

УДК: 591.582

ВОКАЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2001 г. Е. В. Володина, И. А. Володин

Отдел научных исследований Московского зоопарка, Москва

Рассмотрены важнейшие достижения в области поиска связей между структурой звуков млекопитающих и различными аспектами их эмоционального состояния, подходы к классификации вокальных репертуаров и ее биологическая основа - представленность разных типов звуков в различных субстратах головного мозга. Показана роль особенностей звукопродукции млекопитающих как фактора, влияющего на структурную изменчивость звуков. Приведены результаты нейроэтологических экспериментов, свидетельствующие как о возможности выражения в звуках своего эмоционального состояния, так и о возможности оперантного контроля продукции звуков. Показана связь между вокальными субстратами головного мозга и состояниями агрессии, фрустрации и боли.

ВВЕДЕНИЕ

Исследователь, задавшийся целью найти вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих, обязательно сталкивается с двумя взаимосвязанными проблемами. Очень трудно, во-первых, получить надежную информацию об эмоциональном состоянии кричащего животного и, во-вторых, отделить звуковые признаки, действительно, являющиеся маркерами эмоционального состояния, от структурных изменений, обусловленных иными причинами. В предлагаемом обзоре рассмотрены важнейшие достижения на пути решения этих проблем; общие принципы описания и классификации вокальных репертуаров; биологические основы дискретности вокальных репертуаров млекопитающих на уровне контролирующих вокализацию субстратов головного мозга; факторы, определяющие изменчивость звуков млекопитающих; особенности церебрального контроля продукции звуков в связи с эмоциональным состоянием животных.

ПОДХОДЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДЛЯ КЛАССИФИКАЦИИ ЗВУКОВ И ОПИСАНИЯ ВОКАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Существует три основных подхода к описанию видовых вокальных репертуаров млекопитающих: с позиций континуальности (синоним - градуальность); с позиций дискретности и с позиций дискретности-континуальности, т.е. дискретности крупных структурных единиц с континуальностью внутри них. Первоначально вопрос о дискретности и континуальности был поднят Петером Марлером [27, 50, обзоры: 6, 10, 30]. Согласно утверждениям Марлера, репертуар градуален, если изменчивость сигналов континуальна, без четко выра-

женных структурных границ, отделяющих один тип от другого. "Континуалисты", одним из наиболее ярких представителей которых является Марта Кили [46], описывают репертуар в виде структурного континуума, в котором даже крайние элементы связаны между собой переходными формами, полагая, что в основе континуума звуков лежит континуум уровней возбуждения животного или его "основных мотивационных состояний". При таком способе описания правомочно понимать под типом вокализации отрезок мотивационно-структурного континуума, в котором соседние звуки последовательности ближе по структуре друг с другом, чем с более удаленными звуками. Однако описание с позиций континуальности не исключает выделения в репертуаре структурно обособленных групп "ритуализованных" вокализаций, относительно жестко связанных с ситуативными контекстами [10].

Использование описаний вокальных репертуаров в виде набора дискретных типов диктуется спецификой некоторых исследований, например таких, как работа Юргенса и Плуга [44] по изучению невральных субстратов вокальной активности у обезьян - беличьих саймири (*Saimiri sciureus*). При данном подходе тип вокализаций определяется как группа звуков, морфологически более сходных между собой, чем с вокализациями других типов, без промежуточных вариантов между ними. Третий способ описания вокального репертуара - в виде дискретных структурных или структурно-функциональных классов, каждый из которых представляет собой отдельный континуум [19, 51, 59].

Предполагалось, что разделение континуума звуков на типы производится на уровне системы восприятия при коммуникации [обзор: 29]. Были сделаны попытки классификации видового ре-

пертуара с точки зрения животного, с помощью оценки реакции зеленых мартышек (*Cercopithecus aethiops*) на проигрывание звуков ворчания, записанных в разных ситуациях. Эти звуки было принято считать неспецифическим сильно изменчивым акустическим сигналом, выражающим состояние возбуждения животного. Эксперименты показали, однако, что ворчания, воспринимаемые человеком как один сигнал, зеленые мартышки воспринимают как четыре разных сигнала, причем каждый из них имеет свой смысл, зависящий не от "контекста", а от акустических свойств самого сигнала [16]. Аналогичный подход использовали для определения значимых для классификации признаков звуков у орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius*) [7] и тупайи обыкновенной (*Tupaia glis*) [12]. Однако при этом способе классификации слишком велика доля неконтролируемых факторов (качество записи, точка трансляции, время, состояние животных и множество других), чтобы его можно было считать надежным. Так, к примеру, тупайи воспринимали проигрываемые им звуки не как видовые сигналы, а как конкретные акустические раздражители условно-оперантной природы [12]. Учитывая неоднозначность получаемых результатов, этот способ на современном этапе исследований может рассматриваться лишь как дополнительный инструмент для классификации звуков.

Аргументы в пользу того или иного подхода оставались на уровне мнений и без практических подтверждений до тех пор, пока разносторонние исследования с помощью нейрофизиологических, анатомических, гистологических, поведенческих и ларингографических методик не показали, что картина изменчивости звуков у млекопитающих в результате взаимодействия различных факторов может объединять в себе все феномены, на которых основаны различные подходы к классификации.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗВУКОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Организация вокальных субстратов головного мозга млекопитающих

Подтверждения в пользу относительной дискретности типологической организации вокальных репертуаров млекопитающих, при которой типы звуков - это группы вокализаций, морфологически более сходные между собой, чем с вокализациями других типов, получены в работах немецких нейроэтологов и физиологов в 1970-80-х гг. [44, 45]. С помощью электрической стимуляции через имплантированные в определенные точки мозга электроды было показано, что каждый из восьми выделенных по структурным признакам

спектра типов звуков саймири имеет в вокальных зонах головного мозга собственный морфологический субстрат. В тех случаях, когда субстраты совпадали и из одной точки можно было вызвать два разных типа звуков, эти типы вызывались при различных параметрах электрического стимула (интенсивности, частоты и длительности). Таким образом, было подтверждено, что разные типы звуков имеют в вокальных зонах головного мозга различные морфологические субстраты и, следовательно, традиционная классификация звуков по сходству структурно-временного спектра с некоторым обобщенным модельным образом имеет биологическую основу в организации вокальных субстратов головного мозга.

Также было показано, что речь человека и звуки всех остальных млекопитающих имеют различные морфологические субстраты - речь у человека контролируется корой больших полушарий головного мозга, тогда как звуки всех других млекопитающих можно вызвать из лимбической системы, включающей вокальные зоны переднего и промежуточного мозга. Только у шимпанзе (*Pan troglodytes*) при электрической стимуляции речевых зон коры можно вызвать слабые колебания голосовых связок. Отсюда следует, что речь человека и звуки других млекопитающих негомолочны [41].

Особенности механизмов звукопродукции у млекопитающих

Все звуки, издаваемые млекопитающими, принято делить на две большие группы: собственно голосовые звуки и неголосовые шумы [72]. Важным фактором, определяющим структурные различия звуков млекопитающих, являются особенности работы звукопроизводящего аппарата. Звукопроизводящий аппарат млекопитающих состоит из источника звука (голосовой щели) и надгортанного вокального тракта [6]. Он трансформирует аэродинамическую энергию воздушного потока из легких в звук. К наиболее важным анатомическим особенностям, влияющим на спектральную структуру звуков, относятся размеры и форма вокального аппарата, к примеру, ширина голосовой щели и длина вокального тракта, обычно напрямую связанные с размерами животного [6, 9, 10]. Так, для макаков-резусов (*Macaca mulatta*) и домашних собак (*Canis familiaris*) установлено, что размеры тела и длина вокального тракта надежно коррелируют с частотой издаваемых животными звуков [23, 67].

Основной теоретической моделью, описывающей вклад источника звука и вокального тракта в процесс звукопродукции, служит модель фильтрации источника, разработанная первоначально для продукции речи человека, а затем распространенная на неречевые звуки млекопитающих.

Теория фильтрации источника в продукции речи. В 1960 г. Фант [22] предложил модель, согласно которой речевой сигнал представляет собой комбинацию работы источника звука и дальнейшей фильтрации звуковой волны надгортанным вокальным трактом. Источником звука являются самоподдерживающиеся осцилляции голосовых связок гортани, между которыми имеется голосовая щель. Сближаясь и отдаляясь, голосовые связки изменяют воздушный поток из легких, идущий через голосовую щель, и генерируют акустический сигнал источника. Частота вибрации голосовых связок является основной частотой звука. Вибраторное движение голосовых связок создает звуки, в частотном спектре которых помимо основной частоты обязательно присутствуют и более высокие частотные составляющие - гармоника основной частоты. Частоты гармоник всегда соотносятся с основной частотой звука как простые целые числа.

Сигнал источника перед выходом во внешнюю среду должен пройти через надгортанный вокальный тракт, который имеется и у человека, и у всех других видов млекопитающих. К вокальному тракту относятся полость глотки, ротовая и носовая полости. Столб воздуха, содержащегося в вокальном тракте, имеет резонантные режимы, которые избирательно позволяют определенным частотам голосового источника проходить и распространяться через рот или ноздри в окружающую среду. Другими словами, вокальный тракт действует как гряда частотных фильтров, каждый из которых пропускает узкий диапазон частот. Эти резонансы вокального тракта получили специальное название "формант" (от лат. *formare* - формировать) [35]. Данный термин имеет длинную историю использования как для речи человека [22], так и в биоакустике млекопитающих [23, 49, 57, 67, 70]. Глотка и ротовая полости наиболее важны для процесса фильтрации, поскольку движения языка, челюстей и губ могут существенно влиять на резонансные свойства этих полостей. Другими словами, посредством движений артикуляторов в различных положениях идентичные сигналы источника (голосовой щели) могут быть модифицированы различными способами, приводя к появлению звуков различной структуры [57]. Таким образом, итоговая структура звука на выходе из вокального тракта зависит от характеристик как голосового источника, так и надгортанного вокального тракта.

Для простейшей модели вокального тракта в виде слепо замкнутой с одного конца трубки положение каждой форманты в частотном спектре рассчитывается по формуле

$$F_N = (2N - 1)C/4L,$$

где C - скорость звука, L - длина вокального тракта и N - номер форманты. Эта базовая мо-

дель была использована Либерманом с коллегами [48, 49] для объяснения некоторых акустических признаков криков детей и обезьян.

Приложение теории фильтрации источника к звукам млекопитающих. При расширенном рассмотрении основные концепции фильтрации источника могут быть применены не только к людям, но и ко всем остальным млекопитающим [57]. Вместе с тем между людьми и другими млекопитающими могут существовать важные различия в механизмах звукопродукции. Либерман [47] предположил, что нечеловекообразные и человекообразные обезьяны не способны поддерживать точный контроль над вибрацией голосовых связок и, следовательно, не способны издавать высокорегулярные, тональные звуки, аналогичные гласным человека. Однако Гаутиер [26] обнаружил, что строго регулярные вибрации голосовых связок могут встречаться также и у нечеловекообразных обезьян. Так, в спектрограммах ворчанья бабуина (*Papio cynocephalus*) обнаружены формантные структуры, похожие на те, которые встречаются в гласных звуках речи [58]. Хаузер и Фоулер [32] указывают, что обезьяны могут предсказуемо снижать основную частоту, когда производят повторяющиеся крики, - феномен, который может быть аналогичным снижению, встречающемуся в конце речевых предложений у человека.

По результатам сравнительного анализа спектров звуков голубых мартышек (*Cercopithecus albogularis*), сделанных непосредственно над голосовой щелью (с помощью ларингографа) и на выходе из ротовой полости (с помощью акустического магнитофона), была доказана возможность независимой работы источника звука и надгортанного вокального тракта [15]. Оказалось, что голубые мартышки могут модифицировать звуки посредством настройки голосового источника, изменяя натяжение голосовых связок и оставляя вокальный тракт интактным, или, сохраняя те же характеристики источника, изменять структуру звуков при их прохождении через вокальный тракт, а также объединять оба эти механизма. Браун и Каннито [15] также показали, что голубые мартышки обладают большим, чем люди, диапазоном изменчивости площади поверхности голосовых связок, вступающих в контакт во время продукции звуков, и динамический диапазон издаваемых ими звуков в 6 раз превышает таковой у человека.

Прямые свидетельства в пользу отдельных вкладов источника и вокального тракта в структуру звука были также представлены Хаузером с соавт. [31], которые обнаружили, что положение челюстей при издавании звуков у макаков-резусов коррелировало со спектральными изменениями в итоговом крике при отсутствии изменений основной частоты. По данным Рендалла с соавт.

[64], ключевыми признаками для индивидуальной идентификации криков "куу" у макаков-резусов являются определяемые фильтрами вокального тракта положения спектральных пиков. Значительную долю изменчивости вносит и артикуляция (вытягивание губ или закрывание рта при продукции криков), от которой зависит длина вокального тракта и в результате которой происходит смещение акцентированных гармоник в спектре. Рид и Фитч [67] также показали, что на положение формантных частот у собак различных пород во время рычания влияют артикуляторные изменения формы вокального тракта.

Некоторые исследователи полагают, что обезьяны модифицируют резонансы вокального тракта путем различных артикуляторных маневров. Так, два типа шумовых криков "на змею" и "на орла", издаваемых зелеными мартышками, различаются по общему спектральному рисунку, и этот рисунок является ключом, с помощью которого мартышки сортируют синтетические крики тревоги в лаборатории при выполнении оперантно-обусловленной задачи [56]. Согласно работе [34] конфигурация губ влияет на структуру криков "куу" у макаков-резусов, однако не влияет на структуру их пронзительных криков. Данный факт свидетельствует о том, что вклад артикуляции различен при продукции разных типов звуков.

Были обнаружены свидетельства в пользу того, что млекопитающие могут регулировать временные и частотные характеристики издаваемых звуков таким образом, чтобы обеспечивать наличие в них устойчивых индивидуальных различий. Так, Дурбин [17] показал, что два 12-летних брата красных волков (*Canis alpinus*) надежно различались по периоду следования свистовых звуков. Такие различия существовали и между криками трех сибсов красных волков. Детеныши были визуально неразличимы, но когда два из них свистели вместе, периоды между свистовыми криками значительно различались. Дурбин предположил, что красные волки могут варьировать временные характеристики свистовых криков, для того чтобы дифференцировать себя от сибсов. О подобном феномене индивидуализации в отношении регуляции частоты вокализаций у карликового мангуста (*Helogale parvula*), у которого особи учатся кричать на частоте, еще не занятой другими членами семьи, сообщает Раса [63]. Формирование в онтогенезе отчетливых индивидуальных характеристик частотной модуляции свистовых криков описано и для атлантической афалины (*Tursiops truncatus*) [73].

Шипли с соавт. [70] показали, что при сильном раскрытии челюстей во время мяуканья у домашних кошек (*Felis catus*) изменяются резонантные свойства вокального тракта. Модель замкнутой с одного конца трубки не объясняла наблюдаемое

явление, поэтому исследователи предложили использовать модель геометрического радиуса рупора Бесселя, имеющего вид трубки с расширением на конце. Расширение раствора рупора моделирует раскрытие челюстей. Амплитуда давления звуковой волны снижается по мере того, как она движется в увеличивающееся расширение. Когда волна достигает точки расширения, где радиус рупора быстро возрастает, быстрое изменение в сопротивлении волны вызывает отражение ее назад к горлу. Низкие частоты отражаются при меньшем расширении рупора, чем более высокие частоты, что может приводить к смещению энергии в более высокочастотную область [70].

Для производства шумовых звуков и шумовых компонент тональных звуков существуют две возможности. Шум может быть вызван турбулентностью, генерируемой посредством сжатия поперечного сечения надгортанного воздухоносного пути, подобно фрикативам в речи человека, или же может производиться в гортани (ларинксе). Ларингеальный шум возникает в результате рассинхронизации движений голосовых связок [15, 39], визуально он обнаруживается на спектрограммах в виде узких гармонических разрывов в полосе сплошного шума [75]. Для разграничения шума, издаваемого с помощью турбулентности, и ларингеального шума, используют также анализ характеристик ларингеальной звуковой волны, записываемой с помощью ларингографа [55].

Если шум обусловлен ларингеальными пертурбациями, то вариации в форме ларингеальной волны, изменения в длительности контакта между связками и межконтактного интервала должны заметно различаться для узкополосных и широкополосных криков (или компонентов криков). Если же шум есть продукт надгортанной турбулентности, тогда различий в ларингеальных спектрах тональных и шумовых криков не наблюдается [55]. Так, при исследовании ларингеальных спектров тональных и широкополосных вариантов визгов голубых мартышек не было обнаружено свидетельств в поддержку гипотезы ларингеального шума и был сделан вывод, что шумовые вокальные элементы в этих звуках в основном являются продуктом турбулентности [15]. Для звуков же изоляции домашней кошки было показано ларингеальное происхождение шумовых составляющих [68].

Таким образом, при звукопродукции млекопитающие могут использовать и артикуляционный, и частотно-модуляционный режимы вокальной изменчивости, что вносит значительный вклад в расширение диапазона структурной изменчивости звуков.

Специфические морфологические особенности вокального аппарата, влияющие на структуру звуков. Шон Ибарра [69] в сравнительном

аспекте рассмотрел морфологию вокального тракта нечеловекообразных обезьян и показал, как и каким образом строение вокального тракта непосредственно определяет спектральную структуру звуков. Так, если ширина голосовой связки мала, как у особей с небольшими размерами тела, и голосовая связка вытягивается в крайней степени, то может генерироваться ультразвуковая основная частота, как у обыкновенной игрунки (*Callithrix jacchus*) [21] и мышиноного лемура (*Microcebus murinus*) [77]. Если наружное растяжение покровного слоя голосовой связки сначала внезапно увеличивается и сразу же быстро уменьшается, натягивающийся и рикошетом отскакивающий свободный край может генерировать стропилообразный контур голосовой щели, производящий звук, частота которого резко возрастает до пика и сразу же падает. Такие звуки, представляющие собой резкие шелчки, характерны для макаков-резусов [33] и иногда встречаются у белых саймири [76]. При подобном "незакрепленном" характере свободного края голосовой связки вибрации не всегда затухают равномерно, что может быть морфологической основой нестабильности основной частоты, обнаруживаемой у нечеловекообразных обезьян [49].

Наиболее важная гипотеза, которую выдвигает Шон Ибарра [69], - что животные организуют вокальную коммуникацию в соответствии с вокальными возможностями своей звукопроизводящей системы. Так, он считает, что именно благодаря разнообразию основной частоты, которую способны производить обезьяны, репертуар вокальной коммуникации этой группы базируется в большей степени на контрастах основной частоты, чем на фортантах.

У ряда видов нечеловекообразных обезьян Шон Ибарра [69] обнаружил присутствие небольшой относительно жесткой складки (названной им "вокальной губой") на медиальном крае каждой голосовой связки. Эта особенность, по всей видимости, дает возможность использовать два независимых механизма вибрации (отдельно голосовых связок и вокальных губ) и, в частности, комбинировать энергию этих источников. Наличие вокальной губы может служить морфологической основой для наблюдавшихся в криках голубых мартышек составляющих, не кратных основной частоте и имеющих независимый ход частотной модуляции, что можно объяснить только совместной работой двух независимых источников звуковых колебаний в голосовой щели [15].

Очень похожие морфологические образования недавно обнаружены на голосовых связках домашних собак, волко-собачьих гибридов и пятнистых гиен (*Spocita spocita*), однако они встречаются не у всех представителей данных видов [65]. В связи с этим интересно, что многие виды семей-

ства псовых производят своеобразные бифонические вокализации [1, 11, 25], в продукции которых, вероятно, принимают участие обнаруженные специфические структуры [66, 75].

Обобщая все разнородные данные, касающиеся влияния особенностей анатомического строения вокального тракта наряду с особенностями работы звукопроизводящего аппарата на итоговую звукопродукцию, мы можем предложить гипотезу, согласно которой на уровне звукопродукции происходит значительное "размывание" первоначальной структуры звука, представленной в виде дискретных типов в вокальных субстратах головного мозга. Эти влияния несомненно служат одной из причин появления промежуточных структурных форм на выходе из вокального тракта, что создает эффект более или менее выраженной градуальности вокального репертуара.

Специфический механизм звукопродукции у кошачьих

Используя сравнительный анализ контактных акустических измерений в разных точках тела и на выходе звука из пасти, Фрейзер Сиссом с соавт. [24] исследовали специфический механизм продукции звука у гепардов (*Acinonyx jubatus*), пум (*Felis concolor*) и домашних кошек, названный ими вибрацией. Вибрация возникает при пропуске респираторного потока через глотку, однако в отличие от голосовых звуков она производится посредством механической активации ларингеальных мышц, которая вызывает периодическое смыкание голосовых связок в гортани.

Путем вибрации у кошачьих издается специфическая вокализация - воркование (*purring*), на слух напоминающая непрерывное урчание [60]. Воркование производится в течение всего респираторного цикла, тогда как голосовые звуки почти всегда издаются только на выдохе. Частота следования пульсов в ворковании гепарда составляет 26 Гц в фазе выдоха и 21 Гц в фазе вдоха [24]. Кроме кошачьих, воркование было отмечено также для некоторых циветт и генетт [74]. Вероятно, похожий механизм звукопродукции используют некоторые сумчатые [19, наши неопубликованные данные]. Диафрагма и другие мускулы, по-видимому, не являются необходимыми для воркования, помимо того что они запускают дыхание [24].

Кроме воркования, механизм вибрации задействован также при продукции другого типа вокализации кошачьих, названного трещанием (*mixed voice and purring*) [24]. Трещание, по всей видимости, производится при одновременном действии двух механизмов - голосовой продукции и вибрации. Такой сложный "двойной" механизм продукции этой вокализации дает на выходе как бы пре-

рывистый тональный сигнал. Этот звук производится только во время выдоха [3].

Возможно, что эти же механизмы задействованы при издавании крупными кошачьими, в частности, тигром (*Panthera tigris*), ягуаром (*P. onca*), снежным барсом (*Uncia uncia*) и дымчатым леопардом (*Neofelis nebulosa*) специфического типа вокализаций - фырканья (*prusten*) [61]. Структура этих вокализаций похожа на структуру трещаний гепарда, звук также производится только во время фазы выдоха. При продукции этих звуков наряду с вибрацией горла в районе ларинкса наблюдается пульсирующий выдох через нос [61].

СВЯЗЬ МЕЖДУ СТРУКТУРОЙ ЗВУКОВ И ИЗМЕНЕНИЯМИ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Поиск связей между показателями эмоционального состояния животных и структурой издаваемых ими звуков имеет глубокие исторические корни, начиная с Дарвина [5], выработавшего "принцип антитезы", которые предполагают, что сигналы, связанные с противоположными состояниями или формами поведения, отбираются по принципу минимизации предвзятости и принимают альтернативные формы. В дальнейшем Мортон [53] противопоставил высокочастотные тональные звуки как умиротворяющие и фрустративные и низкочастотные шумовые звуки как агрессивные, обосновав свои взгляды на широком круге видов. Однако и схема Дарвина, и ее развитие в схеме Мортоня носят лишь общий характер.

В последние три десятилетия был сделан ряд открытий, которые отчасти позволили установить биологическую основу проявления эмоционального состояния в звуках животных и способствуют дальнейшему поиску в этой области. Прежде всего это касается вопроса, управляют ли животные своей звукопродукцией или же кричат, пассивно выражая свое эмоциональное состояние.

Существование связи между структурой звуков и субъективной приятностью или неприятностью испытываемого животным состояния в момент издавания этих звуков было экспериментально показано в нейроэтологических экспериментах Юргенса [36, 37, 39]. В этих работах была применена электрическая стимуляция контролирующих вокализацию структур мозга у белых саймири, которых помещали в двухкамерную клетку. Животное могло свободно перемещаться из одного отделения клетки в другое. Присутствие животного в одном отделении включало электрическую стимуляцию в течение всего времени, пока оно там находилось; другое отделение клетки было свободно от стимуляции. Каждые несколько

минут первоначально свободное от стимуляции отделение становилось стимулируемым, и наоборот. Оценка данных была сделана путем подсчета процента времени, в течение которого животное получало стимуляцию, от полного времени его нахождения в клетке. Высокий процент означал, что животное активно стремится к стимуляции данной области мозга; низкий процент означал, что животное избегает стимуляции, а 50% - что положительные и отрицательные эффекты равны или что стимуляция не влияет на перемещения животного.

Эти эксперименты показали, что разные звуки значительно различаются по приятности и неприятности эмоционального состояния, испытываемого животными во время их издавания. Однако этот эффект наблюдался не во всех областях мозга, подвергавшихся стимуляции.

На основе полученных данных были выдвинуты две гипотезы, рассматривающие две теоретические возможности того, как электрический стимул приводит к вокальному ответу. Одна из них - стимул непосредственно запускает вокализацию; в этом случае вокальный ответ первичен по отношению к испытываемому животным эмоциональному состоянию. Вторая - электрический стимул запускает определенное эмоциональное состояние; в этом случае эмоция первична, а вокализация по отношению к ней вторична.

Для проверки гипотез контролирующие вокализацию структуры мозга оценивали с точки зрения их влияния (усилительного эффекта) на перемещения животного в двухкамерной клетке. Все производящие вокализации области разделили на две группы: группу, в которой электрически вызванные вокализации были независимы от сопровождающего их усилительного эффекта (так называемые первичные вокальные субстраты), и группу, в которой вокализации и усилительный эффект коррелировали. Вторая группа (вторичные вокальные субстраты) была представлена главным образом структурами, стимуляция которых вызывала вокализации, вторичные по отношению к изменениям эмоционального состояния. Таким образом, был получен ключ для установления разграничения между криками, связанными и не связанными с эмоциями.

К первичным вокальным субстратам относятся две группы областей: центральное (периакведуктальное) серое вещество с прилежащим парабрахияльным регионом и область передней лимбической коры. Центральное серое вещество отвечает за генерацию всех звуковых импульсов, поэтому его разрушение приводит к полной немоте во всех систематических группах от лягушки до человека [44]. Передняя лимбическая кора занимает более высокое иерархическое положение по сравнению с центральным серым вещест-

вом. В случае повреждения передней лимбической коры у нечеловекообразных приматов немота не возникает, а исчезает способность выполнять оперантную вокальную задачу, к примеру - вокализовать за пищевое вознаграждение. Итак, передняя лимбическая кора отвечает за возможность продукции звуков, не связанных с эмоциональным состоянием у млекопитающих (кроме человека) [41, 62]. Взаимоотношения между передней лимбической корой и центральным серым веществом можно наглядно представить как взаимоотношения между пианистом и пианино: никакая музыка невозможна, если сломано пианино, но если из пианино можно извлечь звуки, то это может сделать только пианист.

Таким образом, было установлено, что млекопитающие (исключая человека) обладают возможностью не зависящего от эмоционального состояния издавания видоспецифических вокализаций. Однако также было показано, что у них отсутствуют прямые нервные связи между передней лимбической корой и мотонейронами гортани. Поэтому не зависящий от эмоционального состояния церебральный контроль возможен только в отношении инициации криков, а не в отношении их амплитудной или частотной модуляции (разве что в очень ограниченных пределах) [38, 43].

В группе областей мозга, относящихся к вторичным вокальным субстратам, - гипоталамусе, мигдалине, ядрах средней линии таламуса и перигордке - порог для эмоциональной реакции всегда был ниже, чем для вокализации. В этих областях, принадлежащих к лимбической системе мозга, всегда наблюдалась корреляция между типом крика и сопровождающей его эмоциональной реакцией, т.е. приятным или неприятным для кричащего животного состоянием. В них вокальная активность была вторична по отношению к эмоции. У человека стимуляция отделов, принадлежащих к вторичной вокальной системе других млекопитающих, не вызывает вокализаций, но приводит к агрессивным атакам, страху, расслабленному удовлетворению и эйфории [41].

Наличие вторичной вокальной системы, ответственной за продукцию звуков, опосредованных изменениями эмоционального состояния, составляет биологическую основу для поиска связей между структурой звуков и эмоциональными состояниями у млекопитающих.

ЦЕРЕБРАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ ЗВУКОВ ПРИ АГРЕССИИ, ФРУСТРАЦИИ И БОЛИ

Церебральный контроль вокального поведения при агрессии

Гипоталамус и мигдалина - области, традиционно связываемые с агрессией, - по-разному контролируют агрессивное поведение и вокализации

[41]. При электростимуляции из трех разных частей гипоталамуса у саймири вызываются три типа агрессивных вокализаций. Рычание (growling) представляет собой угрожающий звук, издаваемый уверенным животным. Визг (shrieking) выражает агрессивность наряду с тенденцией к бегству. Кудактанье (cackling) является видовым звуком окрикования. Эксперименты по самостимуляции в двухкамерной клетке показали, что рычание соответствует либо нейтральному, либо приятному-эмоциональному состоянию, а состояние при визге и кудактанье животным неприятно [36].

Каковы специфические функции гипоталамуса в вокальном выражении агрессии? Полное удаление гипоталамуса у кошек не влияет на их агрессивную реакцию дерганья хвостом [20]. Это означает, что гипоталамус не участвует в продукции вокальных реакций с признаками сильной эмоциональности. Однако у крыс (*Rattus norvegicus*) с удаленным гипоталамусом исчезают все формы угрожающих поз, которые служат для прояснения доминантных взаимоотношений [28, 71], и отсутствует территориальное защитное поведение [13]. Вместе с тем повреждения гипоталамуса не прекращают агрессию, вызванную болью [40].

Сопоставив эти данные, Юргенс [40] пришел к заключению, что гипоталамус играет важную роль в том, что Конрад Лоренц [8] назвал агрессивным или доминантным "побуждением", т.е. врожденной мотивацией получать или удерживать более высокий ранг в доминантной иерархии. Другими словами, гипоталамус необходим тогда, когда агрессия используется для того, чтобы повлиять на поведение партнера, а не немедленно сражаться с опасностью.

Из мигдалины у саймири вызывается два типа агрессивных звуков: щебетание (chattering) и мурлыканье (purring), пространственно не разделенных и часто издаваемых во время одной стимуляции. Издавание этих звуков сопровождается приятным эмоциональным состоянием [36]. Удаление мигдалины приводит к повышению агрессии и игнорированию порядка рангов. Было выдвинуто предположение, что мигдалина в области вокального поведения связана с сохранением памяти о прежних агонистических столкновениях с другими членами группы и изменением своего поведения в связи с этим [40].

Таким образом, механизмы церебрального контроля агрессивных вокализаций у млекопитающих тесно связаны с формированием и поддержанием иерархических поведенческих связей, а их структурные признаки могут служить маркерами состояния кричащего животного, позволяющими в определенной степени прогнозировать сценарий агрессивных взаимодействий.

Церебральный контроль вокального поведения при фрустрации

В качестве удобной модели для изучения вокального поведения в состоянии фрустрации могут служить крики изоляции. Такие крики издаются детенышами всех млекопитающих, которые отделены от своих собратьев по выводку или родителей. Данный факт позволяет делать сравнения контролируемых этих вокализаций механизмов между видами с уверенностью в том, что в каждом случае измеряется одна и та же функциональная категория поведения [54].

Поскольку крики изоляции производятся в очевидно неприятных для животных ситуациях (животное не может пройти туда, куда ему хочется), казалось бы, следует ожидать, что издаваемые при этом крики непосредственно выражают испытываемое животными эмоциональное состояние. Также кажется логичным предположить, что нервными субстратами этих криков служат области вторичной вокальной системы, где эмоциональная реакция первична по отношению к продукции звука.

Однако имеются факты, свидетельствующие о том, что издавание криков изоляции находится под оперантным контролем. Так, было показано [54], что они меняются в онтогенезе или могут быть модифицированы с помощью контроля со стороны экспериментатора посредством дифференцированного вознаграждения кричащего животного. Это указывает на участие оперантного контроля в продукции криков изоляции. В наших исследованиях звуков гепардов разного возраста, издаваемых при изоляции от других членов группы, обнаружено, что взрослые животные, для которых ситуация изоляции была привычной, издавали иные звуковые последовательности, чем детеныши, для которых она была новой [2]. Звуковые последовательности детенышей отличались сложным структурным составом, значительной глубиной и неустойчивостью частотной модуляции, нерегулярностью интервалов между звуками. Несомненно, что во время издавания этих криков детеныши испытывали значительное эмоциональное возбуждение. В отличие от них крики взрослых животных представляли собой монотонное повторение одного и того же звука или звуков разной структуры. Эти последовательности имели ярко выраженный индивидуальный характер и несли признаки оперантно-обусловленных вокальных реакций "выпрашивания" [4].

Создается впечатление, что звуки фрустрации при изоляции от группы могут в одном случае непосредственно служить выражением эмоционального состояния животного, а в другом - находиться под оперантным контролем. Действительно, в экспериментах по электрической стимуляции мозга

показано, что вокализация изоляции вызывается из пяти различных областей мозга, одной из которых являются ядра средней линии таламуса - область вторичной вокальной системы [44]. В этой области вокализация вторична по отношению к эмоции и, следовательно, отражает эмоциональное состояние животного. Однако помимо ядер средней линии таламуса одним из мест локализации невральнoго субстрата, отвечающего за крик изоляции, является также передняя лимбическая кора, которая представляет собой первичный вокальный субстрат [54].

Таким образом, вероятно, что становление вокализации "выпрашивания" в онтогенезе связано с оперантным научением в связи с определенным ситуативным контекстом. Ярко выраженная индивидуальность звуков "выпрашивания" гепардов говорит в пользу такого предположения [4].

Церебральный контроль криков боли

Крик боли представляет собой полностью генетически детерминированную вокальную реакцию: это следует не только из того факта, что крик боли появляется немедленно после рождения, но также из того, что он встречается даже у глухих от рождения детей [18].

Церебральный контроль крика боли у млекопитающих, по всей видимости, осуществляется на уровне ствола мозга [42]. В экспериментах по перерезке мозга у кошек обнаружено, что если перерезка сделана рoстрально по отношению к среднему мозгу, кошки реагируют на поглаживание воркованием, а на прижатие хвоста мяуканьем и рычанием. Если перерезка сделана каудальнее по отношению к среднему мозгу, то никаких звуков вызвать не удастся [14]. Кроме этого, аненцефалические дети (дети без переднего мозга, однако, имеющие интактный ствол мозга) реагируют на болевые стимулы криком боли [52].

Таким образом, крик боли не относится к группе эмоционально-обусловленных вокализаций вторичной вокальной системы и регулируется на более низких иерархических уровнях [42].

В заключение можно отметить, что за последние 30 лет достигнуты большие успехи в разработке научной базы для установления связей между структурой звуков и эмоциональным состоянием млекопитающих. Это позволило ответить на многие вопросы, ранее считавшиеся неразрешимыми. Кричит ли животное, чтобы передать сообщение, или не может не кричать, поскольку находится в определенном физиологическом или эмоциональном состоянии? Какую классификацию звуков можно считать естественной? Что такое тип звука, существует ли он на самом деле или придуман исследователями? Есть ли смысл делить вокальные репертуары на дискретные и градуальные? Почему не все звуки можно

поставить под оперантный контроль? Успех научных разработок в этой области позволяет продолжить поиск соответствий между специфическими структурными признаками звуков и особенностями эмоционального состояния млекопитающих. Эти связи, интригующие ученых со времен Дарвина, могут также иметь прикладное значение в качестве индикаторов иерархических связей, намерений, благополучия и других аспектов поведения животных, важных для их изучения, сохранения видов и для хозяйственной деятельности.

Авторы благодарны М.Е. Гольцману и Э.Д. Моренкову за просмотр рукописи и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В. // Зоол. журн. 2001. Т. 80. В печати.
2. Володина Е.В. // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 4. М., 1994. С. 70.
3. Володина Е.В. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 7. С. 833.
4. Володина Е.В. Организация вокального репертуара у гепарда *Acinonyx jubatus* в неволе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2000. 24 с.
5. Дарвин Ч. Сочинения. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 681.
6. Константинов А.И., Мовчан В.Н. // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 390.
7. Коротецкова Л.В., Семенова С.Г. // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М., 1988. С. 50.
8. Лоренц К. Агрессия. М: Прогресс, 1994. 272 с.
9. Никольский А.А. // Бионика - 1973. Т. 4. М, 1973. С. 88.
10. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 197 с.
11. Никольский А.А., Фроммольт К.-Х. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ, 1989. 128 с.
12. Шибкое А.А. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 1. С. 97.
13. Adams D.B. // Nature. 1971. V. 232. P. 573.
14. Bazett H.L., Penfield W.G. // Brain. 1922. V. 45. P. 185.
15. Brown C.H., Cannito M.P. // J. Comp. Psychol. 1995. V. 109. P. 398.
16. Cheney D.L., Seyfarth R.M. // Anim. Behav. 1982. V. 30. P. 739.
17. Durbin L.S. // Bioacoustics. 1998. V. 9. P. 197.
18. Eibl-Eibesfeldt I. // Social communication and movement / Eds von Cranach M., Vine J. London: Acad. Press, 1973. P. 163.
19. Eisenberg J.F., Collins L.R., Wemmer C. // Z. Tierpsychol. 1975. V. 37. P. 379.
20. Ellison G.D., Flynn J.P. // Arch. Ital. Biol. 1968. V. 106. P. 1.
21. Eppl G. // Primate behavior: developments in field and laboratory research / Ed. by Rosenblum L.A. V. 4. N. Y.: Acad. Press, 1975.
22. Fant G. The acoustic theory of speech production. The Hague: Mouton, 1960.
23. Fitch W.T. // J. Acoust. Soc. Amer. 1997. V. 102. P. 1213.
24. Frazer Sissom D.E., Rice D.A., Peters G. // J. Zool. 1991. V. 223. P. 67.
25. Frommolt K.-H. // Bioacoustics. 1999. V. 10. P. 219.
26. Gautier J.-P. // Folia Primatol. 1983. V. 41. P. 218.
27. Green S., Marler P. // Social behavior and communication. Handbook of behavioral neurobiology / Eds Marler P., Vandenbergh J. V. 3. N. Y.: Plenum Press, 1979. P. 73.
28. Grossman S.P. // J. Comp. Physiol. Psychol. 1972. V. 78. P. 274.
29. Hamad S. Categorical perception: the groundwork of cognition. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987.
30. Hauser M.D. The evolution of communication. Cambridge: MIT Press, 1996. 760 p.
31. Hauser M.D., Evans C.S., Marler P. // Anim. Behav. 1993. V. 45. P. 423.
32. Hauser M.D., Fowler C.A. // J. Acoust. Soc. Amer. 1991. V. 91. P. 363.
33. Hauser M.D., Marler P. // Behav. Ecol. 1993. V. 4. P. 194.
34. Hauser M.D., Schön Ybarra M. // Brain Lang. 1994. V. 46. P. 232.
35. Herrmann L. // Pflügers Arch. ges. Physiol. 1890. V. 47-48.
36. Jurgens U. // Expt. Brain Res. 1976. V. 26. P. 203.
37. Jurgens U. // Brain stimulation reward / Eds Wauquier A., Rolls E.T. Amsterdam-Oxford-New York, 1976. P. 397.
38. Jurgens U. // Expt. Brain Res. 1976. V. 25. P. 401.
39. Jurgens U. // Behaviour. 1979. V. 69. P. 88.
40. Jurgens U. // Advances in vertebrate neuroethology / Eds Ewert J.-P., Capranica R.R., Ingle D.J. New York-London: Plenum Press, 1983. P. 1087.
41. Jurgens U. // Primate vocal communication / Eds Todt D., Goedeckinck P., Symmens D. Berlin: Springer-Verlag, 1988. P. 162.
42. Jurgens U. // Nonverbal vocal communication / Eds Papoušek H., Jurgens U., Papoušek M. N. Y.: Cambridge Univ. Press, 1992. P. 31.
43. Jurgens U. // Current topics in primate vocal communication / Eds Zimmermann E. et al. N. Y.: Plenum Press, 1995. P. 199.
44. Jurgens U., Ploog D. // Expt. Brain Res. 1970. V. 10. P. 532.
45. Jurgens U., Ploog D. // Trends NeuroSciences. 1981. V. 4. P. 135.
46. Kiley M. // Z. Tierpsychol. 1972. V. 31. P. 171.
47. Lieberman P. // J. Acoust. Soc. Amer. 1968. V. 44. P. 1574.
48. Lieberman P., Klatt D.H., Crelin E.S. // Amer. Anthropol. 1972. V. 74. P. 287.

49. *Lieberman P., Ktatt D.H., Wilson W.H.* // Science. 1969. V. 164. P. 1185.
50. *Marler P.* // The role of speech in language / Eds Kavanagh J.F., Cutting J. Cambridge: MIT Press, 1975. P. 11.
51. *Masataka N.* // Primates. 1982. V. 23. P. 206.
52. *Monnier M., Willis H.* // Monats-schrift fur Psychiatrie und Neurologie. 1953. B. 126. S. 239.
53. *Morton E.S.* // Amer. Naturalist. 1977. V. 111. P. 855.
54. *Newman J.D.* // Physiological control of mammalian vocalization / Ed. by Newman J.D. N. Y.: Plenum Press, 1988. P. 1.
55. *Orlikoff R.F.* // J. Speech and Hearing Res. 1991. V. 34. P. 1066.
56. *Owren M.J., Bernacki R.H.* // J. Acoust. Soc. Amer. 1988. V. 83. P. 1927.
57. *Owren M.J., Linker C.D.* // Current topics in primate vocal communication / Eds Zimmermann E. et al. N. Y.: Plenum Press, 1995. P. 1.
58. *Owren M.J., Linker C.D., Rowe M.P.* // J. Acoust. Soc. Amer. 1993. V. 94. P. 1823.
59. *Peters G.* // Z. Zool. Spixiana. 1978. Suppl. 1. 283 S.
60. *Peters G.* // Säugetierkundliche Mitteilungen. 1981. B. 29. S. 30.
61. *Peters G.* // Acta zool. fennica. 1984. V. 171. P. 89.
62. *Ploog D.* // Primate vocal communication / Eds Todt D., Goedeking P., Symmens D. Berlin: Springer-Verlag, 1988. P. 195.
63. *Rasa O.A.E.* Mongoose watch: a family observed. London; John Murray, 1985.
64. *Rendall D., Owren M.J., Rodman P.S.* // J. Acoust. Soc. Amer. 1998. V. 103. P. 602.
65. *Riede T., Bohme G., Frey R., Fitch T., East M.L., Hofer H., Herzog H.* // Advances Ethology. 2000. V. 45. P. 63.
66. *Riede T., Herzog H., Mehwald D., Seidner W., Trumler E., Tembrock G., Behme G.* // J. Acoust. Soc. Amer. 2000. V. 108. P. 1435.
67. *Riede T., Fitch T.* // J. Expt. Biol. 1999. V. 202. P. 2859.
68. *Riede T., Stolle-Malorny A.* // Bioacoustics. 1999. V. 10. P. 131.
69. *Schon Ybarra M.A.* // Current topics in primate vocal communication / Eds Zimmermann E. et al. N. Y.: Plenum Press, 1995. P. 185.
70. *Shipley C., Carterette E.C., Buchwald J.S.* // J. Acoust. Soc. Amer. 1991. V. 89. P. 902.
71. *Shivers M., Edwards D.A.* // Physiol. Psychol. 1978. V. 6. P. 485.
72. *Tembrock G.* // Acoustic behaviour of animals. Amsterdam, 1963. P. 751.
73. *Tyack R.L.* // Bioacoustics. 1997. V. 8. P. 21.
74. *Wemmer C.M.* // Smithsonian Contr. Zool. 1977. № 239. P. 1.
75. *Wilden I., Herzog H., Peters G., Tembrock G.* // Bioacoustics. 1998. V. 9. P. 171.
76. *Winter P., Ploog D., Latta J.* // Expt. Brain Res. 1966. V. 1. p. 359.
77. *Zimmermann E., Lerch C.* // Ethology. 1993. V. 93. P. 211.

Vocalizations as Indicators of Internal State in Mammals

E. V. Volodina, I. A. Volodin

Department of Scientific Research, Moscow Zoo, Russia

The most important advances in the field of investigating the relations between sound features and the emotional state in mammals are reviewed. Different approaches to classification of sounds are considered from the viewpoint of particular brain substrates for each sound type. Specific features of the sound production in mammals as a factor affecting the sound variation are shown. The results of neuroethological studies, indicating that the emotional and learned nature of vocal expressions is dependent on the cerebral control area for the sounds, are discussed. The relationships between cerebral vocal substrates and aggression, frustration, and pain feelings are shown.