlivněn (Colbert-White et al. 2018). Gesto však nemusí být psem akceptováno, je-li pes s člověkem v motivačním rozporu. V takovém případě je nutno použít odpovídající tón, což značí, že tonalita je gestu nadřazena (Pettersson et al. 2011). Scheider et al. (2011) zkoumali, jak lidé dokáží psa motivovat při hledání potravy. Psi zvládnou hledat jídlo delší dobu, pokud na ně jejich řečník mluví vysokým a povzbudivým hlasem. Pokud na něj řečník mluví s nízkým a rozkazovacím způsobem, tak psi ztrácejí brzy motivaci najít schované jídlo. Spíše reagují tím, že si sednou nebo lehnou (Scheider et al. 2011).

Zdá se, že psi jsou schopni vnímat a kategorizovat hlas svého majitele. Důkazem tohoto tvrzení je studie, kdy byl psům prezentován hlas jejich majitele nebo cizího člověka a tento hlas byl přiřazen k tváři majitele nebo cizince. Bylo zjištěno, že pes se díval déle na tvář majitele, pokud u něj byl vydáván hlas cizího člověka. Při shodě, kdy tvář majitele odpovídala hlasu, tak se na zobrazenou tvář svého pána díval kratší dobu. Psi zde pravděpodobně předpokládali, že by neměl být vlastníkem, když je jeho hlas jiný (Adachi et al. 2007).

### 3.5.2 Chápání lidských emocí psem

Zdali pes chápe lidské emoce, lze zjistit i pomocí hormonu kortizol. Kortizol je z obecného hlediska stresový hormon. Jeho rolí je však také aktivace tzv. sociální části mozku (Shirtcliff et al. 2009). Lidé reagují například na pláč dítěte zvýšením hladiny kortizolu v krvi. Zjišťovalo se, zda psi dokáží projevit určitou empatii k plačícímu dítěti. U psů se dokázalo, že hladina kortizolu stoupá. Výsledkem je, že dětský pláč vyvolává jak u psů, tak u lidí určitou formu empatie a emoční nákazy (Yong & Ruffman 2014). Psi jsou citliví na emocionální podněty obsažené v lidských vokalizacích. Pro zpracování emočních vokalizací je používána kolaterální část mozku. Psi natáčejí levé ucho ke zdroji zvuku, který představuje negativní stimul (strach nebo smutek). Zde převažuje využití pravé hemisféry. Při analýze pozitivní vokalizace (štěstí), převládá levá hemisféra a natáčení pravého ucha ke zdroji zvuku (Siniscalchi et al. 2018).

Kombinace vizuálních a sluchových podnětů je důležitá pro kategorizaci emocí jiných jedinců. Toto bylo prokázáno dalšími experimentálními psy, kteří sledovali obrázek člověka nebo psa v určitém emočním stavu déle, pokud byl jejich výraz shodný s vokalizací. Bylo zjištěno, že psi dokáží odlišit pozitivní a negativní emoce u lidí i psů (Albuquerque et al. 2016).

### 3.5.3 Schopnost lidí porozumět akustickým signálům psa

Podle Feddersen-Petersen (2000) je společné soužití s lidmi pro psa tolik složité, že jejich zvýšená komunikativní interakce s nimi vedla k diferenciaci jejich štěkotu. Feddersen-Petersen (2000) inspirovala Molnár et al. (2006, 2010) a Pongrácz et al. (2005, 2006, 2011) k vytvoření experimentů, kde různé věkové kategorie lidí s různými zkušenostmi se psy vyhodnocovali vnitřní stav štěkajících psů a kontext štěkání. Výsledky potvrdily, že lidé mohou identifikovat kontext štěkotu a emoční stav štěkajícího psa.

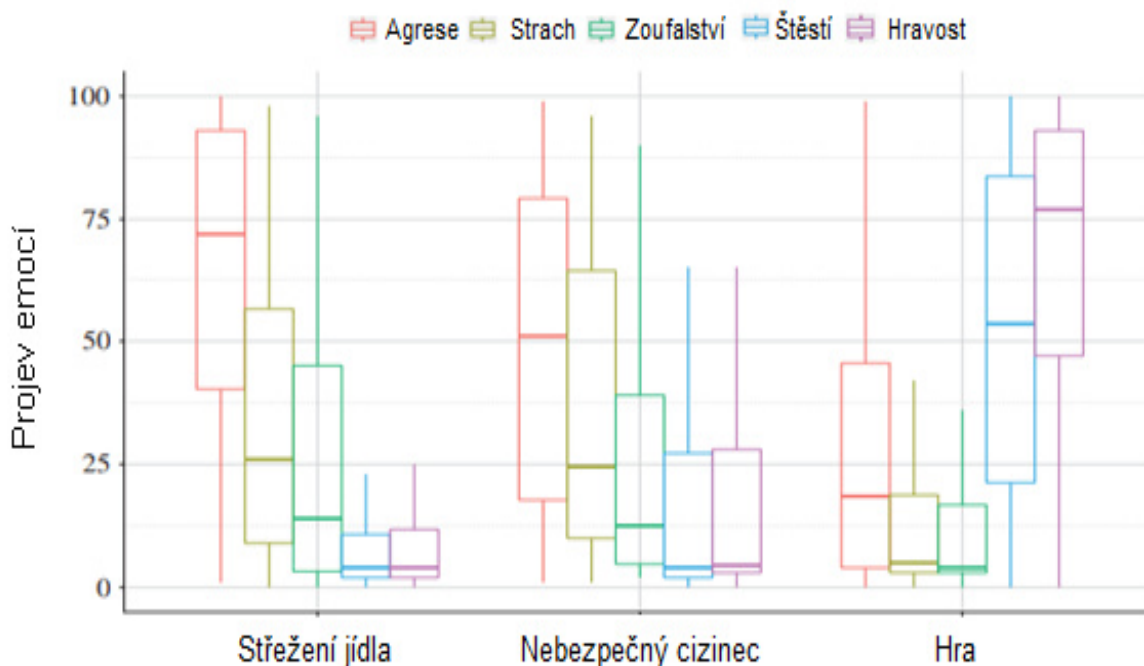
Další studie měla za úkol zjistit, zda lidé dokáží svého psa rozpoznat pouze na základě jeho štěkotu. Pes, který je velmi rozrušený, může mít více odlišných parametrů štěkotů a akustický zvuk může být pro majitele psa snáze identifikovatelný. Proto tam, kde byl zaznamenaný štěkot na cizí osobu, dokázali lidé lépe rozpoznat hlasy svých psů. Problém rozpoznat zvuky svých psů lidé měli, když byl pes bez přítomnosti svého majitele. Výsledky tedy potlačily domněnku, že lidé mohou rozlišovat psy pouze na základě štěkotu, protože když pes vokalizuje, tak vysílá

další typy zvuků např. kňučení, vrčení, bručení, a to lidem pomáhá dále identifikovat psa (Molnár et al. 2006).

Akustické parametry mají zřejmě silný vliv na to, jak lidé popisují emoce, které pes vyjadřuje během štěkotu. Ověřovalo se, zda akustické parametry psiho štěkání vzbuzují u lidí stejný pocit, který bychom předpokládali u jiných savčích druhů (př. nízké, sípavé zvuky naznačují agresivitu, vysoký tón naznačuje podřízenost nebo strach). Lidé byli požádáni, aby určili emoce psů na základě poslechu několika audiozáznamů různých typů štěkotu. Dle výsledků byl hluboký štěkot označený za agresivní a vysoké štěkání bylo považováno za projev strachu nebo zoufalství. Bylo zjištěno, že intervaly mezi jednotlivými výštky měly velký vliv na posuzování psích emocí. Štěkot s krátkými intervaly byl považován za agresivní, štěkání s delšími intervaly za méně agresivní a s dlouhými intervaly za šťastné a hravé, a to vše nezávisle na jejich tonalitě. Psi štěkání může představovat funkční systém komunikace přinejmenším mezi lidmi a psy (Pongrácz et al. 2006).

Lidé dokáží správně přiřadit také emoce vrčícího psa. Odlišují vrčení, které souvisí s hrou, s výskytem nebezpečné osoby a při hlídání si potravy. Tyto kontexty měly výrazný vliv na klasifikaci psích emocí lidmi. Hravé vrčení lidé hodnotili jako málo agresivní s nejnižšími emocemi strachu a zoufalství. Střežení potravy bylo hodnoceno s nejvyšším stupněm agrese. Při setkání psa se zlým člověkem bylo vrčení vnímáno jako agresivní, ale strach se od agrese v hodnocení moc nelišil (Fragó et al. 2017; viz obr. 8).





Obr. 9: Projev emocí prostřednictvím vrčení během střežení jídla, při hře a při setkání s nebezpečným cizincem (Fragó et al. 2017).

Z těchto výsledků vyplývá, že dospělí lidé rozumí psímu vrčení, a tudíž na něj dokáží odpovídajícím způsobem reagovat (Fragó et al. 2017). Lidé také dokáží odvodit velikost vrčícího psa (Taylor et al. 2008).

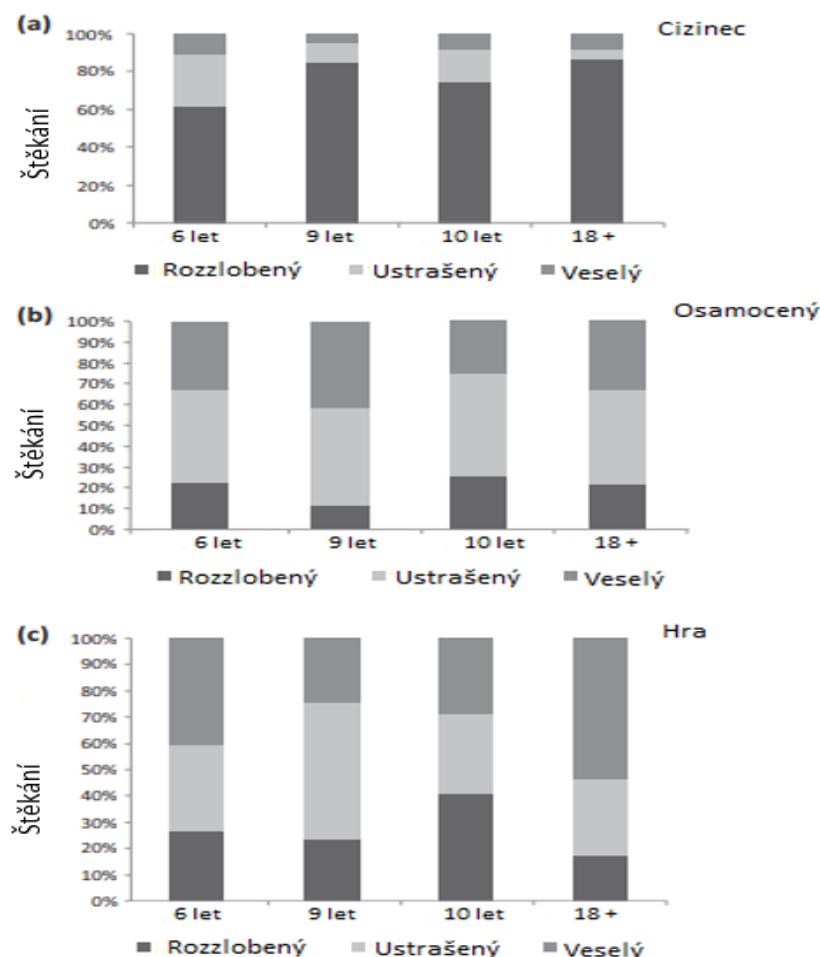
### 3.5.4 Schopnost dětí interpretovat akustické signály psa

Nejvyšší míra případů kousnutí psem je pozorována u dětí. Děti jsou pokousané v 82 % případů ve věku 0 - 4 let. Jsou často poraněné na hlavě a krku. Bohužel zranění způsobené kousnutím, u takto malých dětí, jsou často kritická (Horisberger et al. 2004).

Děti od 2 do 7 let mají problém správně odvodit řeč těla zvířete, a proto rozeznávají lépe emoce, které jim jsou prezentovány slovně (Russell & Widen 2002 a, b). Schopnost správně interpretovat emocionální výraz v obličeji se v dětství následně rychle vyvíjí a postupně se zlepšuje v předškolním věku (Thomas et al. 2007). Když je dětem (2 - 7 let) předložen obrázek rozzlobeného psa, nedokáží dobře interpretovat jeho emoce ve tváři. Často se stává, že výraz

velmi rozzlobeného psa označí za přátelský. Například vrčení s vyceněnými zuby si mohou mylně vysvětlovat jako úsměv nebo šťastný výraz (Meints et al. 2010).

Prográcz et al. (2011) porovnávali schopnosti dětí (ve věku 6, 9 a 10 let) a dospělých rozlišovat psí štěkot, který byl zaznamenaný ve třech různých kontextech (na cizince, při hře a když byl sám). V rozpoznávání agrese byly děti stejně úspěšné jako dospělí lidé. Příčina spočívá v tom, že agresi potřebujeme u protivníka poznat, abychom přežili. V ostatních kontextech děti vnímaly situace jinak než dospělí a při hře méně určovaly emoce štěstí. Pravděpodobně z důvodu, že hra u psa může odrážet různé a často se měnící motivační stavy. Děti se také od dospělých lišily při určování emocí strachu. Rozdílná klasifikace emocí může také souviset s tím, že děti se neřídí stereotypy jako dospělí – například pes, který zůstal sám se bojí. S největší pravděpodobností může být tempo hlavním akustickým faktorem v určování emocí. Tím se řídí i děti, což jim pomáhá zjistit emoce při štěkání (Pongrácz et al. 2011; viz obr. 9).



Obr. 10: Procento štěkání, které bylo klasifikováno různými věkovými kategoriemi jako rozzlobený, ustrašený nebo veselý v kontextu cizinec, osamocený a hra (Pongrácz et al. 2011).

### 3.5.5 Vokalizace jako behaviorální porucha u psa

Štěkot se začal řadit i mezi jednu z nejrozšířenějších forem problémového chování (Pongrácz et al. 2016). Většina psů, žijící s lidmi, spoléhá na svého majitele, že uspokojí jejich potřeby nebo vyřeší problémy. Psi chtějí, aby je jejich pán pustil na zahradu, dal jim krmení, šel s nimi na procházku nebo chtějí naopak zpět domů. Štěkot patří mezi nejčastější způsoby, jak získat pozornost majitele. Ve většině případů vede toto chování k úspěchu. Majitel svojí reakcí může úmyslně nebo neúmyslně štěkání posilovat (Beaver 1999). Existuje domněnka, že štěkání má podobnou funkci jako dětský pláč. Obě tyto vokalizace se pro člověka stávají zdrojem obtěžování. Člověka stresují především tehdy, pokud nemůže štěkot nebo pláč utlumit nebo byl pokus o utlumení neúspěšný (Jégh-Czinege et al. 2019).

Nadměrná vokalizace může mít různé příčiny, jednou z nich je separační úzkost. Jde o pocit tísně, který se objevuje v důsledku oddělení jedince od členů své skupiny. U psů je vyvolávána při oddělení psa od svého majitele (Flannigan & Dodman 2001).

Nadměrný štěkot psů se řadí mezi hlavní biologický zdroj hluku ve světě (Pongrácz et al. 2016). Například v útulcích pro psy se hladina hluku pohybuje okolo 100 dB (decibelů). Za hlasitý zvuk se považuje již hluk nad 70 dB. Pro porovnání je 95 dB srovnatelné s projíždějícím vlakem a 110 dB se sbíječkou (Coppola et al. 2006). Především majitelé psů ve městech mají často spory s ostatními obyvateli kvůli nadměrnému štěkotu (Fielding 2008), který obtěžuje lidi především v nočních hodinách (Flint et al. 2014).

Štěkání psů může být lidmi vnímáno jako nepříjemný zvuk (Senn & Lewin 1975). Lidé hodnotili štěkot za nejvíce nepříjemný, když měl vysokou výšku nebo byl drsný, rychle pulzující s nízkou výškou. Hodnocení nepříjemnosti štěkotu bylo ovlivněno i pohlavím posluchače. Například muži hodnotili štěkot s vysokými výškami za více nepříjemný než ženy. Bohužel, nadměrný štěkot, který působí nepříjemně na lidi, je často důvodem proč se lidé svých psů zbavují (Pongrácz et al. 2016).

## 4 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo zmapovat akustickou komunikaci psa domácího. Je zaměřena jednak na specifika odlišující akustické projevy psa domácího od vlka obecného a dále na specifika mezidruhové komunikace psa a člověka. Pes se v řadě svých komunikačních projevů odlišuje od svého jediného předka vlka. To, že tyto změny pravděpodobně souvisí s procesem domestikace, naznačuje experiment u farmových lišek stříbrných, které byly postupně selektovány na krotkost.

Díky životu psa v blízkosti člověka došlo ke změnám v jejich vzájemné komunikaci. Došlo k dokonalejší interpretaci signálů od druhého jedince a lepší reakci na ně (Worsley & O'Hara 2018). Při porozumění signálům psa člověk například zjistí, že každé vrčení nemusí být pouze známka agrese a příprava k útoku, ale třeba výzva ke hře (Bleicher 1963; Ohl 1996; Yeon et al. 1996) a kňučení naopak nemusí být pouze projev úzkosti (Bleicher 1963; Ohl 1996).

Člověk se psa naučil využívat v mnoha různých odvětvích, ať už pracovních, jako např. záchranářské psy, psy ozbrojených složek, asistenční a vodící psy i pastevecké psy, a nebo lidé své psy chovají také jako domácí mazlíčky, hlídací psy či se s nimi snaží dosáhnout nejlepších sportovních výkonů. Ve všech případech je velice důležité, aby lidé dokázali správně interpretovat základní psí komunikační signály, a to samozřejmě nejen akustické. Lze pak díky tomu předcházet nechtěným útokům s případnými následky pokousání při společných interakcích, nebo tyto znalosti využít při samotném výcviku či výchově psa. Při soužití se psem je tedy zapotřebí vzájemného porozumění druhově specifické signalizace, sociálních gest a interakcí (McGreevy et al. 2012).

Na základě zjištěných poznatků lze říci, že lidé i psi, během společně stráveného času, dokáží navázat vzájemnou komunikaci a přizpůsobit tomu své chování. Pes domácí jako jediný druh dokáže takto dokonale komunikovat s člověkem, přesto je interspecifická komunikace mezi psem a člověkem intenzivně studována a studií zabývající se touto problematikou je celá řada. Díky tomu dochází stále k novým zajímavým poznatkům.

## 5 Seznam literatury

- Adachi I, Kuwahata H, Fujita K. 2007. Dogs recall their owner's face upon hearing their owner's voice. *Anim. Cogn* **10**:17–21.
- Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Savalli C, Otta E, Mills D. 2016. Dogs recognize dog and human emotions. *Biol. Lett* **12** (e20150883) DOI: 10.1098/rsbl.2015.0883.
- Andics A, Gábor A, Gácsi M, Faragó T, Szabó D, Miklósi A. 2016. Neural mechanisms for lexical processing in dogs. *Science* **353**:1030-1032.
- Beaver BB. 1999. *Canine behavior: A guide for veterinarians*. W. B. Saunders, Philadelphia.
- Beerda B, Schilder MBH, van Hoff JARAM, de Vries HW. 1997. Manifestations of chronic and acute stress in dogs. *Appl. Anim. Behav. Sci* **52**:307–319.
- Belyaev DK. 1969. Domestication of animals. *Science Journal (U.K.)* **5**:47–52.
- Belyaev DK. 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity* **70**:301–308.
- Belyaev DK, Ruvinsky AO, Trut LN. 1981. Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes. *Journal of Heredity* **72**:267–274.
- Bleicher N. 1963. Physical and behavioral analysis of dog vocalization. *American Journal of Veterinary Research* **24**:415-427.
- Bossert WH, Wilson EO. 1963. The analysis of olfactory communication among animals. *Journal of theoretical biology* **5**:443-469.
- Bradshaw JWS, Lea AM. 1992. Dyadic Interactions Between Domestic Dogs. *Anthrozoös* **5**:245–253.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Carey S, Bartlett E. 1978. Acquiring a single new word. *Proceedings of the Stanford Child Language Conference* **15**:17–29.
- Cohen JA, Fox MW. 1976. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication. *Behavioural Processes* **1**:77–92.
- Colbert-White EN, Tullis A, Andresen DR, Parker KM, Patterson KE. 2018. Can dogs use vocal intonation as a social referencing cue in an object choice task? *Animal Cognition* **21**:253–265.
- Coppinger R, Feinstein M. 1991. 'Hark! Hark! the dogs bark...' and bark and hark. *Smithsonian* **21**:119– 128.

- Coppola CL, Enns RM, Grandin T. 2006. Noise in the Animal Shelter Environment: Building Design and the Effects of Daily Noise Exposure. *Journal of Applied Animal Welfare Science* **9**:1–7.
- Coren S. 2005. *How to speak dog: the age of dog–human communication*. Pocket Books - Simon and Schuster, London.
- D’Aniello B, Scandurra A, Alterisio A, Valsecchi P, Prato-Previde E. 2016. The importance of gestural communication: a study of human–dog communication using incongruent information. *Animal Cognition* **19**:1231–1235.
- D’Aniello B, Semin GR, Alterisio A, Aria M, Scandurra A. 2017. Interspecies transmission of emotional information via chemosignals: from humans to dogs (*Canis lupus familiaris*). *Animal Cognition* **21**:67–78.
- Donaldson J. 1996. *Culture Clash: A new way of understanding the relationship between humans and domestic dogs*. James and Kenneth Publishers, Berkeley.
- Eisenberg JF, Kleiman DG. 1972. Olfactory communication in mammals. *Annual review of Ecology and Systematics* **3**:1-32.
- Endler JA. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **340**:215–225.
- Faragó T, Pongrácz P, Miklósi Á, Huber L, Virányi Z, Range F. 2010. Dogs’ Expectation about Signalers’ Body Size by Virtue of Their Growls. *PLoS ONE* **12** (e15175) DOI: 10.1371/journal.pone.0015175.
- Faragó T, Townsend S, Range F. 2014. The information content of wolf (and dog) social communication. Pages 41-62 in Witzany G, editor. *Biocommunication of Animals*. Springer, Netherlands.
- Faragó T, Takács N, Miklósi Á, Pongrácz P. 2017. Dog growls express variol contextual and affective kontent for human listeners. *Royal Society Open Science* **4** (e170134) DOI: 10.1098/rsos.170134.
- Feddersen-Petersen D. 1991. The ontogeny of social play and antagonistic behavior in selected canid species. *Bonner Zoologische Beitrage* **42**:97-114.
- Feddersen-Petersen DU. 2000. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus* l.) and various dog breeds (*Canis lupus* f. fam.). *Arch. Tierzucht Dummerstorf* **43**:387-397.
- Fielding WJ. 2008. Dogs: a continuing and common neighborhood nuisance of New Providence. *The Bahamas. Society & Animals: Journal of Human-Animal Studies* **16**:61–73.

- Firnkes A, Bartels A, Bidoli E, Erhard M. 2017. Appeasement signals used by dogs during dog–human communication. *Journal of Veterinary Behavior* **19**:35-34.
- Fitch WT. 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *J. Acoustical Soc. Am* **102**:1213-1222.
- Fitch WT. 2000. The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: Comparative cineradiographic observations of vocalizing animals. *Phonetica* **57**:205-218.
- Flannigan G, Dodman NH. 2001. Risk factors and behaviors associated with separation anxiety in dogs. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **219**:460–466.
- Flint EL, Minot EO, Perry PE, Stafford KJ. 2014. A survey of public attitudes towards barking dogs in New Zealand. *N. Z. Vet. Journal* **62**: 321–327.
- Forrest TG. 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American zoologist* **34**:644-654.
- Fox MW. 1971. *Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids*. Jonathan Cape Ltd, London.
- Fox MW. 1984. *Behaviour of wolves, dogs, and related canids*. Krieger Publishing Co, Malabar - Florida.
- Fukuzawa M, Mills DS, Cooper JJ. 2005. The effect of human command phonetic characteristics on auditory cognition in dogs (*Canis familiaris*). *J. Comp. Psychol* **119**:117-120.
- Gácsi M, Györi B, Miklósi Á, Virányi Zs, Kubinyi E, Topál J, Csányi V. 2005. Species-specific differences and similarities in the behavior of hand raised dog and wolf puppies in social situations with humans. *Developmental Psychobiology* **47**:111-122.
- Galton F. 1865. The first steps towards the domestication of animals. *Transactions of the Ethnological Society of London* **3**:122-138.
- Griebel U, Oller DK. 2012. Vocabulary learning in a Yorkshire terrier: slow mapping of spoken words. *PloS One* **7** (e30182) DOI: 10.1371/journal.pone.0030182.
- Gogoleva SS, Volodin IA, Volodina EV, Trut LN. 2008a. To bark or not to bark? Vocalization in red foxes selected for tameness or aggressiveness toward humans. *Bioacoustics* **18**:99–132.
- Gogoleva SS, Volodin IA, Volodina EV, Trut LN, Kharlamova AV. 2008b. The sustainable effect of selection for behaviour on vocalization in the silver fox. *VOGiS Herald* **12**:24–31.

- Goldman JA, Phillips DP, Fentress JC. 1995. An acoustic basis for maternal recognition in timber wolves (*Canis lupus*)?. *The Journal of the Acoustical Society of America* **97**:1970–1973.
- Günther RH, O'Connell-Rodwell CE, Klemperer SL. 2004. Seismic waves from elephant vocalizations: A possible communication mode?. *Geophysical Research Letters* **31**:1–4.
- Handelman B. 2008. *Canine Behavior. A Photo Illustrated Handbook*. Dogwise, Wenatchee (WA).
- Hare B, Brown M, Williamson CH, Tomasello M. 2002. The Domestication of Social Cognition in Dogs. *Science* **298**:1634–1636.
- Hare B, Plyusnina I, Ignacio N, Schepina O, Stepika A, Wrangham R, Trut L. 2005. Social Cognitive Evolution in Captive Foxes Is a Correlated By-Product of Experimental Domestication. *Current Biology* **15**:226–230.
- Harrington FH. 1987. Aggressive howling in wolves. *Anim Behav* **35**:7–12.
- Harrington FH, Asa CS. 2003. Wolf communication. Pages 66–103 in Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Harrington FH, Mech LD. 1979. Wolf howling and its role in territory maintenance. *Behaviour* **68**:207-249.
- Horisberger U, Stärk KDC, Rüfenacht J, Pillonel C, Steiger A. 2004. The epidemiology of dog bite injuries in Switzerland – characteristics of victims, biting dogs and circumstances. *Anthrozoös* **17**:320–339.
- Charnetski CJ, Riggers S, Brennan FX. 2004. Effect of Petting a Dog on Immune System Function. *Psychological Reports* **95**:1087–1091.
- Jégh-Czinege N, Faragó T, Pongrácz P. 2019. A bark of its own kind – the acoustics of “annoying” dog barks suggests a specific attention-evoking effect for humans. *Bioacoustics* 1–16.
- Joslin P. 1967. Movements and home sites of timber wolves in Algonquin Park. *Am Zool* **7**: 279–288.
- Kaminski J, Call J, Fischer J. 2004. Word learning in a domestic dog: evidence for “fast mapping”. *Science* **304**:1682–1683.
- Kaminski J, Schulz L, Tomasello M. 2011. How dogs know when communication is intended for them. *Developmental Science* **15**:222–232.



- Kaminski J, Hynds J, Morris P, Waller BM. 2017. Human attention affects facial expressions in domestic dogs. *Sci. Rep* **7** (12914) DOI: 10.1038/s41598-017-12781-x.
- Kubinyi E, Viranyi Z, Miklósi A. 2007. Comparative social cognition: from wolf and dog to humans. *Comparative Cognition & Behavior Reviews* **2**:26–46.
- Kuhne F, Hoessler JC, Struwe R. 2012. Affective behavioural responses by dogs to Tamile human-dog interactions. *Berl. Munch. Tierarztl. Wochenschr* **125**:371–378.
- Landsberg G, Hunthause W, Ackerman L. 2013. *Behavior Problems of the Dog and Cat*. Saunders Elsevier, St. Louis.
- Laidre ME, Johnstone RA. 2013. Animal signals. *Current Biology* **23**:R829-R833.
- Larson G, Burger J. 2013. A population genetics view of animal domestication. *Trends in Genetics* **29**:197-205.
- Lisberg AE, Snowdon CT. 2009. The effects of sex, gonadectomy and status on investigation patterns of unfamiliar conspecific urine in domestic dogs, *Canis familiaris*. *Animal Behaviour* **77**:1147–1154.
- Losey RJ, Bazaliiskii VI, Garvie-Lok S, Germonpré M, Leonard JA, Allen AL, Katzenberg MA, Sablin MV. 2011. Canids as persons: Early Neolithic dog and wolf burials, Cis Baikal, Siberia. *Journal of Anthropological Archaeology* **30**:174-189.
- Markman EM, Abelev M. 2004. Word learning in dogs?. *Trends in Cognitive Sciences* **8**:479-481.
- Maros K, Pongrácz P, Bárdos G, Molnár C, Faragó T, Miklósi A. 2008. Dogs can discriminate barks from different situations. *Applied Animal Behaviour Science* **114**: 159–167.
- McGreevy PD, Starling M, Branson NJ, Cobb ML, Calnon D. 2012. An overview of the dog-human dyad and ethograms within it. *J Vet Beh Clin App Res* **7**:103–17.
- Mech LD. 1970. *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press, Michigan.
- Meints K, Racca A, Hickey N. 2010. How to prevent dog bite injuries - Children misinterpret dogs facial expressions. *Injury Prevention* **16** (A68) DOI: 10.1136/ip.2010.029215.246.
- Mellor D. 2018. Tail Docking of Canine Puppies: Reassessment of the Tail's Role in Communication, the Acute Pain Caused by Docking and Interpretation of Behavioural Responses. *Animals* **8** (82) DOI: 10.3390/ani8060082.
- Miklósi Á. 2014. *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.

- Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003a. A Simple Reason for a Big Difference: Wolves Do Not Look Back at Humans, but Dogs Do. *Current Biology* **13**:763-766.
- Miklósi Á, Pongrácz P, Lakatos G, Topál J, Csányi V. 2005. A comparative study of the use of visual communicative signals in interactions between dogs (*Canis familiaris*) and humans and cats (*Felis catus*) and humans. *Journal of Comparative Psychology* **119**:179–186.
- Miklósi Á, Szetei V, Topál J, Csányi V. 2003b. When dogs seem to lose their nose: an investigation on the use of visual and olfactory cues in communicative context between dog and owner. *Applied Animal Behaviour Science* **83**:141–152.
- Molnár CS, Kaplan F, Roy P, Pacht F, Pongrácz P, Dóka A, Miklósi Á. 2008. Classification of dog barks: A machine learning approach. *Anim. Cogn* **11**:389–400.
- Molnár C, Pongrácz P, Dóka A, Miklósi Á. 2006. Can humans discriminate between dogs on the base of the acoustic parameters of barks?. *Behavioural Processes* **73**:76-83.
- Molnár C, Pongrácz P, Miklósi Á. 2010. Seeing with ears: sightless humans' perception of dog bark provides a test for structural rules in vocal communication. *Q. J. Exp. Psychol* **63**:1004–1013.
- Morey DF. 1994. The early evolution of the domestic dog. *American Scientist* **82**:336–347.
- Morton ES. 1977. On the occurrence and significance of motivation – structural rules in some bird and mammal sounds. *Am Nat* **111**:855–869.
- Nowak S, Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Mysłajek RW, Jędrzejewska B. 2006. Howling activity of free-ranging wolves (*Canis lupus*) in the Białowieża Primeval Forest and the Western Beskidy Mountains (Poland). *Journal of Ethology* **25**:231–237.
- Ohl F. 1996. Ontogeny of vocalizations in domestic dogs, breed standard-poodle (*Canis lupus f. familiaris*). *Zoologische Beitrage* **37**:199-215.
- Palacios V, Font E, Márquez R. 2007. Iberian Wolf Howls: Acoustic Structure, Individual Variation, and a Comparison with North American Populations. *Journal of Mammalogy* **88**:606–613.
- Pettersson H, Kaminski J, Herrmann E, Tomasello M. 2011. Understanding of human communicative motives in domestic dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **133**: 235-245.

- Perri A, Widga C, Lawler D, Martin T, Loebel T, Farnsworth K, Kohn L, Buenger B. 2019. New evidence of the earliest domestic dogs in the Americas. *American Antiquity* **84**:68-87.
- Pilleya WJ, Reid KA. 2011. Border collie comprehends object names as verbal referents. *Behavioural Processes* **86**:184–195.
- Pongrácz P, Czinege N, Haynes TMP, Tokumaru RS, Miklósi Á, Faragó T. 2016. The communicative relevance of auditory nuisance: barks that are connected to negative inner states in dogs can predict annoyance level in humans. *Soc Behav Commun Biol Artif Syst* **17**:26–47.
- Pongrácz P, Molnár C, Miklósi Á. 2006. Acoustic parameters of dog barks carry emotional information for humans. *Applied Animal Behaviour Science* **100**:228–240.
- Pongrácz P, Molnár C, Miklósi Á, Csányi V. 2005. Human listeners are able to classify dog (*Canis familiaris*) barks recorded in different situations. *Journal of Comparative Psychology* **119**:136–144.
- Pongrácz P, Szabó É, Kis A, Péter A, Miklósi Á. 2014. More than noise?—Field investigations of intraspecific acoustic communication in dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* **159**:62–68.
- Pongrácz P, Molnár C, Miklósi Á. 2010. Barking in family dogs - an ethological approach. *Veterinary Journal* **183**:141–147.
- Pongrácz P, Molnár C, Dóka A, Miklósi Á. 2011. Do children understand man's best friend? Classification of dog barks by pre-adolescents and adults. *Applied Animal Behaviour Science* **135**:95–102.
- Popova NK. 2006. From genes to aggressive behavior: the role of serotonergic system. *BioEssays* **28**:495–503.
- Quaranta A, Siniscalchi M, Vallortigara G. 2007. Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Current Biology* **17**:R199–R201.
- Quervel-Chaumette M, Faerber V, Faragó T, Marshall-Pescini S, Range F. 2016. Investigating empathy-like responding to conspecifics' distress in pet dogs. *Plos ONE* **11** (e0152920) DOI: 10.1371/journal.pone.0152920.
- Regnier FE. 1971. Semiochemicals—structure and function. *Biology of reproduction* **4**:309-326.
- Riede T, Fitch T. 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*). *J. Exp. Biol* **202**:2859–2867.

- Russell JA, Widen SC. 2002a. A Label Superiority Effect in Children's Categorization of Facial Expressions. *Social Development* **11**:30–52.
- Russell JA, Widen SC. 2002b. Words versus faces in evoking preschool children's knowledge of the causes of emotions. *International Journal of Behavioral Development* **26**:97–103.
- Senn CL, Lewin JD. 1975. Barking dogs as an environmental problem. *Journal of the American Veterinary Medicine Association* **166**:1065-1068.
- Shirtcliff EA, Vitacco MJ, Graf AR, Gostisha AJ, Merz JL, Zahn-Waxler C. 2009. Neurobiology of empathy and callousness: Implications for the development of antisocial behavior. *Behav. Sci. Law* **27**:137–171.
- Schassburger RM. 1987. Wolf vocalization: An integrated model of structure, motivation, and ontogeny. Pages 313-347 in Frank H, editor. *Man and wolf*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Schassburger RM. 1993. Vocal communication in the timber wolf, *Canis lupus*, Linnaeus: structure, motivation, and ontogeny. Paul Parey Scientific Publishers, Berlin.
- Scheider L, Grassmann S, Kaminski J, Tomasello M. 2011. Domestic dogs use contextual information and tone of voice when following a human pointing gesture. *Plos One* **6** (e21676) DOI: 10.1371/journal.pone.0021676.
- Schleidt WM, Shalter MD. 2003. Co-evolution of humans and canids an alternative view of dog domestication: homo homini lupus?. *Evol Cogn* **9**:57–72.
- Schmidt KL, Cohn JF. 2001. Human expressions as adaptations: evolutionary questions in facial expression research. *Am. J. Phys. Anthropol* **33**:3–24.
- Siniscalchi M, d'Ingeo S, Fornelli S, Quaranta A. 2018. Lateralized behavior and cardiac activity of dogs in response to human emotional vocalizations. *Sci. Rep* **8** (77) DOI: 10.1038/s41598-017-18417-4.
- Schnitzler A, Patou-Mathis M. 2017. Wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) domestication: why did it occur so late and at such high latitude? A hypothesis. *Anthropozoologica* **52**:149-154.
- Somppi S, Törnqvist H, Kujala MV, Hänninen L, Krause CM, Vainio O. 2016. Dogs Evaluate Threatening Facial Expressions by Their Biological Validity – Evidence from Gazing Patterns. *PLOS ONE* **11** (e0143047) DOI: 10.1371/journal.pone.0143047.
- Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause CM, Vainio O. 2013. How dogs scan familiar and inverted faces: an eye movement study. *Animal Cognition* **17**:793 - 803.

- Swingley D. 2010. Fast Mapping and Slow Mapping in Children's Word Learning. *Language Learning and Development* **6**:179–183.
- Taylor AM, Ratcliffe VF, McComb K, Reby D. 2014. Auditory Communication in Domestic Dogs. *The Social Dog* 131–163.
- Taylor AM, Reby D, McComb K. 2008. Human listeners attend to size information in domestic dog growls. *The Journal of the Acoustical Society of America* **123**: 2903–2909.
- Taylor AM, Reby D, McComb K. 2010. Size communication in domestic dog, *Canis familiaris*, growls. *Animal Behaviour* **79**:205–210.
- Thomas LA, De Bellis MD, Graham R, LaBar KS. 2007. Development of emotional facial recognition in late childhood and adolescence. *Dev. Sci* **10**:547–558.
- Titze IR. 1994. *Principles of vocal production*. Prentice Hall, Englewood Cliffs - New Jersey.
- Tooze ZJ, Harrington FH, Fentress JC. 1990. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* **40**:723–730.
- Trut LN. 1999. Early canid domestication: the farm fox experiment. *American Scientist* **87**:160 – 169.
- Trut LN, Dzerzhinskii FYA, Nikol'skii VS. 1991. Intracranial Allometry and Craniological Measurements in Silver Fox during Domestication. *Genetika (Moscow)* **27**:1605–1612.
- Trut LN, Naumenko EV, Belayev DK. 1972. Change in pituitary-adrenal function in silver foxes under selection for domestication. *Genetika* **5**:35–43.
- Trut LN, Oskina I, Kharlamova A. 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays* **31**:349–360.
- Virányi Z, Gácsi M, Kubinyi E, Topál J, Belényi B, Ujfalussy D, Miklósi Á. 2008. Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **11**:373–387.
- Vormbrock JK, Grossberg JM. 1988. Cardiovascular effects of human-pet dog interactions. *Journal of Behavioral Medicine* **11**:509–517.
- Worm M, Kirschbaum F, von der Emde G. 2018. Disembodying the invisible: Electrocommunication and social interactions by passive reception of a moving playback signal. *Journal of Experimental Biology* 221 (jeb172890) DOI: 10.1242/jeb.172890.
- Worsley HK, O'Hara SJ. 2018. Cross-species referential signalling events in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **21**:457–465.

- Yeon SC. 2007. The vocal communication of Cannes. *Journal of Veterinary Behavior* **2**:141-144.
- Yeon SC, Seo KM, Kweon OK, Nam TC. 1996. Common Calls of Poodle. *Korean J. Vet. Clin. Med* **13**:163-170.
- Yong MH, Ruffman T. 2014. Emotional contagion: Dogs and humans show a similar physiological response to human infant crying. *Behavioural Processes* **108**:155–165.
- Zeder MA. 2015. Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**:3191-3198.