

МИНИСТЕРСТВО КУЛЬТУРЫ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Московский зоологический парк

НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЗООЛОГИЧЕСКИХ ПАРКАХ

В ы п у с к 5

М о с к в а , 1 9 9 5

Биоакустические исследования в зоопарках – возможности и перспективы

Е.В.Володина, И.А.Володин

Московский зоопарк

В связи с прогрессирующим уничтожением природных местообитаний зоопарки играют все более важную роль в деле сохранения редких видов животных. Для многих видов животных зоопарковские коллекции выступают как резерв природных популяций. На ограниченных территориях зоопарков собраны уникальные коллекции животных – представителей фаун различных материков, природных и климатических зон. В отличие от лабораторий, для благополучного существования и воспроизводства зоопарковских животных создаются условия, позволяющие им проявлять в неволе основные черты своего видового поведения.

Учитывая специфические особенности зоопарков в качестве места проведения этологических исследований [11], зоопарковские коллекции животных выступают как прекрасная база для изучения разнообразных аспектов поведения большого числа видов животных. В своем кратком обзоре мы хотим остановиться на достаточно специфической области изучения поведения - исследованиях вокализаций животных - и рассмотреть возможности использования биоакустических методов в зоопарковской практике.

Наряду с фундаментальными исследованиями вокального поведения животных, углубляющими наше понимание основных механизмов поведения, в настоящее время развивается также прикладная биоакустика, направленная на решение практических проблем, возникающих при содержании и разведении животных. С помощью прикладной биоакустики решаются разнообразные задачи, и к настоящему времени

можно говорить о ней наряду с прикладной сравнительной психологией [66], как об отдельном направлении прикладной этологии [11], несмотря на то, что трудоемкость и низкая эффективность применявшихся до сих пор методов анализа в значительной мере ограничивали развитие биоакустических исследований. Однако, следует ожидать, что это направление в ближайшем будущем будет активно развиваться в связи с появлением новых фундаментальных научных разработок с использованием прогрессивных методов компьютерного анализа звука. Оборудование для таких исследований включает профессиональную аппаратуру для записи и воспроизведения звуков, компьютер со специальной платой и соответствующее программное обеспечение (общей стоимостью около 10000 US\$). Компьютерный анализ создает предпосылки для дальнейшего развития прикладной биоакустики и расширения сферы применения данных биоакустических исследований в зоопарках.

В настоящее время исследования вокализаций животных ведутся в нескольких аспектах, и акустические методы находят применение в практике зоопарков, питомников, а также при разведении сельскохозяйственных животных. Задача этой статьи – представить прикладные и фундаментальные аспекты биоакустических исследований в зоопарках на современном этапе.

Прикладные аспекты акустических исследований в зоопарках.

Идентификация вида или подвида.

В зоопарках и питомниках часто бывает необходимо уточнить видовую либо подвиговую принадлежность животных. Поскольку структура криков животных во многих случаях специфична для видов или подвигов, уточнение таксономической принадлежности того или иного животного по

структуре его криков находит все более широкое применение на практике. К примеру, акустические методы широко используются для определения видового [60,64] и подвидового [28] статуса у гиббонов. В практике Московского зоопарка записи криков гиббонов использовали для подтверждения их подвидового статуса при отправке в зарубежные зоопарки. Герсман [37] показал генетическую детерминированность 7 параметров криков гиббонов путем сравнения дуэтов межвидовых гибридов с аналогичными криками *Hylobates lar* и *H. pileatus*. Эти данные свидетельствуют о потенциальной возможности идентификации гибридных особей у гиббонов по крикам.

В практике дичеразведения, при искусственной инкубации яиц, возникла настоятельная потребность разработки методов идентификации каждого из 12 подвидов птенцов обыкновенного фазана (*Phasianus colchicus*). Даже по экстерьерным признакам это удается с трудом и, в основном, только для самцов. Фокин [18] предлагает метод определения подвида птенцов, начиная с 1-дневного возраста, по форме частотной модуляции криков дискомфорта.

Оценка репродуктивного состояния.

Определение репродуктивного состояния и готовности к спариванию самок и самцов часто бывает важным в определении оптимального времени для ссаживания животных. У многих видов характерные крики связаны с эстральной цикликой самок и репродуктивным поведением самцов и могут использоваться в качестве маркеров фаз репродуктивного поведения.

Для ряда видов характерные громкие крики самцов, издаваемые в определенный сезон года, свидетельствуют о начале брачного периода. Среди наиболее впечатляющих примеров - рев оленей [9,10], громкие "основные крики" ирбиса

(*Uncia uncia*) [70], раздающиеся в зоопарках зимними ночами, а также крики сов [12]. Характерные крики издают во время брачного сезона самцы и самки американской норки (*Mustela vison*), содержащиеся на фермах [39].

Хуанг с соавт. [51] сообщает об использовании акустических способов оценки репродуктивного состояния при разведении в неволе хинганского подвида обыкновенного бобра (*Castor fiber birulai*). Вокализации самок служат достоверными маркерами для идентификации каждой из четырех фаз эстрального цикла - проэструса, эструса, метаэструса и анэструса. При разведении бурундуков (*Tamias sibiricus*) в неволе крики самки совпадают с наступлением рецептивной фазы течки [41].

В Рейнском зоопарке были проведены наблюдения, показавшие, что частота издавания специфических "криков эструса" у самок гелад (*Theropithecus gelada*) зависит от степени рецептивности самки [65]. Проигрывание криков эструса определенной самки в 80% случаев вызывало инициирование контактов с ней со стороны самцов. Авторы делают вывод, что при помощи вокализаций самки информируют других членов стада о своем физиологическом состоянии.

Смит с коллегами [75] показали взаимосвязанность между репродуктивным состоянием и вокализациями у самок беличьих саймири (*Saimiri sciureus*). Тактильные и акустические стимулы были использованы также для определения эструса у домашних лошадей [78].

Для самок многих видов кошачьих (*Felidae*) характерны специфически связанные с эструсом крики [70]. В отличие от них, у гепарда (*Acinonyx jubatus*) более надежным критерием эструса у самок служат характерные крики самцов, издаваемые ими при запаховом контакте с самкой в эструсе, отсутствие

таких специфических вокализаций может свидетельствовать о нарушениях способности к размножению у самцов [3].

Оценка текущего эмоционального состояния и прогноз последующего поведения.

Необходимость контроля за поведением животных часто возникает в зоопарках при изменении состава групп и при ссаживании. Вокализации служат для животных средством коммуникации, передают объективную информацию о намерениях животного и его готовности к действию, и, кроме того, выражают внутреннее состояние животных [55,56]. В определенных случаях вокализация может быть более приемлема для прогноза поведения во время взаимодействий, чем визуально наблюдаемое поведение.

По наблюдениям Ричмана [72], установление парной связи взрослой самки гелады с чужим самцом в неволе можно подразделить на четыре четкие стадии, каждой из которых соответствует определенный тип вокальной кооперации между самцом и самкой и вокализации определенной ритмической структуры. Таким образом, для этого вида соответствующие вокализации маркируют стадии формирования парной связи.

Способы оценки общего уровня возбуждения животных и баланса состояний агрессивности-страха во время пересадок, манипуляций, изменения социальной структуры групп и т.п. еще не получили широкого распространения, однако в ближайшее время могут быть разработаны на основе уже имеющихся данных фундаментальных исследований ситуативной изменчивости вокализаций и связей между внутренним состоянием и структурой вокализаций у животных. По данным этих исследований, по структуре вокализаций могут оцениваться многие важные параметры эмоционального состояния и поведения. К примеру, структура вокализаций коррелирует с поведением атаки и избегания у чайковых птиц

(*Laridae*) [79]; с неприятностью ощущений, испытываемых беличьими саймири (*Saimiri sciureus*) в момент крика [54]; с величиной общего возбуждения домашних копытных [57] и слонов (*Loxodonta africana*) [24]; а также с эмоциональными состояниями уверенности-неуверенности и агрессивности-страха у андских кондоров (*Vultur gryphus*) [2] и гепарда (Володина, неопубликованные данные).

Определение пола у мономорфных видов.

Различение полов у мономорфных видов представляет проблему в основном для некоторых отрядов птиц (в первую очередь - гусеобразных, чайковых и журавлей), однако и для млекопитающих определение пола может быть основано на особенностях вокализаций. Так, Депут и Леклерк-Касан [29] сообщают о возможности различения пола и возраста белорукого гиббона (*Hylobates lar*) по дуэтному пению.

Определение пола до ссаживания у журавлей представляет важную задачу, так как существует возможность образования нежелательных гомосексуальных пар. Арчибальд [22] сообщает о ряде половых различий в унисональных криках некоторых видов журавлей и половых различиях поведения в момент издавания этих криков. Карлсоном и Тростом [26] на большом материале (118 ♂, 141 ♀) разработано различение пола по сторожевым крикам у содержащихся в неволе в Патуксентском исследовательском центре американских журавлей (*Grus americana*). Используются различия по средней основной частоте главной части крика, следующей за вводным слогом. Различия достоверны и потенциально достаточны для различения криков на слух.

Определение пола у птенцов курообразных (*Galliformes*) и гусеобразных (*Anseriformes*) при отсутствии внешнего полового диморфизма основано на структурных различиях в ювенильных криках самцов и самок [15,16]. В настоящее время

промышленные биотехнологии различения пола у птенцов, основанные на биоакустических принципах, находят применение в промышленном птицеводстве и дичеразведении, в тех областях, где применяется массовое выведение птенцов в инкубаторах [14].

Надежность биоакустических методов определения пола у птенцов различна в зависимости от выбора параметров криков, и в ряде случаев может быть очень высокой: так, для птенцов канадской казарки (*Branta canadensis*) точность определения пола по частотным характеристикам криков дискомфорта составляет 75%, по длительности - 100% [20]. Возможность и способы применения акустических методов зависят также от вида: так, в отличие от птенцов канадской казарки, у пеганки (*Tadorna tadorna*) половой диморфизм в криках характерен для взрослых особей, но отсутствует у птенцов, и межполовые различия проявляются в ходе онтогенеза [32].

Помимо куро- и гусеобразных половой диморфизм ювенильных криков обнаружен также у чайковых птиц (*Laridae*). Кошмянова с коллегами [5] обнаружили достоверные различия по средним значениям основных частот в криках птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*): самцы - 2,62 кГц; самки - 2,93 кГц.

Акустическая стимуляция брачного поведения и размножения.

В обедненной естественными стимулами среде зоопарка часто возникает необходимость компенсации стимулов, играющих существенную роль в индукции брачного поведения и размножения [11]. Звуковая среда является одним из важнейших факторов, влияющих на животных, и особенно велико ее значение в брачный период [14]. К настоящему времени некоторые аспекты влияния видовых акустических сигналов на брачное поведение и размножение исследованы

довольно подробно, разрабатываются также методы восполнения дефицита акустических стимулов.

Вокализации самцов и собственные вокализации самок являются необходимым фактором развития яичников у самок птиц (подробный обзор - см. [14]). Стимулирующее влияние брачных сигналов на развитие яичников у самок было показано для волнистых попугайчиков (*Melopsittacus undulatus*) [25,34], египетской горлицы (*Streptopelia senegalensis*) [59] и некоторых куриных птиц [42]. Тихонов с коллегами [14] также показали, что регулярное озвучивание экспериментальных птиц (перепел, фазан, кряква) записями брачных сигналов повышает оплодотворенность яиц на 6.9-21.5 %, при этом общая оплодотворенность яиц достигает 85.6-95.9 %.

Мальчевский, Пукинский [6,7], Фокин [16] и Тихонов с коллегами [14] сообщают, что акустическая стимуляция половой активности характерна для многих видов птиц. Она проявляется в форме так называемой звуковой индукции (стимуляции звуковой активности в ответ на брачные крики). Влияние звуковой индукции на яйцекладку птиц и роль звуковой индукции при стимуляции брачного поведения птиц наиболее подробно описаны Тихоновым с соавт. [14] на основе собственных экспериментов с несколькими видами курообразных - японским перепелом (*Coturnix japonica*), обыкновенным фазаном, глухарем (*Tetrao urogallus*) и тетеревом (*Lyrurus tetrix*). Во всех случаях трансляция видоспецифических брачных криков приводила к резкому усилению собственных вокализаций токования и усиливала частоту проявлений копуляторного поведения.

Феттерольф и Дунхем [33] показали, что проигрывание звуковых сигналов стимулирует брачное поведение делавэрских чаек (*Larus delawarensis*). В этих экспериментах и самцы, и самки наиболее активно реагировали на крики своего пола.

Акустическая стимуляция половой активности характерна не только для птиц. Маккомб [63] экспериментально показал, что рев самцов благородных оленей (*Cervus elaphus*) влияет на сроки эструса у самок. На ферме одну группу самок держали в полной изоляции от самцов; второй группе, также содержащейся в изоляции, воспроизводили записи рева самцов; третью группу самок держали вместе с самцами. Наиболее ранние отелы наблюдались в третьей группе, промежуточные сроки - во второй, самые поздние - в первой. Автор считает, что задержка была связана с отсутствием акустической стимуляции. Результаты свидетельствуют также, что искусственная акустическая стимуляция может отчасти восполнить недостаток естественных стимулов.

Оценка социального статуса животных.

Вокализации, используемые животными для поддержания парной связи между брачными партнерами, могут служить хорошим критерием для выявления сформированных пар, поскольку характерны только для сложившихся пар с устойчивыми супружескими взаимоотношениями.

Триумфальные церемонии супружеских пар описаны для многих видов гусеобразных: серых гусей (*Anser anser*) [35]; канадских казарок (*Branta canadensis*) [17,20]; краснозобых казарок (*Rufibrenta ruficillis*) [1]; белых гусей (*Anser caerulescens*) [4] и многих других. Все авторы отмечают, что дуэтные антифональные демонстрации партнеров являются достоверным критерием сформированной пары.

Арчибальд [22] отмечает унисональный дуэт в качестве критерия образования парной связи для 10 видов журавлей.

Данные Эрровуд [23] о дуэтном пении у желтокрылого попугая (*Brotogeris versicolurus*) позволяют считать брачные дуэты критерием сформировавшейся пары также и у этого вида. Дуэтное пение достигает максимума через 3-4 недели после

образования пар и не снижается в течение 1 года брачной жизни.

Гиббонс и Локвуд [38] приводят пример использования звуковых реакций в целях выяснения совместимости полов у белоруких гиббонов. В Нью-Йоркском зоопарке из двух самцов и двух самок белоруких гиббонов одна пара исполняла дуэт охотнее, чем при других сочетаниях животных. В дальнейшем отсаженные вместе, этологически совместимые партнеры благополучно размножились.

Особенности вокального поведения наряду с другими признаками могут характеризовать социальный статус животного в группе. Эйч с коллегами [21] обнаружили, что социальное положение гелад, содержащихся в зоопарках Штутгарта и Рейна, отражено в подаче контактных звуков. Чаще всего контактные звуки издают самцы и самки высшего ранга. Для диких горилл (*Gorilla gorilla*) Харкерт с коллегами [45] показали, что репертуары внутригрупповых вокализаций особей достоверно коррелировали с их доминантными рангами.

Формирование поведения и управление двигательными реакциями молодняка птиц в раннем онтогенезе.

Для птиц, относящихся к 15 отрядам, было показано, что акустическая стимуляция эмбрионов на стадиях предвылупления ускоряет их развитие, обеспечивает более синхронное вылупление и увеличивает выводимость птенцов [13,14]. Трансляция комфортных сигналов активизирует пищевую реакцию птенцов и снижает их агрессивность при повышенной плотности содержания [15]. Стимуляция "щелкающими" и монотонными сигналами синхронизирует вылупление птенцов и ускоряет его в 1,4-1,5 раза [16].

В искусственном разведении до сих пор остается нерешенной проблема искажения стереотипа поведения у птиц,

выращенных в условиях неволи. Сохранение естественных "диких" стереотипов поведения у птиц, выведенных в инкубаторе, важно для развития у них нормального видового репродуктивного поведения, предотвращения гибридизации, а также для последующей реинтродукции в природу. Тихонов с коллегами [14] рекомендуют выращивать птенцов в изоляции от обслуживающего персонала и птиц других видов, и "озвучивать" их призывными сигналами самки. Молодняк дичи, предназначенный для выпуска в природу, можно обучать адекватным тревожно-оборонительным реакциям на хищника с помощью движущегося макета совместно с проигрыванием тревожных криков самок [16].

Для управления двигательными реакциями птенцов (сбора, перевода из вольеры в вольеру и т.п.) можно использовать как их собственные комфортные сигналы и призывные крики самок [16], так и специфические сигналы-имитоны, реакции на которые вырабатываются на основе импринтинга в чувствительный период сразу после вылупления птенцов [19].

Отслеживание редких, специфичных, но важных форм поведения.

Для многих видов животных, обладающих богатым вокальным репертуаром, возможно отслеживание редко встречающихся, но важных для зоопарковской практики форм поведения по сопровождающим их акустическим сигналам. Вычленение из общего акустического фона характерных криков позволяет наблюдателю моментально акцентировать внимание на интересующих его животных. К примеру, при наших наблюдениях за краснозобыми казарками (*Rufibrenta ruficillis*) около половины зарегистрированных спариваний были первоначально обнаружены по характерному посткопуляторному крику [1], и впоследствии подтверждены путем наблюдения специфичных двигательных демонстраций.

Зоопарк как база для проведения фундаментальных биоакустических исследований.

Кроме прикладных задач, акустические исследования, проводимые в зоопарках, могут быть направлены на решение фундаментальных научных проблем. Проведение таких исследований в первую очередь определяется преимуществами зоопарка как базы для научных работ - возможностью точной идентификации особи, известными биографическими данными о животных, возможностью наблюдения поведения и записи криков животных с близкого расстояния, работы одновременно с несколькими видами или подвидами животных, возможностью проведения долговременных исследований и их относительной дешевизной (см. также [11]). Эти особенности создают предпосылки для широкого круга фундаментальных исследований, которые, в свою очередь, способствуют появлению новых форм использования биоакустики в практике содержания животных в неволе.

Среди акустических исследований, выполненных в зоопарках, шире всего представлены работы по описанию видовых вокальных репертуаров. Наиболее полные и качественные описания были сделаны для тех видов животных, с которыми ведется планомерная экспериментальная работа, как в полевых, так и в лабораторных условиях. Среди этих видов - такие традиционные объекты полевой и экспериментальной биологии и медицины, как белычьи саймири (*Saimiri sciureus*) и макаки-резусы (*Macaca mulatta*) (к примеру, [47–49,68]). Однако, информация по вокальному поведению многих видов животных может быть получена почти исключительно в зоопарках. Такие животные либо представляют слишком большую ценность в генофонде популяции, чтобы использоваться в качестве лабораторных видов, либо слишком крупны для этой цели. Полевые

исследования также часто затруднены из-за труднодоступности животных, и ограничений, налагаемых режимом охраны природных местообитаний.

Примерами описания вокальных репертуаров, выполненных в зоопарке могут служить исследования акустической сигнализации кошачьих (*Felidae*) [8,70]; сенегальского галаго (*Galago senegalensis*) [80]; тасманийского дьявола (*Sarcophilus barrisii*) [31]; китайского мунтжака (*Muntiacus reevesi*) [76]; калифорнийского кондора (*Vultur californianus*) [58]; лесного ибиса (*Geronticus eremita*) [69] и др.

Вокальный репертуар и сопровождающее вокализации поведение в стаде южноамериканских тапиров (*Tapirus terrestris*), содержащихся в зоопарке Сан Диего, описаны Хансэйкером и Ханом [52]; структура дуэтного пения быстрого гиббона (*Hylobates agilis*) и гиббона Мюллера (*H. muelleri*) подробно изучена Хэймофом [43,44] в полевых условиях и в зоопарке. Рибезель-Федровиц и Бергман [73] провели структурно-функциональный анализ вокального репертуара у взрослых пеганок в зоопарке Оснабрюка. Классификация вокализаций косаток (*Orcinus orca*) была выполнена на материале подводных записей, собранных в пяти океанариумах США и Канады [27].

Направления исследований вокального поведения животных в зоопарках крайне разнообразны. Так, Темброк [77], используя записи, сделанные в Берлинском зоопарке, проследил черты географической изменчивости в качественных характеристиках спектра брачных криков пяти подвидов настоящих оленей: *Cervus elaphus hippelaphus*, *C. e. bactrianus*, *C. e. xanthopygus*, *C. e. sibiricus*, *C. e. canadensis*. На основании собранного в зоопарках материала по видовому вокальному поведению Петерс [70] провел классическое исследование таксономических связей в семействе кошачьих.

Примером исследования межвидового коммуникативного поведения служит работа Масатаки [61], который изучал межвидовые ответы на крики тревоги, угрозы и контактные крики у пяти видов обезьян. Ему удалось обнаружить некоторые общие для разных видов признаки вокализаций, всегда вызывающие ответную реакцию.

Хедигер [50], занимавшийся проблемой говорящих животных в зоопарках, обсуждает различные аспекты коммуникации и языка высших позвоночных, возможности понимания человеческой речи и способности подражать ей.

В зоопарках проводятся также исследования, направленные на разработку методов акустической дактилоскопии - определения индивидуальной принадлежности животных по особенностям голоса. В основном эти методы предназначены для мониторинга популяций редких и труднонаблюдаемых видов в природе [40]. Среди таких работ можно выделить исследование Икла с коллегами [30] по идентификации белоголовых орланов (*Haliaeetus leucoccephalus*) на основе записей криков, сделанных в природе и в зоопарке Рио Гранде.

В качестве особого направления можно выделить исследования по установлению связей между структурой криков и моторными реакциями, требующие параллельной аудио- и видеозаписи с близкого расстояния. К примеру, для изучения зависимости между углом раскрытия клюва и частотой издаваемых сигналов у белошеких казарок (*Branta leucophrys*) Хаусбергер с коллегами [46] анализировали видеозаписи профилей клювов кричащих птиц, сделанные в зоопарке Слимбриджа. Записи криков пумы (*Puma concolor*) и гепарда (*Acinonyx jubatus*) были сделаны в неволе с расстояния 0,5 м с целью изучения механизмов издавания мурлыкающих вокализаций у этих видов [36].

Изучение возрастных изменений структуры вокализаций и веса тела у содержащихся в зоопарке японских макаков (*Macaca fuscata*) было проведено Иноэ [53]. Крики провоцировались присутствием служителя и других особей. Изменения значений основной частоты оказались прямо связаны с возрастными изменениями размеров голосовых связок.

Богатые возможности зоопарки предоставляют для изучения контекстуальной, ситуативной и эмоционально-мотивационной изменчивости вокализаций животных. Это особая область исследований, с чрезвычайно привлекательными перспективами как фундаментального, так и прикладного характера. Наряду с анализом тонкой моторики поведения, возможным только с помощью видеосъемки, структурный анализ вокализаций - это один из способов "увидеть эмоцию", заглянуть в эмоциональный мир животного и оценить его внутреннее (психофизиологическое) состояние. Детальный анализ структуры вокализаций при изменении ситуации и в разнообразных контекстах - это перспективный путь как для определения функционального значения вокализаций разной структуры, так и для разработки способов прогнозирования поведения животных по признакам издаваемых ими вокализаций.

Широта и сложность этой области исследования предопределяют разносторонность проводимых исследований и разнообразие применяемых методических подходов. Так, Петерс [71] на материале, полученном в зоопарках, показал сходство структурных характеристик дружественных вокализаций, издаваемых на близком расстоянии для 7 семейств млекопитающих, принадлежащих к отряду хищных. На большом материале по 100 видам млекопитающих, собранном в Берлинском и других зоопарках бывшей ГДР, Рукс [74] исследовал связь структуры криков с эмоционально-

мотивационными состояниями (угрозы, защиты, агрессии, стресса и т.п.). Для содержащейся в неволе группы японских макаков (*Macaca fuscata*) Масатака [62] продемонстрировал, что использование двух различных вариантов криков контакта скоррелировано с последующим поведением кричащей особи.

Взаимосвязи между акустической структурой вокализаций и поведенческим контекстом изучались также у гелад в зоопарках Штутгарта и Рейна [21] и четырех зоопарках США [72]. Были выявлены 22 различных акустических вокальных типа, в соответствии с поведенческим контекстом они были сгруппированы в две категории: контактные крики и крики при агонистических взаимодействиях.

Мортоном с коллегами [67] была прослежена корреляция между звуками и поведением содержащейся в неволе косатки.

В заключение мы хотим подчеркнуть, что использование биоакустических методов в практике зоопарков имеет ряд ограничений. Прикладная биоакустика на настоящем этапе представляет собой набор частных случаев применения конкретных разработок для отдельных видов. Отсутствие общих методических подходов вынуждает исследователей каждый раз "подгонять" применяемые методы под изучаемый вид. При работе с ценными животными приходится также опасаться непредвиденных последствий воздействия на животных. Так, при проигрывании записей звуков в целях коррекции поведения или для обогащения среды можно столкнуться с излишним перевозбуждением животных или появлением неконтролируемых реакций, в том числе и агрессивных, а также с затуханием реакции на стимул. Практически отсутствуют методы экспресс-контроля внутреннего состояния животных по их поведению, что затрудняет проведение структурно-функционального анализа вокализаций. Качество исследований также могут снижать помехи в виде посторонних

неконтролируемых стимулов и акустические помехи, возникающие при записи сигналов в помещениях.

Тем не менее, биоакустические исследования, отличающиеся относительной дешевизной и методической простотой, позволяют решать широкий круг насущных зоопарковских проблем, что позволяет все более широко использовать их в практике зоопарков и питомников. Дальнейшие перспективы биоакустических исследований в зоологических парках связаны с повышением качества исследований, расширением числа изучаемых видов и спектра исследуемых проблем, использованием нового компьютерного обеспечения для анализа вокализаций и применением параллельной аудио- и видеозаписи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Володин И.А., 1990. Поведенческий репертуар краснозобой казарки (*Rufibrenta ruficollis*). 2. Акустическое поведение // Зоол. жур. **69**. № 10:98–106.
2. Володин И.А., Сметанин И.С., 1991. Оборонительное поведение и вокализации андского кондора (*Vultur gryphus*) в неволе. – В сб.: *Научные исследования в зоологических парках*. М. № 1:98–119.
3. Володина Е.В., 1994. Использование акустических методов при содержании и разведении гепардов (*Acinonyx jubatus*) в неволе. – В сб.: *Научные исследования в зоологических парках*. М. № 4:92–100.
4. Гуртовая Е.Н., 1990. Этологические демонстрации и другие формы поведения белых гусей (*Anser c. caerulescens*) в период гнездования // Зоол. жур. **69**. № 1:86–98.
5. Кошмянова Н.В., Тихонов А.В., Харитонов С.П., 1984. Спектрально-временная структура сигналов бедствия и

- половые отличия у птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.* № 6:30–33.
6. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1980а. Звуковая среда и голосовое поведение птиц. – В сб.: *Экология, география и охрана птиц.* Л.
 7. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1980б. Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц. – В сб.: *Звуковая коммуникация, экология и слух.* Л.
 8. Мовчан В.Н., Опахова В.Р., 1981. Исследование акустической сигнализации кошачьих (семейство *Felidae*) в условиях зоопарка // *Зоол. жур.* **60.** № 4:601–608.
 9. Никольский А.А., Переладова О.Б., Рutowская М.В., Формозов Н.А., 1979. Географическая изменчивость признаков брачного крика самцов настоящих оленей // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **84.** № 6:46–55.
 10. Переладова О.Б., Око Р.А., 1981. Ситуативные изменения временных характеристик предупреждающего об опасности сигнала настоящих оленей // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки,* № 8, с. 40–46.
 11. Попов С.В., Вахрушева Г.В., 1993. Этологические исследования в зоопарках и проблема поведенческой адаптации животных к условиям неволи. – В сб.: *Науч. иссл. в зоол. парках.* № 3:171–192.
 12. Пукинский Ю.Б., 1977. Жизнь сов. – Л.:Изд-во ЛГУ 240 с.
 13. Тихонов А.В., 1984. Акустическая сигнализация и пищевое поведение птиц в раннем онтогенезе. – В сб.: *Сигнализация и экология млекопитающих и птиц.* М. С. 142–153.
 14. Тихонов А.В., Моренков Э.Д., Фокин С.Ю., 1988. Поведение и биоакустика птиц. – М.:Изд-во МГУ. С. 1–200.
 15. Тихонов А.В., Фокин С.Ю., 1982. Звуковая сигнализация птиц и перспективы ее использования в искусственном

- дичеразведении. – В сб.: *Обогащение фауны и разведение охотничьих животных*. Матер. к Всес. научно-практич. конф., посвящ 100-летию со дня рожд. П.А. Мантейфеля. 19–21 мая 1982 г. Киров. С. 110.
16. Фокин С.Ю., 1982а. Акустическая сигнализация и биологические основы управления поведением птиц при искусственном дичеразведении. – В сб.: *Дичеразведение в охот. хоз-ве РСФСР*. М.
 17. Фокин С.Ю., 1982б. Поведение и акустическая сигнализация канадской казарки в период формирования пар. – В сб.: *Экол. исслед. и охрана птиц Прибалтийских респ.* Тез. докл. Прибалт. конф. молодых орнитол., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Т. Иванаскаса. Каунас. С. 131–134.
 18. Фокин С.Ю., 1983. Звуковая коммуникация и поведение обыкновенного фазана при искусственном содержании. – В сб.: *Искусств. разведение фазанов*. М. С. 158–168.
 19. Фокин С.Ю., 1984. Биоакустика в разведении птиц // *Природа*. № 9:44–49.
 20. Фокин С.Ю., 1985. Поведение и акустическая сигнализация гусей и казарок при искусственном разведении. – В сб.: *Дичеразведение в охот. хоз-ве*. М. С. 108–120.
 21. Aich H., Zimmerman E., Rahmann H., 1987. Social position reflected by contact call emission in Gelada baboons (*Theropithecus gelada*) // *Z. Saugetierk.* **52**. № 1:58–60.
 22. Archibald G.W., 1974. Methods for breeding and rearing cranes in captivity // *Int. Zoo Yrb.* **14**:147–155.
 23. Arrowood P.C., 1988. Duetting pair bonding and agonistic display in parakeet pairs // *Behaviour.* **106**. № 1–2:129–137.
 24. Berg J.K., 1983. Vocalizations and associated behaviors of the African elephant (*Loxodonta africana*) in captivity // *Z. Tierpsychol.* **63**. № 1:63–79.

25. Brockway B.F., 1965. Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalization in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) // *Anim. Behav.* **13**. № 4.
26. Carlson G., Trost C.H., 1992. Sex determination of the whooping crane by analysis of vocalizations // *Condor*. **94**. № 2:532–536.
27. Dahlheim M.E., Awbrey F., 1982. A classification and comparison of vocalizations of captive killer whales (*Orcinus orca*) // *J. Acoust. Soc. Am.* **72**. № 3:661–670.
28. Demars C., Goustard M., 1978. Le "grand chant" d'*Hylobates concolor leucogenis*. Comparaison avec les immissions sonores homologues d'*H. concolor gabriellae* et d'*H. klossii* (iles Memtawei, ouest Samatra) // *Behaviour*. **65**. № 1–2:1–26.
29. Deputte B.L., Leclerc-Cassan M., 1981. Sex determination and age estimation in the White-cheeked gibbon (*Hylobates concolor leucogenys*): anatomical and behavioural features // *Int. Zoo Yrb.* **21**:187–193.
30. Eakle W.L., Mannan R.W., Grubb T.G., 1989. Identification of individual breeding bald eagles by voice analysis // *J. Wildlife Manag.* **53**, № 2:450–455.
31. Eisenberg J.F., Collins L.R., Wemmer C., 1975. Communication in the tasmanian devil (*Sarcophilus barrisii*) and a survey of auditory communication in the *Marsupialia* // *Z. Tierpsychol.* **37**. № 4:379–399.
32. Englander W., Bergmann H.-H., 1990. Geschlechtsspezifische Simmentwicklung bei der Bladente (*Tadorna tadorna*) // *J. Ornithol.* **131**. № 2:174–176.
33. Fetterolf P.M., Dunham D.W., 1985. Stimulation of courtship display in ring-billed gulls using playback of vocalizations // *Can. J. Zool.* **63**. № 5:1014–1019.

34. Ficken R.W., Tienhoven van A., 1960. Effect of visual and vocal stimuli on breeding in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) // *Anim. Behav.* **8**.
35. Fischer H., 1965. Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*) // *Z. Tierpsychol.* **22**:247–304.
36. Frazer Sissom D.E., Rice D.A., Peters G., 1991. How cats purr // *J. Zool.* **223**. № 1:67–78.
37. Gerssman T., 1984. Inheritance of song parameters in the gibbon song, analysed in 2 hibrid gibbons (*Hylobates pileatus* × *Hylobates lar*) // *Folia primatol.* **42**. № 3/4:217–235.
38. Gibbons E.F., Lockwood R., 1985. The use of vocalizations in the determination of heterjsexual compatibility in the white-handed gibbon (*Hylobates lar*) // *Zool. Gart.* **55**. № 2/3:163–165.
39. Gilbert F.F., 1969. Analysis of basic vocalizations of the ranch mink // *J. Mammol.* **50**. № 3:625–627.
40. Gilbert G., 1992. Individually distinctive bird calls: their role in monitoring rare bird populations. – In: *4th Int. Behav. Congr.*, Abstr. Princeton (N.Y.) P. 93.
41. Gillett K.E., 1988. Chipmunks and siberian chipmunk in captivity. – Plymouth:Basset Publ. P. 1–32.
42. Guyomarc'h C., Guyomarc'h I.C., 1981. Influence de stimulations vocales specifiques sur la reproduction de femelles d'oiseaux gallinaces // *Bull. Soc. Zool. France.* **106**. № 3.
43. Haimoff E.H., 1984. The organization of song in the agile gibbon (*Hylobates agilis*) // *Folia primatol.* **42**. № 1:42–61.
44. Haimoff E.H., 1985. The organization of song in Muller's gibbon (*Hylobates muelleri*) // *Int. J. Primatol.* **6**. № 2:173–192.
45. Harcourt A.H., Stewart K.J., Harcourt D.E., 1986. Vocalizations and social relationships of wild gorillas: a

- preliminary analysis. – In: *Current perspectives in primate social dynamics*. D.M. Taub, F.A. King (eds.). New York. P. 346–356.
46. Hausberger M., Black J.M., Richard J.P., 1991. Bill opening and sound spectrum in barnacle goose calls: individuals with "wide mouths" have higher pitched voices // *Anim. Behav.* **41**. № 4:319–322.
 47. Hauser M. D., 1991. Sources of acoustic variation: data from free-living rhesus macaques (*Macaca mulatta*) // *Ethology*. **89**:29–46.
 48. Hauser M.D., 1992. Articulatory and social factors influence the acoustic structure of rhesus monkey vocalizations: A learned mode of production? // *J. Acoust. Soc. Amer.* **91**. № 1:2175–2179.
 49. Hauser M.D., 1993. Rhesus monkey copulation calls: Honest signals for female choice? // *Proc. Royal Soc. London. B.* **254**. № 1340:93–96.
 50. Hediger H., 1982. Zoodirektoren und sprechende Tiere // *Zool. Gart.* **52**. № 3/4:175–187.
 51. Huang B., Lu H., Yu Ch., Liu M., et al., 1994. Oestrous and copulatory behavior of rearing xinjiang-mongolia beaver // *Acta Theriol. Sin.* **14**. № 4:260–264.
 52. Hunsaker D.H., Hahn T.C., 1965. Vocalization of the south american tapir, *Tapirus terrestris* // *Anim. Behav.* **13**. № 1:69–74.
 53. Inoue M., 1989. Age gradations in vocalization and body weight in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) // *Folia primatol.* **51**. № 2/3:76–86.
 54. Jurgens U., 1979. Vocalization as an emotional indicator: A neuroethological study in the squirrel monkey // *Behaviour*. **69**. № 1/2:88–117.

55. Jurgens U., 1988. Central control of monkey calls. – In: *Primate vocal communication*. D. Todt, P. Goedecking, D. Symmers (eds.). Berlin. P. 162–167.
56. Jurgens U., Ploog D., 1976. Zur Evolution der Stimme // *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **222**:117–137.
57. Kiley M., 1972. The vocalizations of ungulates, their causation and function // *Z. Tierpsychol.* **31**. № 2:171–222.
58. Koford C.B., 1966. The California condor. – New York:Dover Publ.
59. Lehrman D.S., Friedman M., 1969. Auditory stimulation of ovarian activity in the ring dove (*Streptopelia risoria*) // *Anim. Behav.* **17**. № 3.
60. Marshall J.T., Marshall E.R., 1976. Gibbons and their territorial songs // *Science*. **193**. № 4249:235–237.
61. Masataka N., 1986. Interspecific and intraspecific responses to some species-specific vocalizations in marmosets, tamarins and Goeldi's monkeys. – In: *Current perspectives in primate social dynamics*. D.M. Taub, F.A. King (eds.). New York. P. 368–377.
62. Masataka N., 1989. Motivational referents of contact calls in Japanese monkeys // *Ethology*. **80**. № 1/4:265–273.
63. McComb K., 1987. Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds // *Nature*. **330**. № 6149:648–649.
64. Mitani J.C., 1987. Species discrimination of male song in gibbons // *Amer. J. Primatol.* **13**:413–423.
65. Moos-Heilen R., Sossinka R., 1990. The influence of oestrus on the vocalization of female gelada (*Theropithecus gelada*) // *Ethology*. **84**. № 1:35–46.
66. Moran G., 1987. Applied dimensions of comparative psychology // *J. Compar. Psych.* **101**. № 3:277–281.
67. Morton A.B., Gale J.C., Prince R.C., 1986. Sound and behavioral correlations in captive *Orcinus orca*. – *Behavioral*

- biology of killed whales*. B.C. Kirkevold, J.S. Lockard (eds.). New York. P. 303–333.
68. Newman J.D., 1985. Squirrel monkey communication. – In: *Handbook of Squirrel Monkey Research*. New York–London. P. 99–126.
 69. Pegoraro K., 1994. Vocal inventory of the waldrapp ibis *Geronticus eremita* // *J. Ornithol.* **135**. № 3:168.
 70. Peters G., 1978. Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (*Mammalia, Felidae*) // *Spixiana*. Suppl. **1**:1–283.
 71. Peters G., 1984. On the structure of friendly close range vocalizations in terrestrial carnivores (*Mammalia, Carnivora, Fissipedia*) // *Z. Saugetierkunde*. **49**:157–182.
 72. Richman B., 1987. Rhythm and melody in gelada vocal exchanges // *Primates*. **28**. № 2:199–223.
 73. Riebesehl-Fedrowitz J., Bergmann H.-H., 1984. Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art // *Bonn. Zool. Beitr.* **35**. № 4:307–326.
 74. Rux D., 1980. Untersuchungen zur akustischen Kommunikation der Säugetiere im Raum-System // *Zool. Anz.* **204**. № 5/6:295–318.
 75. Smith H.J., Newman J.D., Bernhars D.E., Symmes D., 1983. Effects of reproductive state on vocalizations in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *Folia primatol.* **40**. № 4:233–246.
 76. Stadler S.G., Hendrichs H., 1987. Zum Lautrepertoire eines ursprünglichen Cerviden, *Muntiacus reevesi micrurus* (Sclater, 1875) // *Z. Saugeljerk.* **52**. № 6:372–382.
 77. Tembrock G., 1965. Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität von Lautäußerungen bei Säugetieren // *Z. Saugeljerkund.* **30**. № 5.

78. Veeckman J., Odberg F.O., 1978. Preliminary studies on the behavioural detection of oestrus in Belgian "warm-blood" mares with acoustic and tactile stimuli // *Appl. Anim. Ethol.* **4**:109–118.
79. Veen J., 1987. Ambivalence in the structure of display vocalizations of gulls and terns: new evidence in favour of Tinbergen's conflict hypothesis // *Behaviour.* **100**. № 1/4:33–49.
80. Zimmermann E., 1985. The vocal repertoire of the adult senegal bushbaby // *Behaviour.* **94**. № 3/4:212–233.

Summary

E.V.Volodina, I.A.Volodin. *Bioacoustic investigations in zoos – possibilities and perspectives.* Captive animals can provide an excellent basis for the study of questions of traditional interest to the ethologist and bioacoustic. Now a movement to solving practical problems arising in the zoo management using bioacoustical approach promise a good perspective. The field of application for bioacoustical method is illustrated by various examples.