ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2005, том 66, № 4, с. 346-362

УДК. 591.582

# СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ, ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕЛИНЕЙНЫХ ФЕНОМЕНОВ В ЗВУКАХ НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ


И. А. Володин[1,2], Е. В. Володина[2], О. А. Филатова[1]

[1] Московский государственный ун-т им М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных
119992 Москва, Ленинские горы, 1/12
[2] Отдел научных исследований Московского зоопарка;
123242 Москва, ул. Б. Грузинская, 1
e-mail: volodinsvoc@mail.ru
Поступила в редакцию 13.09.2004 г.

В обзоре обобщены сведения о нелинейных феноменах: субгармониках, детерминированном хаосе, бифонации, сайдебандах и частотных скачках, акустических явлениях, встречающихся в звуках представителей самых разных систематических групп млекопитающих, от насекомоядных до человека. Приведено описание структурных особенностей всех форм нелинейных феноменов на примере скулений домашних собак с использованием терминов и понятий нелинейной динамики. На основе литературных и собственных данных проведен анализ встречаемости нелинейных феноменов в звуках людей, приматов, хищных и грызунов. Рассмотрены гипотезы о предполагаемом функциональном значении этих акустических явлений в вокальных системах коммуникации млекопитающих.

Акустический канал наряду с ольфакторным и зрительным является одним из ведущих в коммуникации млекопитающих (Никольский, 1984; Hauser, 1996). Звуки позволяют кодировать огромное количество информации о виде, поле, индивидуальных особенностях и текущем эмоциональном состоянии кричащего; и одним из основных вопросов биоакустики является расшифровка информационного значения отдельных структурных элементов и целостного рисунка звука (к примеру, Owings, Morton, 1998). В последнее десятилетие использование компьютерных спектрографических программ позволило обрабатывать значительно большие, чем в недавнем прошлом, массивы данных, которые стали исчисляться не десятками и сотнями, а тысячами звуков. Программы для звукового анализа позволили гораздо детальнее описывать структуру звуков, чем это было возможно при использовании бумажного сонографа. В свою очередь это привело к переходу от описания "типовых образцов" звуков к широкой оценке внутривидовой структурной изменчивости вокализаций как внутри отдельных типов криков, так и между отдельными особями (к примеру, Zimmermann, Lerch, 1993; Nikol'skii, Suchanova, 1994; Owren, Rendall, 1997, 2001; Riede et al., 1997; Durbin, 1998; Fischer et al., 2001; Volodin, Volodina, 2002; Frommolt et al., 2003).

Накопление большого объема данных по многим видам млекопитающих акцентировало внимание на ряде структурных признаков, не ограниченных рамками отдельных видов, но встречающихся достаточно широко у представителей самых разных систематических групп млекопитающих, от насекомоядных до человека. Мы имеем ввиду такие акустические явления, как субгармоники, детерминированный хаос, бифонации, сайдебанды и частотные скачки, которые придают звукам специфическое звучание, такое, как хрипоту, гнусавость, визгливость, скрипучесть или дисфонию. Эти структурные особенности звуков носят общее название - нелинейные феномены, поскольку для описания их физической основы используются понятия нелинейной динамики (Herzel et al., 1994, 1998; Wilden et al., 1998; Fitch et.al., 2002). Нелинейные феномены значительно меняют структуру звуков, маскируя и периодически полностью скрывая ход основной частоты. В свою очередь это может приводить к ошибкам при отнесении звуков к тому или иному типу и проблемам при анализе звуков, к примеру при измерении значений основной частоты или выборе параметров для анализа структурной изменчивости.

В связи с этим основная цель нашей статьи - описание структурных особенностей нелинейных феноменов и их предполагаемой физиологической основы в звуках наземных млекопитающих. Мы также собираемся рассмотреть еще немногочисленные на настоящий момент данные по встречаемости нелинейных феноменов в звуках разных видов и обсудить предполагаемое функциональное значение этих акустических явлений в вокальных системах коммуникации млекопитающих.

Ограничение обзора наземными млекопитающими не означает, что нелинейные феномены обнаружены только у них: они встречаются также в вокализациях зубатых китов (Dahlheim, Awbrey, 1982; Miller, Bain, 2000; Miller, 2002), птиц (Fee et al., 1998; Larsen, Goller, 1999; Lavenex, 1999; Fee, 2002) и бесхвостых амфибий (Fitch, Hauser, 2002). Однако у китообразных как строение вокальной системы, так и механизм звукопродукции принципиально иные, чем у наземных млекопитающих (Cranford et al., 1996). По сравнению с сиринксом птиц, ларинкс млекопитающих представляет собой более простую биомеханическую систему, а с точки зрения морфологии и биомеханики изучен значительно лучше (например Сорокин, 1985, 1992; Titze, 1994; Harrison, 1995). Этому во многом способствовали длительные клинические исследования механизмов звукопродукции у людей как с патологиями ларинкса, так и с выдающимися вокальными способностями (Морозов, 1977; Сорокин, 1985; Herzel, 1993; Herzel, Reuter, 1996, 1997; Tigges et al., 1997), а также разработка математических моделей вокальной продукции у человека и млекопитающих (Ishizaka, Flanagan, 1972; Сорокин, 1992; Steinecke, Herzel, 1995; Mergell et al., 1999).

Вначале мы коротко опишем основной механизм продукции звука млекопитающими - фонацию, а затем перейдем к рассмотрению работы ларинкса с точки зрения нелинейной динамики. Все примеры, которые мы будем приводить для иллюстрации разных акустических феноменов, взяты из звуков скуления домашних собак *(Canis familiaris)*. Скуления - очень полиморфная по структуре группа криков (Володин и др., 2003б), издаваемых собаками в состоянии фрустрации - невозможности выполнить желаемое действие. Все звуки были оцифрованы с частотой дискретизации 22 кГц; для построения спектрограмм и осциллограмм использовали программу Avisoft-SASLab Pro v. 4.3. Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга; длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрывание по частотной оси (frame) 50%; перекрывание по временной оси (overlap) 87.5%, ширину частотного фильтра 112 Гц.

## СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕЛИНЕЙНЫХ ФЕНОМЕНОВ

Структура звукопроизводящего аппарата принципиально сходна у всех наземных млекопитающих. У всех млекопитающих имеется ларинкс (гортань), в голосовой щели которого расположены две голосовые связки, над которыми расположен надгортанный вокальный тракт, состоящий из глотки, ротовой и носовой полостей. Энергию для вокализаций млекопитающих предоставляет воздушный поток во время выдоха из легких (или, что встречается гораздо реже - во время вдоха или обеих фаз дыхания). При достижении некоторых граничных условий - определенной силе подсвязочного давления воздуха, натяжении голосовых связок и приведении их друг к другу на расстояние меньшее, чем при обычном дыхании, связки начинают циклически колебаться в потоке воздуха. Таким образом аэродинамическая энергия воздушного потока преобразуется в звуковую. При сохранении определенной величины давления воздуха колебания голосовых связок самопроизвольно поддерживаются в результате комбинации эластичности самих связок и сил Бернулли, возникающих при протекании потока воздуха через узкую голосовую щель (Сорокин, 1985, 1992; Titze, 1994). Комбинация эластических и аэродинамических сил устанавливает осцилляторное открывание и закрывание голосовой щели, разрывая постоянный поток воздуха из легких на серию коротких пульсов.

Звук, который возникает в результате этого процесса, называется фонацией. Частота пульсов соответствует частоте колебаний голосовых связок и носит название основной частоты или f0. Такой звук имеет гармоническую структуру, что означает, что его спектр содержит пики энергии не только основной частоты, но и кратных множителей этой частоты или гармоник. На спектрограмме гармоники имеют вид частотных полос, лежащих выше основной частоты, и их значения относятся к значению основной частоты как целые числа (2 : 1 , 3 :1 и т.д.) (рис. 1, А).

С точки зрения нелинейной динамики, колебания голосовых связок представляют собой пример автоколебательной динамической системы - системы с подкачкой энергии, которая компенсирует потери на трение. Автоколебательные системы преобразуют эту энергию в энергию незатухающих колебаний, причем основные характеристики установившихся колебаний (амплитуда, частота, форма и т.д.) определяются только параметрами системы (Анищенко, 2002). Источник звука - голосовые связки - представляет собой систему из двух сцепленных осцилляторов, которые синхронизируют свои колебания в течение каждого цикла, обеспечивая периодическую, регулярную фонацию (так называемый лимитный или предельный цикл). Именно синхронизация колебаний голосовых связок в течение каждого цикла позволяет системе компенсировать незначительные пертурбации, возникающие в результате слабых различий в вибраторных режимах каждой связки. Примером нормальной фонации является протяжное тональное скуление (рис. 1, А). Осциллограмма нормальной фонации выглядит как ряд колебаний с постоянным периодом и амплитудой (рис. 1, Б).

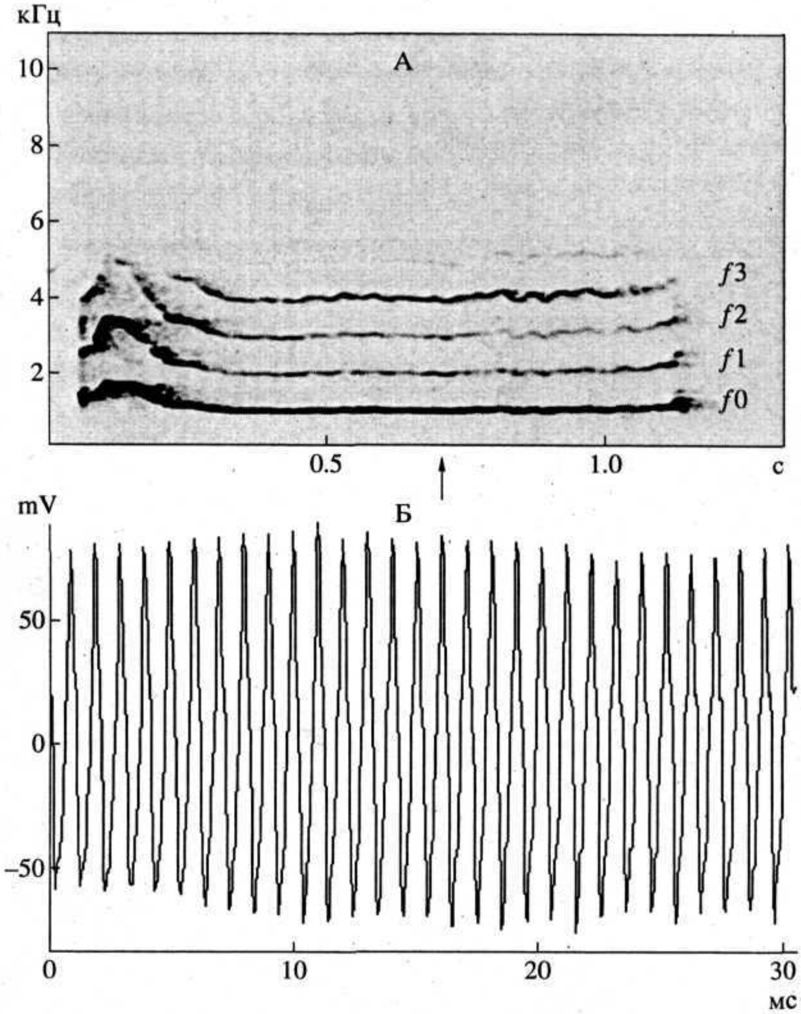


**Рис.** 1. Спектрограмма (А) и осциллограмма (Б) низкочастотного скуления в режиме нормальной фонации. ГО - основная частота, соответствующая частоте колебаний голосовых связок; fl, f2 и f3 - соответственно первая, вторая и третья гармоники основной частоты. Для построения осциллограммы использован временной промежуток 0.70 - 0.73 с (отмечен стрелкой).

В случае, когда вибраторные режимы голосовых связок значительно различаются (к примеру, когда натяжение одной связки несколько больше другой), сцепление между ними может приводить к синхронизации колебаний, но на различных частотах для каждой из связок. Поэтому, к примеру, одна связка будет проходить два периода колебаний за то время, за которое вторая пройдет всего один. Важно подчеркнуть, что кратное отношение колебаний двух связок возникает именно в результате аэродинамического и механического сцепления между осцилляторами, поскольку отношение частот колебаний каждой из связок в случае "независимого" от другой поведения может значительно отличаться от кратного. На спектрограмме в этом случае будет наблюдаться появление промежуточных частотных полос в 1/2, 1/3 или 1/4 шага между гармониками, называемых субгармониками (рис. 2, А). На осциллограмме субгармонического режима хорошо заметно регулярное чередование высоких и низких амплитудных пиков (рис. 2, Б).

Детерминированный хаос возникает в результате апериодических, нерегулярных вибраций голосовых связок. Однако, несмотря на хаотический характер вибраций, голосовые связки по-прежнему ведут себя как сцепленные осцилляторы, т.е. находятся в механической и аэродинамической связи. Это приводит к тому, что апериодические колебания выстраиваются вокруг некой средней частоты, которая обычно соответствует основной частоте звука. На спектрограмме детерминированный хаос выглядит как относительно равномерное зачернение всего спектра с остаточной гармонической энергией в области основной частоты (рис. 3, А). Иногда детерминированный хаос

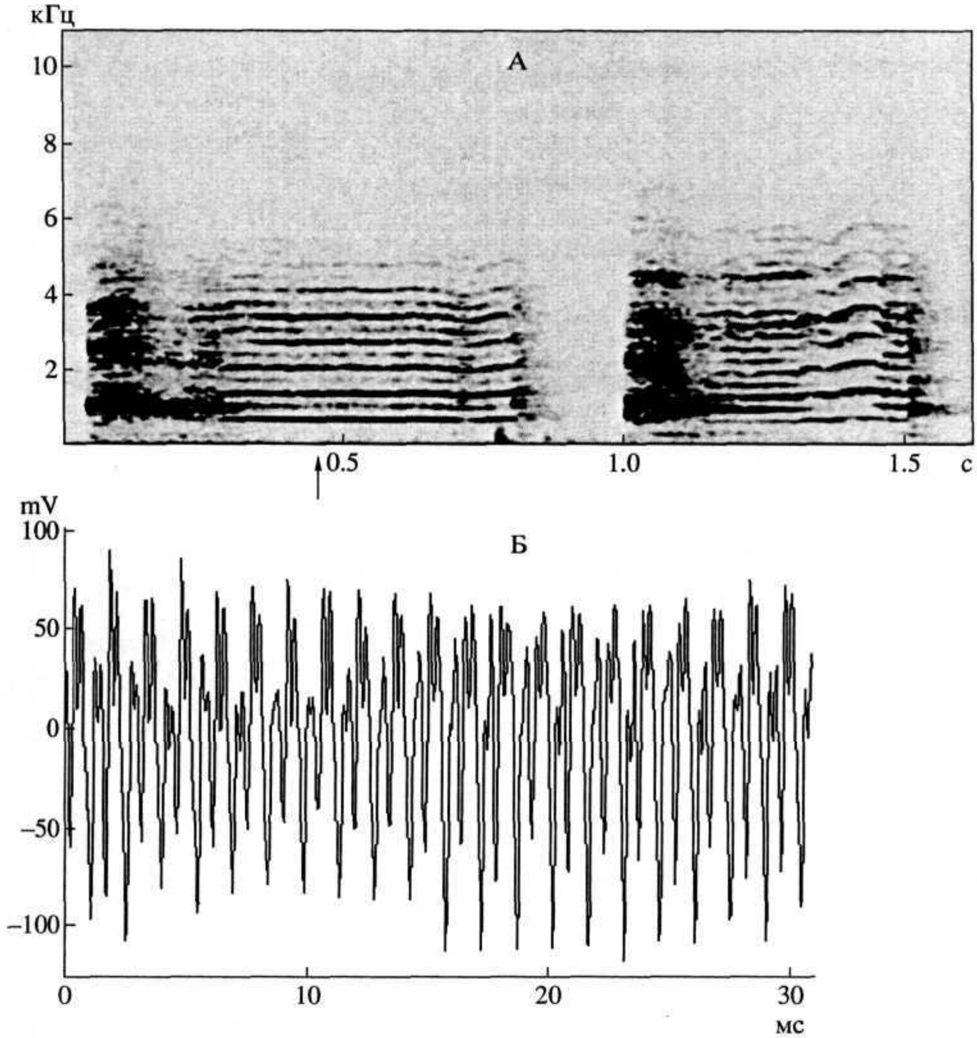


**Рис. 2.** Спектрограммы (А) и осциллограмма (Б) низкочастотных скулений в субгармоническом режиме. Основная частота обоих криков составляет около 700 Гц, на втором крике хорошо заметно прерывание субгармонического режима нормальной фонацией в точке 1.4 с с последующим возвращением к субгармоническому режиму. Для построения осциллограммы использован временной промежуток 0.46-0.49 с (отмечен стрелкой). Хорошо выражено регулярное чередование высоких и низких пиков амплитуды.

прерывается так называемыми "частотными окнами" с четко видимой гармонической структурой. Это позволяет надежно отличить этот вариант вибраторного режима связок от турбулентного шума, который тоже выглядит как равномерное зачернение спектра, но при котором связки не работают, а воздух просто продувается под давлением через голосовую щель или сужения вокального тракта. Осциллограмма детерминированного хаоса может быть интерпретирована как чередование многих лимитных циклов, которые без определенного порядка следуют друг за другом (рис. 3, Б).

В тех случаях, когда генерированная голосовыми связками звуковая волна подвергается дополнительной амплитудной модуляции, можно наблюдать явление, называемое сайдебандами. Сайдебанды выглядят как идущие сверху и снизу от основной частоты и гармоник спектральные полосы, шаг между которыми соответствует частоте амплитудной модуляции (рис. 4, А). Ближайшие к основной частоте и гармоникам сайдебанды несут наибольшую энергию и все более затухают по мере удаления от них. Поскольку амплитудная модуляция может меняться на протяжении звука, шаг между сайдебандами может соответственно увеличиваться или уменьшаться, что позволяет отличать их от субгармоник, которые на всем своем протяжении кратны основной частоте.

В некоторых случаях выявить модуляцию основной частоты не составляет труда, но иногда сайдебанды полностью маскируют ее местоположение. В этих случаях понять истинное положение дел помогает анализ осциллограммы, на ко-

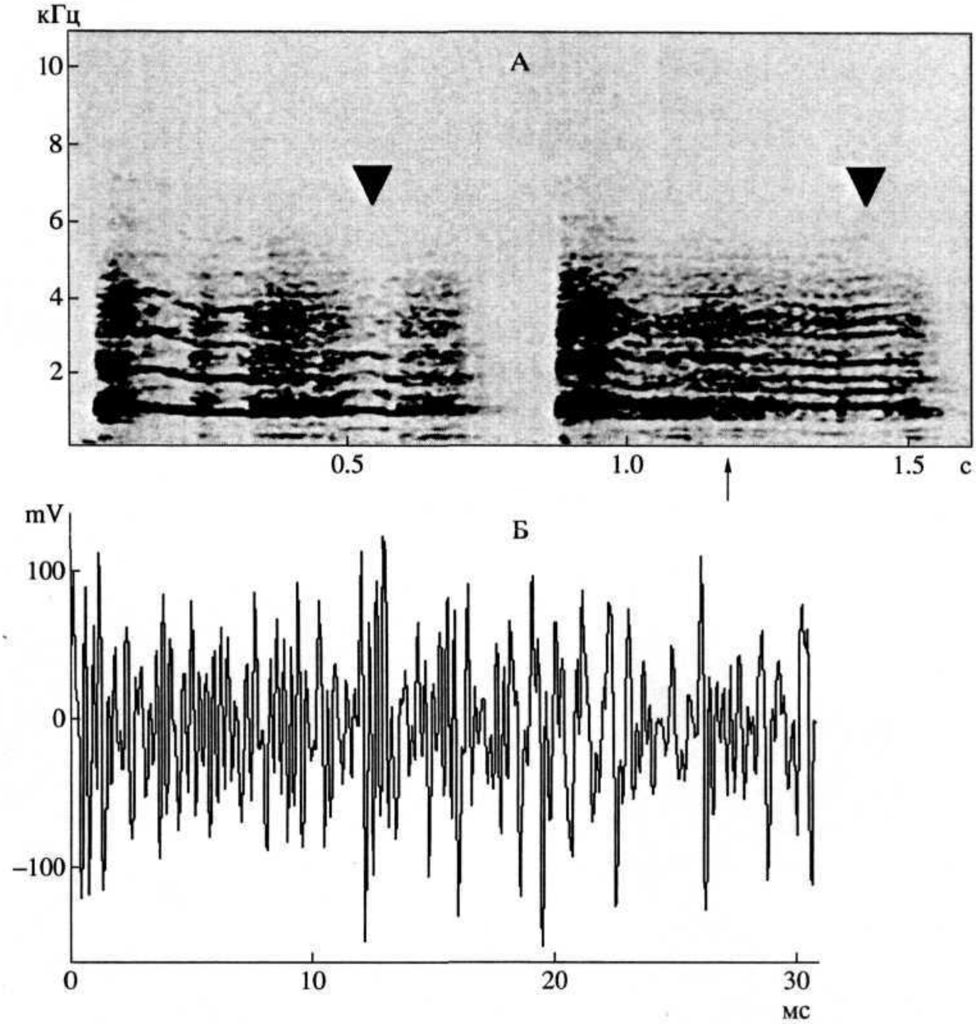


**Рис.** 3. Спектрограммы (А) и осциллограмма (Б) низкочастотных скулений в режиме детерминированного хаоса. Основная частота обоих криков составляет около 1 кГц. Треугольниками отмечены частотные окна с субгармоническим режимом в 1/2 (первый звук) и 1/3 (второй звук) основной частоты. Для построения осциллограммы использован временной промежуток 1.16-1.19 с (отмечен стрелкой).

торой хорошо виден как период основной частоты, так и период модулирующей частоты (рис. 4, Б). Однако до сих пор отсутствуют точные сведения об источниках амплитудной модуляции. Дело в том, что вокальный аппарат любого млекопитающего содержит несколько массивных структур, колебания каждой из которых может тем или иным образом модулировать звуковую волну. Это черпаловидные хрящи (к которым одним концом непосредственно крепятся голосовые связки), вентрикулярные складки, надгортанник и парус. Возможно, что какие-то из этих морфологических структур участвуют в образовании сайдебандов.

Еще одно акустическое явление, значительно усложняющее структуру звука, - это бифонация. Как следует из названия, бифонация (двухголосие) - это присутствие в спектре звука двух независимых частот. На спектрограмме хорошо видно, что верхняя частота не кратна нижней и имеет независимый ход модуляции, т.е. эти частоты не являются гармониками друг друга (рис. 5,А). Более того, эти две частоты взаимодействуют друг с другом, образуя целый ряд комбинаторных частот (рис. 6). На осциллограмме бифонического звука хорошо заметно, что на высокоамплитудные низкочастотные колебания наложены низкоамплитудные высокочастотные колебания (рис. 5, Б).

Бифонации могут возникать при ослаблении сцепления между голосовыми связками, в результате чего каждая из них поддерживает собственный период колебаний. Такая возможность показана как для человека - новорожденных детей и взрослых людей с патологиями вокального аппарата (Herzel, Reuter, 1996, 1997; Tigges et al., 1997), так и для млекопитающих - при неравномерном

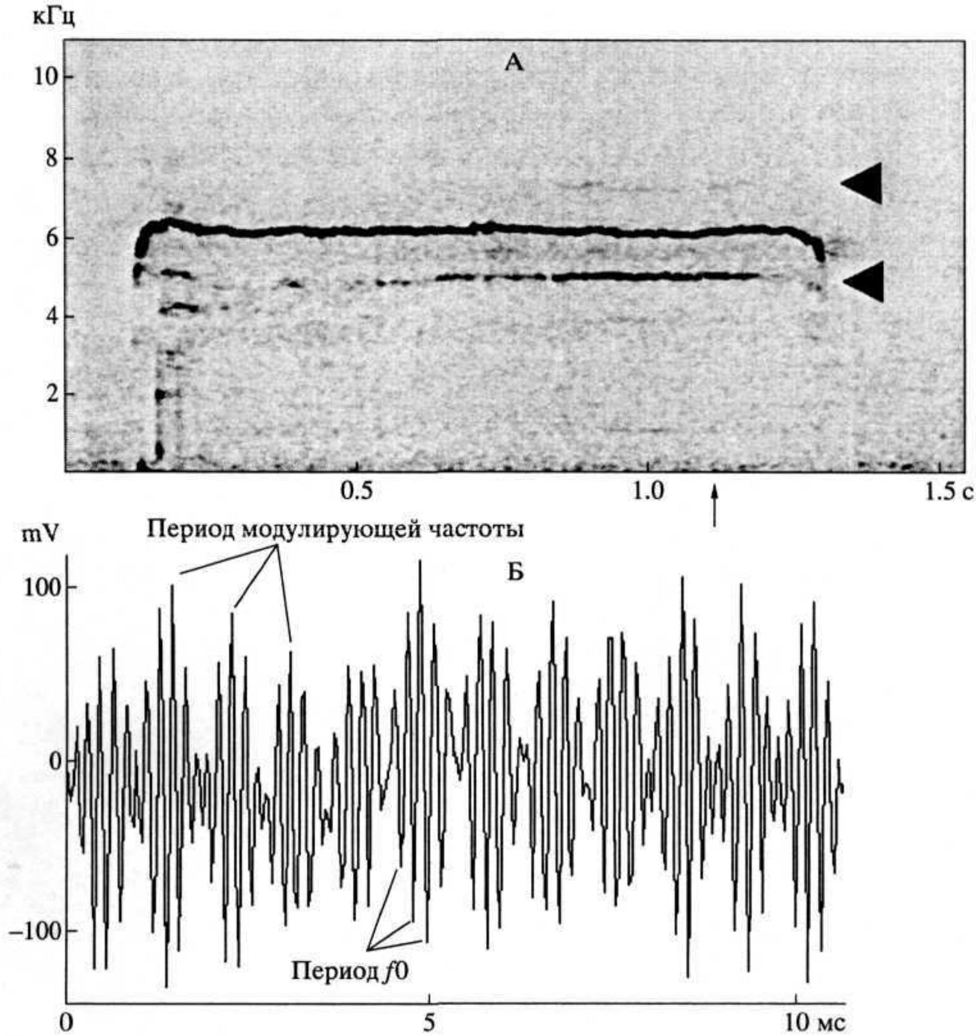


**Рис. 4.** Спектрограмма (А) и осциллограмма (Б) высокочастотного скуления с сайдебандами (отмечены треугольниками), возникшими в результате дополнительной амплитудной модуляции основной частоты. Сайдебанд ниже основной частоты выражен значительно лучше, чем расположенный выше. Для построения осциллограммы использован временной промежуток 1.12—1.13 с (отмечен стрелкой). Основная частота крика (f0) составляет около 6 кГц с периодом колебаний 0.16 мс. Модулирующая частота имеет величину около 1 кГц с периодом колебаний 1 мс, приводящим к появлению хорошо выраженных амплитудных пиков.

натяжении правой и левой голосовых связок (Berry et al., 1996). Другая возможность, реализуемая многими млекопитающими, - развитие дополнительных морфологических образований, к примеру вокальных мембран - тонких легких выростов на наружном крае голосовых связок (Harrison, 1995; Schon Ybarra, 1995; Riede et al., 2000a,b). Как экспериментально показано, более толстые вокальные связки и более тонкие вокальные мембраны могут осциллировать относительно независимо друг от друга, но, поскольку мембраны расположены непосредственно на связках, две частоты колебаний начинают взаимодействовать, приводя к появлению комбинаторных частот (Brown, Cannito, 1995; Mergell et al., 1999). Еще одна возможность появления бифонаций связана с продукцией второй частоты звука в результате турбулентности воздушного потока при прохождении тонких сужений вокального тракта (Solomon et al., 1995; Wilden et al., 1998; Volodin, Volodina, 2002).

Последний акустический феномен - частотные скачки, которые представляют собой резкие изменения основной частоты, часто происходящие всего за один цикл колебаний. Причем скачки частоты могут наблюдаться как в пределах одного источника колебаний (голосовых связок), так и между двумя источниками (рис. 7).

Необходимо отметить, что в одном звуке могут совмещаться несколько нелинейных феноменов. Например, первый звук на рис. 8 начинается с детерминированного хаоса, затем появляется нормальная фонация и вслед за ней - субгармони-

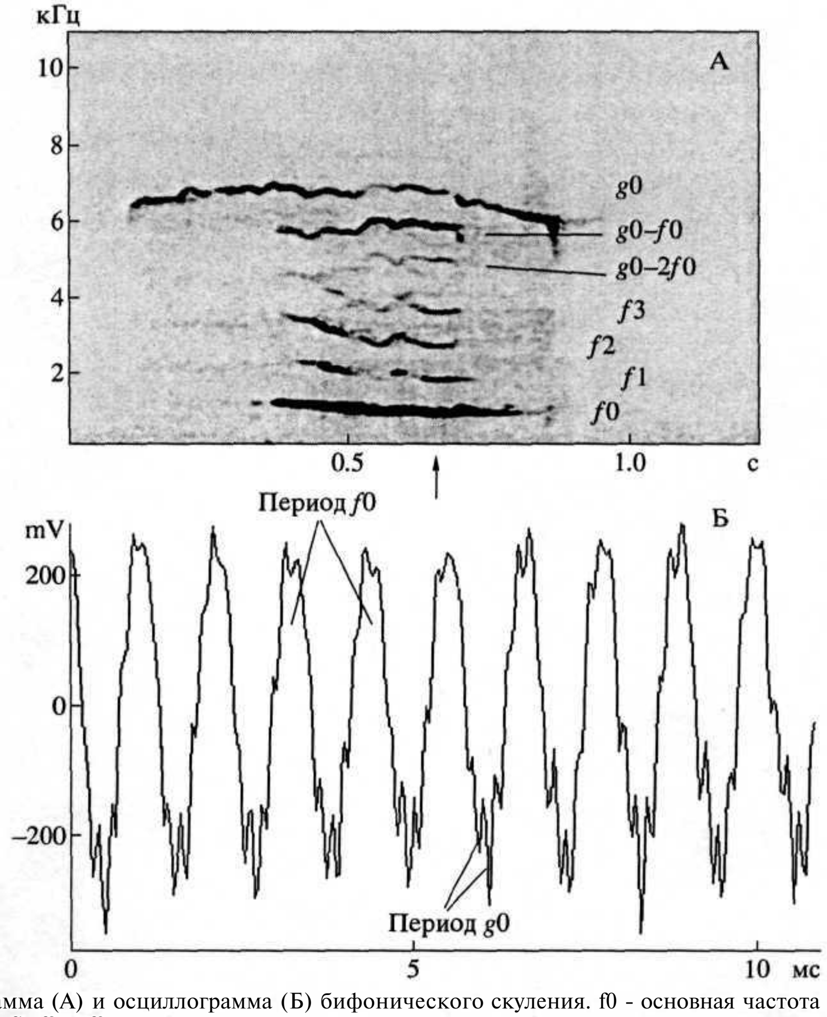


Рис. 5. Спектрограмма (А) и осциллограмма (Б) бифонического скуления. f0 - основная частота низкочастотной составляющей звука; f1, f2 и f3 - соответственно первая, вторая и третья гармоники основной частоты; g0 - основная частота высокочастотной составляющей звука; g0-f0 и g0-2f0 — комбинаторные частоты, возникающие в результате нелинейного взаимодействия двух основных частот в спектре звука. Для построения осциллограммы использован временной промежуток 0.64—0.65 с (отмечен стрелкой). Основная частота низкочастотной составляющей (f0) имеет величину около 1 кГц с периодом колебаний 1 мс. Основная частота высокочастотной составляющей (g0) имеет величину около 6.7 кГц с периодом колебаний 0.15 мс.


**Рис.** 6. Точечный энергетический спектр в точке 0.50 с бифонического скуления с рис. 5,А. f0 - основная частота низкочастотной составляющей звука; f1, f2 и f3 -соответственно первая, вторая и третья гармоники основной частоты; g0 - основная частота высокочастотной составляющей звука; g0-f0, g0-2f0 и g0 + f0 - комбинаторные частоты.

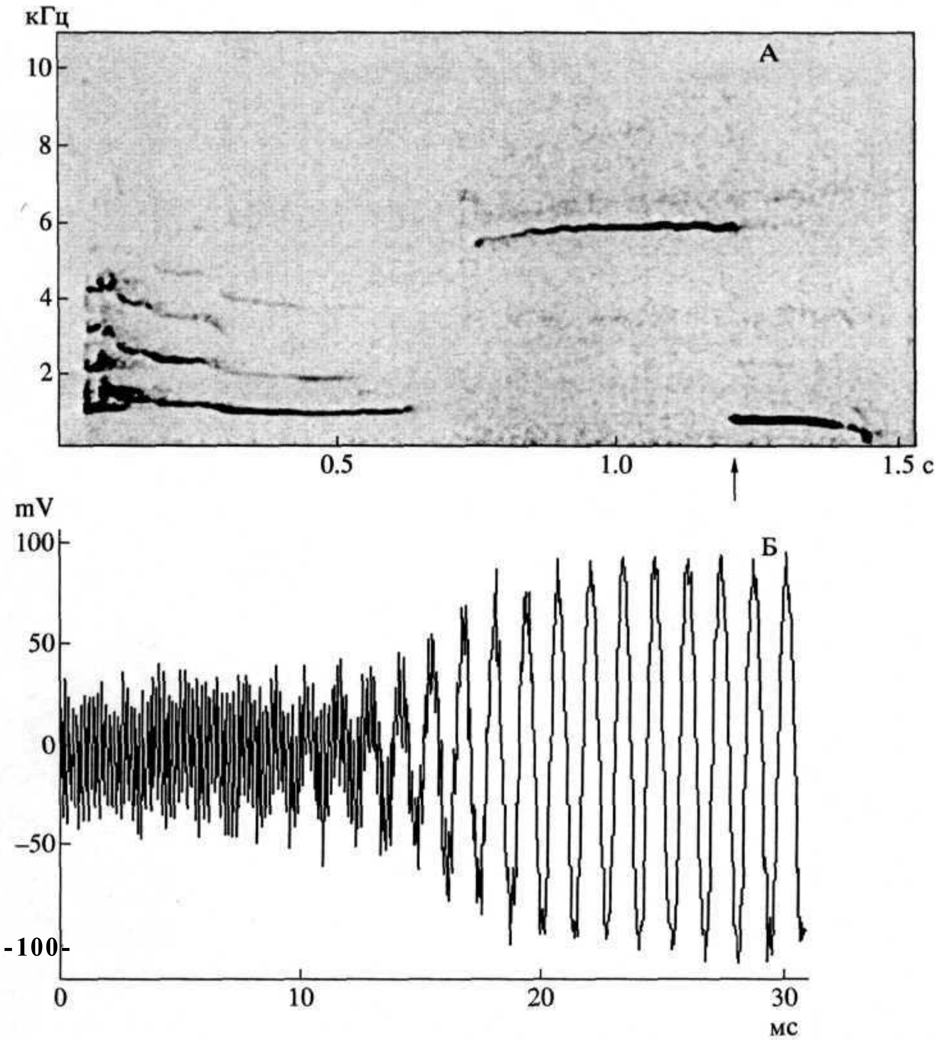


**Рис. 7.** Спектрограммы (А) и осциллограмма (Б) скулений с частотными скачками. В первом звуке частотный скачок происходит в пределах низкочастотной составляющей, во втором - с высокой на низкочастотную составляющую. Для построения осциллограммы использован временной промежуток 1.205-1.235с (отмечен стрелкой).

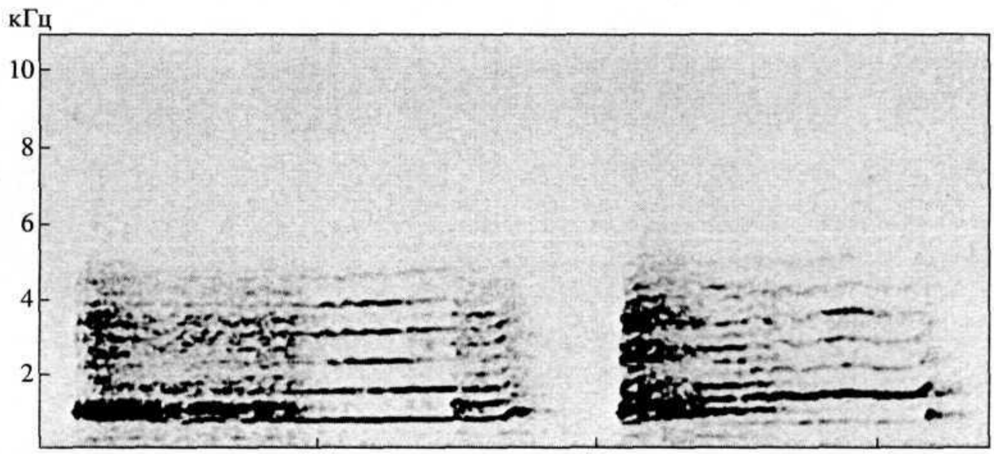


**Рис.** 8. Совмещение нескольких нелинейных феноменов в звуках. В первом звуке детерминированный хаос, нормальная фонация и субгармоники, а во втором - детерминированный хаос, субгармоники и нормальная фонация последовательно сменяют друг друга.

ческий режим. Во втором звуке, наоборот, субгармоники предшествуют нормальной фонации (рис. 8). Причем переходы между разными режимами происходят скачкообразно, всего за один цикл колебаний голосовых связок. Это подтверждает, что такие переходы между режимами колебаний являются бифуркациями - резкими, скачкообразными изменениями ответа нелинейной системы на постепенное изменение управляющих параметров (Анищенко, 2002). К примеру, постепенное увеличение величины подсвязочного давления или разницы в натяжении правой и левой связок может приводить к скачкообразным изменениям вибраторного режима от нормальной фонации к субгармоникам, детерминированному хаосу или бифонации (Berry et al., 1996; Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002). Это подтверждает структурную общность звуков с различными нелинейными феноменами, несмотря на то, что такие феномены могут значительно изменять спектр и звучание вокализаций.

Также необходимо подчеркнуть, что по единственному звуку практически никогда не удается установить наличие и характер нелинейных феноменов. Необходимо просмотреть ряд звуков, в первую очередь для того, чтобы определить основную частоту. Далее, учитывая в комплексе такие признаки, как кратность частотных полос, направление их хода, представленность амплитудной модуляции на осциллограмме звука и ряд других показателей, возможно провести разграничение между субгармониками, бифонацией и сайдебандами, поскольку выделение детерминированного хаоса и частотных скачков обычно не вызывает проблем.

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА НЕЛИНЕЙНЫХ ФЕНОМЕНОВ В ЗВУКАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Наиболее важный момент, который следует из приложения теории нелинейной динамики к звукопродукции млекопитающих, - отсутствие необходимости какого-либо непосредственного нервного контроля для появления сложных режимов колебаний голосовых связок и переключения с одного режима на другой. Нелинейные феномены возникают непосредственно в результате работы вокального аппарата млекопитающих - легких, голосовых связок и вокального тракта из-за присущих ему функциональных свойств. Как уже было отмечено выше, голосовые связки млекопитающих представляет собой систему из двух сцепленных осцилляторов. В случае синхронизации их колебаний в отношении 1:1 они будут продуцировать нормальную фонацию, при синхронизации колебаний в ином кратном отношении (2:1, 3:1, 4:1) - субгармоники, при десинхронизированных колебаниях при наличии сцепления между связками - детерминированный хаос, при отсутствии сцепления и независимости колебаний - бифонации. Все эти вибраторные режимы были документированы "вживую" с использованием акустического анализа, ларингографа и высокоскоростной видеозаписи через эндоскоп (Brown, Cannito, 1995; Herzel, Reuter, 1996, 1997; Tigges et al., 1997); "в пробирке" с помощью наблюдений на выделенных ларинксах (Solomon et al., 1995; Berry et al., 1996; Brown et al., 2003); и "в компьютере" с помощью математического моделирования (Berry et al., 1994; Steinecke, Herzel, 1995; Mergell, Herzel, 1997; Mergell et al., 1999).

Помимо голосовых связок у млекопитающих имеются другие анатомические структуры, которые могут служить в качестве дополнительных осцилляторов, расширяя диапазон возможностей для появления нелинейных феноменов в вокализациях. У многих млекопитающих (летучих мышей, приматов, некоторых псовых и гиен) на наружном крае голосовых связок обнаружены тонкие легкие выросты - вокальные мембраны (Гриффин, 1961; Harrison, 1995; Schon Ybarra, 1995; Riede et al., 2000a; Володина, Володин, 2001). В силу своих небольших размеров и веса вокальные мембраны могут вибрировать с очень большой частотой, обеспечивая продукцию ультразвуковых эхолокационных пульсов у летучих мышей (Гриффин, 1961; Suthers, Fattu, 1982). Поскольку вокальные мембраны физически прикреплены к голосовым связкам, они сильно сцеплены с ними, но имеют отличные от связок частоты колебаний. Одновременная осцилляция голосовых связок и вокальных мембран может приводить к появлению бифонации (Brown, Cannito, 1995; Riede et al., 2000b). Кроме этого, работы по компьютерному моделированию предсказывают, что добавление вокальных мембран к голосовым связкам значительно повышает вероятность появления в звуках различных нелинейных феноменов, включая субгармоники и детерминированный хаос (Mergell et al., 1999).

Вторая более редко встречающаяся модификация голосовых связок у млекопитающих - это появление толстых, мясистых подушечек на голосовых связках, которые обнаружены у кошек рода *Panthera* и самцов дзерена *(Procapra gutturosa)* (Harrison, 1995; Frey, Gebler, 2003; Frey, Riede, 2003). Детальных данных по участию этих образований в продукции вокализаций не имеется, однако представляется весьма вероятным, что большая масса подушечек приводит к снижению частоты и рассинхронизации колебаний голосовых связок, что приводит к появлению детерминированного хаоса и субгармоник в громких, рыкающих криках самцов этих видов (Peters, 1978; Frey, Gebler, 2003). Функциональное значение этого явления будет рассмотрено ниже.

Еще одна анатомическая структура, которая может способствовать появлению нелинейных феноменов в вокализациях млекопитающих, - ларингеальные воздушные мешки. Воздушные мешки, открывающиеся непосредственно в ларинкс, часто прямо над голосовой щелью, известны для многих приматов (человекообразных, мартышковых, ревунов р. *Alouatta)* (Fitch, Hauser, 1995, 2002; Schon Ybarra, 1995) и некоторых копытных, к примеру северного оленя *(Rangifer tarandus)* (Frey, Hofmann, 2000). Объем воздуха в мешке имеет собственные резонансные частоты и может выступать в качестве резонатора Гельмгольца, резко усиливая области спектра, совпадающие с его собственными частотами колебаний (Fitch, Hauser, 1995, 2002). Для человека компьютерное моделирование показывает возможность аэродинамического сцепления между вибрирующей колонной воздуха и голосовыми связками, и такое сцепление может быть сильным, когда выход аэродинамического резонатора находится прямо в голосовой щели, как это наблюдается в случае ларингеальных воздушных мешков (Mergell, Herzel, 1997). Это может приводить к индуцированию вибрации голосовых связок (или их части) на резонансной частоте воздушного мешка и появлению различных нелинейных феноменов в звуках (Fitch et al., 2002).

Кроме этого, помимо фонации для млекопитающих известны и другие механизмы продукции звуков, и, в отличие от человека, для многих видов показано отсутствие ограничений на одновременную работу двух механизмов (фонации и вибрации или фонации и турбулентности) (Fraser Sissom et al., 1991; Wilden et al., 1998; Володина, 2000; Володина, Володин, 2001; Володин, Володина, 2002; Fitch, Hauser, 2002). Поэтому одним из возможных механизмов издавания бифонических звуков также может быть генерация высокочастотного "истинного свиста" в результате турбулентных завихрений при продувании потока воздуха через сужения вокального тракта одновременно с продукцией звука голосовыми связками (Solomon et al., 1995; Wilden et al., 1998; Володин и др., 2001; Volodin, Volodina, 2002).

## ВСТРЕЧАЕМОСТЬ НЕЛИНЕЙНЫХ ФЕНОМЕНОВ В ЗВУКАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Систематические исследования нелинейных феноменов в вокализациях начаты совсем недавно, поэтому информация о встречаемости этих структурных признаков в звуках млекопитающих разных видов носит отрывочный характер. Поэтому будет интересно привести имеющиеся сведения о встречаемости нелинейных феноменов в криках здоровых человеческих младенцев. Для шести детей в возрасте от 33 до 169 нед число криков с субгармониками, бифонациями и частотными скачками варьировало от 0 до 36% (Keating, Buhr, 1978). Сходные данные были получены и в двух других исследованиях: для четырех детей в возрасте от 16 до 69 нед средняя величина встречаемости криков с нелинейными феноменами составила 13.8% (Keating, 1980); для 14 детей в возрасте 11 - 25 мес тот же показатель составил 6% (Robb, Saxman, 1988). В отличие от детей, у здоровых взрослых людей нелинейные феномены в звуках встречаются крайне редко как исключительные случаи (Herzel, Reuter, 1996; Tigges et al., 1997), поскольку в норме у взрослых людей существует тенденция к избеганию продукции нерегулярных фонаторных режимов в речи и пении.

Однако в криках других видов млекопитающих нелинейные феномены встречаются гораздо чаще, и у некоторых видов они могут занимать центральное место в видовых вокальных репертуарах (к примеру, гиеновые собаки, *Lycaon pictus,* Wilden, 1997; красные волки, *Cuon alpinus,* Володин и др., 2001; пятнистые гиены, *Crocuta crocuta,* Peters et al., 2004). Ниже приведен обзор имеющихся на настоящее время сведений о распространенности нелинейных феноменов в вокализациях млекопитающих, у которых не было проблем со здоровьем.

Так, Рид с соавт. (Riede et al., 1997) проанализировали по 200 криков от 9 детенышей японских макак *(Macaca fuscata),* которые те издавали при потере контакта с матерью. Субгармоники, бифонации и частотные скачки встречались в от 3.5 до 42% криков каждого детеныша (в 13.4% криков в среднем). Наиболее часто в криках встречались частотные скачки (в 8.4% криков), затем субгармоники (в 2.9% криков), реже всего - бифонации (в 2.1% криков). Соотношение этих трех феноменов в криках каждого из детенышей носило индивидуальный характер.

В криках макак-резусов *{Macaca mulatto),* которые были записаны от 45 взрослых животных свободноживущей популяции о. Кайо Сантьяго, Пуэрто-Рико, нелинейные феномены были более типичны для низкоранговых животных (59 из 149 криков, 40%) и для самок (161 из 269 криков, 60%) и наиболее редко встречались в криках взрослых самцов (4 из 49 криков, 8%). В среднем нелинейные феномены встречались в 30% криков каждой особи, но даже среди самок их пропорция варьировала от 0 до 100% (Fitch et al., 2002).

У 14 содержащихся в неволе красных волков встречаемость нелинейных феноменов была проанализирована в контактных криках, издаваемых во время мирных внутригрупповых взаимодействий (n = 1317 звуков, по 100 от 12 животных и 85 и 32 от двух оставшихся) (Volodin, Volodina, 2002). Эти крики включали как низкочастотную, так и высокочастотную составляющие, которые могли

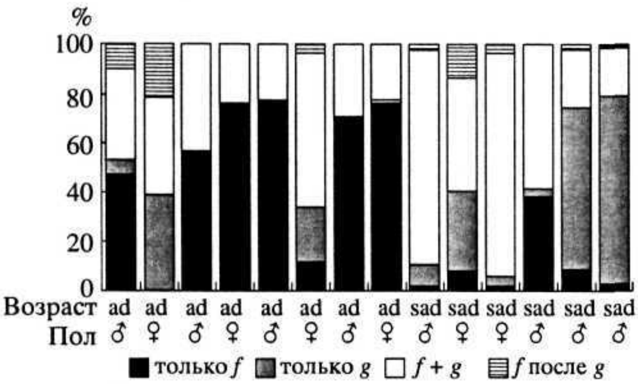


**Рис.** 9. Встречаемость нелинейных феноменов в контактных криках 14 красных волков, f - низкочастотная, g - высокочастотная составляющая криков; только f - низкочастотные крики, только g - высокочастотные крики, f + g - бифонические крики, f после g - частотные скачки с высокой частоты на низкую; ad - взрослые размножающиеся животные, sad - животные в возрасте до одного года.

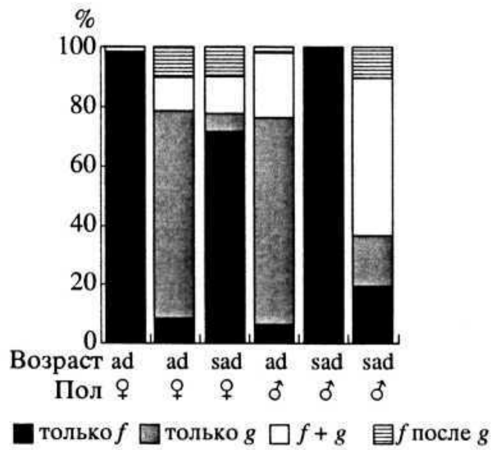


Рис. 10. Встречаемость нелинейных феноменов в скулениях 6 домашних собак. Обозначения, как на рис. 9.

встречаться как независимо, так и одновременно в составе одного крика, формируя бифонации или частотные скачки. У красных волков доля криков только с низкой частотой составляла 32%, только с высокой - 20%; бифонических криков было 44%, и частотных скачков - 4%. Иных нелинейных феноменов не было обнаружено ни в одном из криков. Для разных особей доля бифонических криков варьировала от 20 до 92% и не зависела от пола или возраста животного (рис. 9). Однако взрослые животные достоверно чаще издавали крики с низкой частотой, а молодые животные - с высокой (Volodin, Volodina, 2002).

У другого вида псовых - гиеновой собаки - бифонации встречаются в более 60% всех щебечущих криков, издающихся в течение мирных взаимодействий между знакомыми животными (Wilden et al., 1998). В других типах криков также отмечены субгармоники и детерминированный хаос (последний - преимущественно в криках совсем молодых щенков).

В предварительном исследовании структурной изменчивости скулений домашних собак в состоянии фрустрации мы проанализировали по 100 случайно отобранных звуков от каждой из 6 особей (Володин и др., 20036). Как и для красных волков, в скулениях собак независимо и одновременно могут встречаться низко- и высокочастотная составляющие (рис. 1,4,5,7). Суммарно для всех собак 50% звуков содержали только низкочастотную, а 27% только высокочастотную составляющую; бифонических звуков было 17%, звуков с частотным скачком - 6%. При анализе встречаемости разных типов скулений отдельно для каждой собаки оказалось, что три из них издают почти исключительно низкочастотные скуления, две других - высокочастотные (по 70% всех скулений), а у одной более 50% звуков были бифоническими (рис. 10). Из скулений с низкочастотной составляющей 6% содержали субгармоники и 10% - детерминированный хаос, причем подавляющее большинство этих нелинейных феноменов приходилось на долю двух особей. Таким образом, как и у красных волков, в скулений собак очень высоко выражены индивидуальные предпочтения в использовании разными животными звуков с теми или иными структурными особенностями.

В оборонительных криках светлых *{Gerbillus perpallidus)* и больших *{Rhombomys opimus)* песчанок мы проанализировали встречаемость субгармоник и детерминированного хаоса (других нелинейных феноменов в криках этих видов обнаружено не было) (Володин и др., 2003а). Во время попарных ссаживаний незнакомых самцов было записано 1470 криков светлых и 1333 крика больших песчанок. В 19.6% криков светлых и 2.6% криков больших песчанок тональная структура полностью отсутствовала и они представляли собой детерминированный хаос. В оставшихся 1182 криках светлых и 1298 криках больших песчанок могла быть прослежена основная частота. В этих звуках детерминированный хаос встречался в 35.9 и 22.2%, субгармоники - в 29.3 и 16.4% криков светлых и больших песчанок соответственно. Для криков с основной частотой была обнаружена положительная корреляция между одновременным появлением в криках детерминированного хаоса и субгармоник (тест Спирмана, $r = 0.054$, $p = 0.06$ для светлых и $r = 0.164$, $p < 0.001$ для больших песчанок). Мы предположили, что частое сочетание этих структурных признаков в одном крике объясняется тем, что и субгармонический, и хаотический режим осцилляции связаны с ослаблением контроля за голосовыми связками и некоторой рассинхронизацией их работы (Володин и др., 2003а).

Наиболее частая встречаемость нелинейных феноменов (субгармоник) была обнаружена Петерсом с соавт. (Peters et al., 2004) в громких воплях пятнистых гиен. Субгармоники присутствовали в криках 33 из 34 особей, включенных в исследование, и встречались в 91.2% из 460 проанализированных криков. Авторы не нашли зависимости между присутствием субгармоник в криках и полом, социальным статусом или принадлежностью к определенной популяции.

По контрасту с перечисленными выше данными, свидетельствующими о широкой распространенности нелинейных феноменов в криках млекопитающих, в исследовании криков тревоги мартышки Дианы *(Cercopithecus diana)* нелинейные феномены не были обнаружены ни в одном из 150 проанализированных звуков, хотя оценка их встречаемости была одной из задач этого исследования (Riede, Zuberbuhler, 2003).

## ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕЛИНЕЙНЫХ ФЕНОМЕНОВ

Если нелинейные феномены столь широко распространены в вокализациях млекопитающих, то встает естественный вопрос об их функциональном значении. Возможны два варианта: либо нелинейные феномены могут не иметь никакого функционального значения для издающего крики, либо они могут выполнять определенную сигнальную функцию в вокальных коммуникативных системах.

В первом случае нелинейные феномены можно рассматривать как побочный продукт работы вокальной системы, возникающий в результате каких-либо нарушений в работе вокального аппарата. Однако поскольку нелинейные феномены маркируют причины этих нарушений, то они могут иметь определенное адаптивное значение для воспринимающих такие звуки.

К примеру, субгармоники, сайдебанды и детерминированный хаос обычны как для плача новорожденных человеческих младенцев (Keating, Buhr, 1978; Keating, 1980; Robb, Saxman, 1988), так и для криков детенышей других видов млекопитающих (Riede et al., 1997; Wilden et al., 1998). В вокализациях здорового 9-летнего ребенка были описаны частотные скачки и бифонации (Herzel, Reuter, 1997). Распространенность нелинейных феноменов в криках детенышей может быть связана с недостаточным контролем за работой вокального аппарата во время продукции звуков из-за сильного воздушного потока и относительно коротких голосовых связок (Herzel, Reuter, 1996; Brown et al., 2003).

Субгармоники, сайдебанды и детерминированный хаос часто наблюдаются у людей при различных болезнях гортани, от опухолей и одностороннего паралича до ларингита (Herzel, 1993; Herzel et al., 1994; Herzel, Reuter, 1996). Повышенная встречаемость нелинейных феноменов характерна и для животных с различными физиологическими нарушениями. У больного неустановленной болезнью детеныша японского макака (с симптомами снижения веса, внезапной и полной утраты шерсти и появления черной пигментации кожи) субгармоники, бифонации и частотные скачки встречались в 45% криков, при том, что для остальных 9 детенышей нелинейные феномены в среднем встречались только в 13.4% криков (Riede et al., 1997). Мяуканья трехмесячного котенка *(Felis catus),* записанные в течение 8 дней после черепно-мозговой травмы, содержали большое количество субгармоник, бифонации и детерминированного хаоса (51 крик из 150; 34%). Через 2 мес в его криках не было обнаружено нелинейных феноменов и они не отличались от мяуканий котят аналогичного возраста (Riede, Stolle-Malorny, 1999). В лае домашних собак (такс), страдающих от грыжи межпозвоночного диска, отношение шумовой энергии к гармонической было большим, чем в лае клинически здоровых такс (Riede et al., 2001). Нарушения стабильности развития также могут приводить к появлению в голосе нелинейных феноменов, вызванных асимметрией голосовых связок (Fitch et al., 2002). Таким образом, нелинейные феномены могут быть связаны с различными физиологическими нарушениями у человека и животных. В этом случае их появление в криках, по всей вероятности, неадаптивно для владельцев таких "больных" голосов, поскольку позволяет слушателям того же вида их избегать, а хищникам указывает на легкую добычу.

С другой стороны, очевидно, что в некоторых случаях нелинейные феномены могут предоставлять материал для естественного отбора и закрепляться для выполнения некоторых сигнальных функций в видовых коммуникативных системах, поскольку их использование может быть выгодным для кричащего животного. Ниже мы рассмотрим некоторые гипотезы о функциональном значении этих акустических явлений в вокальных системах коммуникации млекопитающих.

Во-первых, нелинейные феномены могут предоставлять богатые возможности для формирования индивидуальной изменчивости в звуках (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002). Имеется большое число свидетельств, что вокальная изменчивость позволяет слушающим идентифицировать кричащего, к примеру, отличать членов своей и чужой стаи, знакомых особей от незнакомых, или обеспечивать узнавание между матерью и детенышем (Nikol'skii et al., 1990; Owren, Rendall, 1997; Hare, 1998; Charrier et al., 2002, 2003; Frommolt et al., 2003). При том, что определенные характеристики криков (основная частота, формантные частоты, длительность и т.д.) могут варьировать только количественно, от меньшего значения к большему или наоборот, нелинейные феномены могут предоставлять источник качественных различий в том же самом типе крика. Например, такая возможность кодирования индивидуальной принадлежности предполагается для контактных криков макак-резусов (Fitch et al., 2002). Туз с соавт. (Tooze et al., 1990) показали, что наличие субгармоник в вое волка *(Canis lupus)* может идентифицировать кричащего. Аналогичные результаты были получены в исследовании громких воплей пятнистых гиен, для которых была показана ключевая роль субгармоник в индивидуальном узнавании (Peters et al., 2004). В более частном случае усложнение структуры криков в связи с присутствием в них нелинейных феноменов позволяет значительно повысить надежность индивидуальной идентификации кричащего. Для красных волков нами было показано, что бифонические крики гораздо более надежно кодируют индивидуальную принадлежность по сравнению с криками только с высокой или только с низкочастотной составляющими (Володина, Исаева, 2003).

Во-вторых, присутствие детерминированного хаоса в звуке может значительно лучше подчеркивать его формантную структуру (Fitch et al., 2002). Форманты - это резонансы вокального тракта, избирательно усиливающие энергию определенных частот при прохождении звука от источника (голосовых связок) во внешнюю среду (подробнее см. Сорокин, 1985, 1992; Fitch, Hauser, 1995, 2002; Володина, Володин, 2001). Частоты формант связаны с длиной вокального тракта (чем длиннее тракт, тем ниже формантные частоты) и могут играть важную роль в оценке размера кричащего у млекопитающих (Fitch, 2000; Fitch, Hauser, 2002). Для людей (Fitch, Giedd, 1999), макак-резусов (Fitch, 1997), домашних собак (Riede, Fitch, 1999) и благородного оленя *(Cervus elaphus)* (Reby, McComb, 2003) показана жесткая зависимость между весом или длиной тела и формантными частотами криков, более низкими у более крупных животных. Однако формантные частоты, особенно нижние, могут проявляться только в широкополосных криках. Детерминированный хаос формирует широкополосный спектр, и при этом звуки могут быть очень громкими. Такие резко звучащие крики могут передавать информацию о размерах кричащего на большое расстояние. Эта гипотеза функционального значения детерминированного хаоса в звуках млекопитающих еще не была экспериментально протестирована, однако ее косвенным подтверждением может служить наличие толстых, мясистых подушечек на голосовых связках кошек рода *Panthera* и самцов дзерена (Harrison, 1995; Frey, Gebler, 2003; Frey, Riede, 2003), для которых характерно использование громких рыкающих криков при дальнедистантной коммуникации (Банников, 1961; Peters, 1978; Frey, Gebler, 2003).

Третье возможное функциональное значение нелинейных феноменов связано с тем, что, хотя размеры тела, как правило, не коррелируют с основной частотой криков (обзор - см. Fitch, Hauser, 2002), низкочастотные голоса, по-видимому, воспринимаются так, как если бы они сигнализировали о больших размерах или повышенной агрессивности (к примеру, Morton, 1977; Owings, Morton, 1998; Collins, 2000). Субгармоники в звуках могут предоставлять способы понижения кажущейся высоты голоса, снижая его на октаву в случае удвоения периода (Fitch et al., 2002). Это будет позволять маленькой особи имитировать основную частоту криков более крупного животного, акустически мимикрируя под него, особенно при взаимодействиях в местообитаниях с ограниченной видимостью (в густом кустарнике, в сумерках, ночью и т.д.). Как и в предыдущем случае, на настоящий момент нет достаточных данных чтобы проверить эту гипотезу.

Четвертая возможность функционального использования нелинейных феноменов может быть вызвана тем, что детеныши многих видов млекопитающих, особенно приматов, в течение длительного времени зависят от матери, получая от нее заботу, пищу и защиту. Детеныши стремятся монополизировать материнское внимание, но мать не готова тратить на них все свое время. Наблюдения за зелеными мартышками *(Cercopithecus aethiops)* показывают, что матери часто игнорируют призывные крики собственных детенышей (Hauser, 1993). Это приводит к тому, что детеныши попусту тратят энергию и подвергаются повышенному риску стать жертвой хищника, поскольку маркируют свое местоположение (Fitch et al., 2002). В этом случае постоянное варьирование призывных криков за счет использования нелинейных феноменов, в первую очередь субгармоник и детерминированного хаоса, делает структуру криков непредсказуемой, что сильно затрудняет возможность привыкания к ним и их игнорирования (Owren, Rendall, 1997, 2001). Таким образом, нелинейные феномены могут разрывать монотонность вокальных последовательностей и, следовательно, выступать адаптацией для повышения внимания к кричащему (Fitch et al., 2002).

И, наконец, в-пятых, разница в интенсивности затухания высокой и низкой частоты в бифонических криках может служить показателем дистанции до кричащего животного и направления его движения (Miller, 2002; Lammers, Au, 2003). Направленность высокочастотных звуков значительно выше и они затухают значительно быстрее, чем низкочастотные. Поэтому чем дальше находится животное, издающее звук, тем сильнее он будет деградирован, особенно в высокочастотной области. Вместе с тем, если животное движется на слушателя, отношение интенсивности высокочастотной составляющей к низкочастотной будет значительно выше, чем в случае, когда оно движется прочь. Эта гипотеза была экспериментально протестирована только на обитающих в водной среде китообразных - косатках *(Orcinus orca)* (Miller, 2002), и в настоящее время мы проверяем ее для бифонических звуков красного волка.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение нелинейных феноменов в звуках млекопитающих началось совсем недавно, поскольку само их существование в течение длительного времени практически игнорировалось (к примеру, последняя сводка по акустической коммуникации животных - Owings, Morton, 1998 - не содержит о них никакой информации), однако теперь изучение этих феноменов переживает настоящий бум исследовательского интереса. Явления, которые ранее игнорировались исследователями звуков животных (как исключение - Никольский, 1975; Никольский, Фроммольт, 1989) или рассматривались в качестве артефактов, были признаны широко распространенными среди млекопитающих (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002).

Современные компьютерные технологии анализа структуры звуков позволяют легко обнаружить эти феномены. Вместе с тем наше знание морфологических и физиологических особенностей звукопродуцирующего аппарата млекопитающих значительно отстает от возможностей спектрографического анализа. Поэтому только широкие исследования морфологической основы, встречаемости и функциональной роли нелинейных феноменов у представителей самых разных систематических групп могут пролить свет на роль этих явлений в системе акустической коммуникации млекопитающих.

Авторы выражают искреннюю благодарность М. Войнилович за помощь в работе с песчанками, О. Лифановой и Е. Олехнович - за помощь во время записи скулений собак и Е. Воробьевой - за предоставление необходимой литературы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (03-04-48919).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Анищенко В.С.,* 2002. Знакомство с нелинейной динамикой. Москва; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований. 144 с.

*Банников А.Г.,* 1961. Дзэрэн, *Procapra gutturosa* Pallas, 1777 / Под ред. Гептнера В.Г., Наумова Н.П. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк. С. 441-453.

*Володин И.А., Володина Е.В.,* 2002. Непрерывная вокализация во время вдоха и выдоха у большого полосатого кускуса, *Dactylopsila trivirgata* (Marsupialia, Petauridae) // Зоол. журн. Т. 81. № 12. С. 1526-1529.

*Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В.,* 2001. Вокальный репертуар красного волка, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae) в неволе // Зоол. журн. Т. 80. № 10. С. 1252-1267.

*Володин И.А., Володина Е.В., Войнилович М.В., Филатова О.А.,* 2003а. Структурные особенности оборонительных криков больших *(Rhombomys opimus)* и светлых *(Gerbillus perpallidus)* песчанок // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. С. 81.

*Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А.,* 2003б. Выпрашивание на разные голоса: что можно услышать в скулениях домашних собак // Животные в городе: Матер. второй научно-практической конф. М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. С. 225-227.

*Володина Е.В.,* 2000. Вокальный репертуар гепарда *Acinonyx jubatus* (Carnivora, Felidae) в неволе: структура звуков и поиск возможностей для оценки внутреннего состояния у взрослых животных // Зоол. журн. Т. 79. № 7. С 833-844.

*Володина Е.В., Володин И.А.,* 2001. Вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих // Успехи соврем. биологии. Т. 121. № 2. С. 180-189.

*Володина Е.В., Исаева И.В.,* 2003. Встречаемость и функциональное значение бифонаций в криках красных волков *Cuon alpinus* // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. С. 82.

*Гриффин Д.,* 1961. Эхо в жизни людей и животных. М.: Гос. изд-во физ.-мат. лит. 108 с.

*Морозов В.П.,* 1977. Биофизические основы вокальной речи. Л.: Наука. 232 с.

*Никольский А.А.,* 1975. Основные модификации брачного крика самцов бухарского оленя *(Cervus elaphus bactrianus)* // Зоол. журн. Т. 54. № 12. С. 1897-1900.

*Никольский А.А.,* 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 197 с.

*Никольский А.А., Фроммольт К.-Х.,* 1989. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ. 128 с.

*Сорокин В.Н.,* 1985. Теория речеобразования. М.: Радио и связь. 312 с.

*Сорокин В.Н.,* 1992. Синтез речи. М.: Наука. 392 с.

*Berry D.A., Herzel H., Titze I.R., Krischer K., 1994.* Interpretations of biomechanical simulations of normal and chaotic vocal fold oscillations with empirical eigenfunctions // J. Acoust. Soc. Amer. V. 95. P. 3595-3604.

*Berry D.A., Herzel H., Titze I.R., Story B.,* 1996. Bifurcations in excised larynx experiments // J. Voice. V. 10. P. 129-138.

*Brown C.H., Cannito M.P.,* 1995. Modes of variation in Sykes's monkey *(Cercopithecus albogularis)* squeals // J. Comp. Psychol. V. 109. P. 398-415.

*Brown C.H., Alipour F., Berry D.A., Montequin D.,* 2003. Laryngeal biomechanics and vocal communication in the squirrel monkey *(Saimiri boliviensis)* // J. Acoust. Soc. Amer. V. 113. № 4. P. 2114-2126.

*Charrier I., Mathevon N., Jouventin P.,* 2002. How does a fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis* // J. Exp. Biol. V. 205. P. 603-612.

*Charrier I., Mathevon N., Jouventin P.,* 2003. Individuality in the voice of fur seal females: an analysis study of the pup attraction call in *Arctocephalus tropicalis* // Marine Mammal Sci. V. 19. P. 161-172.

*Collins S.A.,* 2000. Men's voices and women's choices // Anim. Behav. V. 60. № 6. P. 773-780.

*Cranford T.W., Amundin M., Norris K.S.,* 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation // J. Morphol. V. 228. P. 223-285.

*Dahlheim M.E., Awbrey F.,* 1982. A classification and comparison of vocalizations of captive killer whales *(Orcinus orca)* // J. Acoust Soc. Amer. V. 72. P. 661-670.

*Durbin L.S.,* 1998. Individuality in the whistle call of the asiatic wild dog *Cuon alpinus* // Bioacoustics. V. 9. P. 197-206.

*Fee M.S.,* 2002. Measurement of the linear and nonlinear mechanical properties of the oscine syrinx: implications for function // J. Comp. Physiol. A. V. 188. № 11-12. P. 829-839.

*Fee M.S., Shraiman B., Pesaran B.,* 1998. The role of nonlinear dynamics of the syrinx in the vocalizations of a songbird // Nature (Gr. Brit.). V. 395. № 6697. P. 67-71.

*Fischer J., Hammerschmidt K., Cheney D.L., Seyfarth R.M.,* 2001. Acoustic features of female chacma baboon barks // Ethology. V. 107. № 1. P. 33-54.

*Fitch W.T.,* 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques // J. Acoust. Soc. Amer. V. 102. P. 1213-1222.

*Fitch W.T.,* 2000. Skull dimensions in relation to body size in nonhumans mammals: the causal bases for acoustic allometry // Zoology - Anal. Complex Syst. V. 103. № 1-2. P. 40-58.

*Fitch W.T., Hauser M.D.,* 1995. Vocal production in nonhuman primates: acoustic, physiology, and functional constraints on "honest" advertisement // Amer. J. Primatol. V. 37. P. 191-219.

*Fitch W.T., Giedd J.,* 1999. Morphology and development of the human vocal tract: a study using magnetic resonance imaging // J. Acoust. Soc. Amer. V. 106. P. 1511-1522.

*Fitch W.T., Hauser M.D.,* 2002. Unpacking "honesty": vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals / Eds Simmons A., Fay R.R., Popper A.N. Acoustic Communication, Springer Handbook of Auditory Research. N. Y.: Springer. P. 65-137.

*Fitch W.T., Neubauer J., Herzel H.,* 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production // Anim. Behav. V. 63. № 3. P. 407-418.

*Frazer Sissom D.E., Rice S.D.A., Peters G.,* 1991. How cats purr? // J. Zool. Lond. V. 223. P. 67-78.

*Frey R., Hofmann R.R.,* 2000. Larynx and vocalization of the takin *(Budorcas taxicolor* Hodgson, 1850 - Mammalia, Bovidae) // Zool. Anz. V. 239. P. 197-214.

*Frey R., Gebler A.,* 2003. The highly specialized vocal tract of the male Mongolian gazelle *(Procapra gutturosa* Pallas, 1777 - Mammalia, Bovidae) // J. Anat. V. 203. P. 451-471.

*Frey R., Riede T.,* 2003. Sexual dimorphism of the larynx of the Mongolian gazelle *(Procapra gutturosa* Pallas, 1777) (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) // Zool. Anz. V. 242. P. 33-62.

*Frommolt K-H., Goltsman M.E., Macdonald D.W.,* 2003. Barking foxes, *Alopex lagopus:* field experiments in individual recognition in territorial mammal // Anim. Behav. V. 65. P. 509-518.

*Hare J.F.,* 1998. Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii,* discriminate among individual alarm callers // Anim. Behav. V. 55. P. 451-460.

*Harrison D.F.N.,* 1995. The anatomy and physiology of the mammalian larynx. Cambridge: Cambr. Univ. Press. 288 p.

*Hauser M.D.,* 1993. Do vervet monkey infants cry wolf? // Anim. Behav. V. 45. P. 1242-1244.

*Hauser M.D.,* 1996. The evolution of communication. Cambrige: MIT Press. 760 p.

*Herzel H.,* 1993. Bifurcation and chaos in voice signals // Appl. Mech. Rev. V. 46. P. 399-413.

*Herzel H., Reuter R.,* 1996. Biphonations in voice signals / Eds Katz R.A., Frison T.W., Kadke J.B., Bulsara A.R. Nonlinear, Chaotic, and Advanced Signal Processing Methods for Engineers and Scientists. Woodbury: American Institute of physics. P. 644-657.

*Herzel H., Reuter R.,* 1997. Whistle register and biphonation in a child's voice // Folia Phoniatr-Logop. V. 49. P. 216-224.

*Herzel H., Berry D., Titze I.R., Saleh S.,* 1994. Analysis of vocal disorders with methods from nonlinear dynamics // J. Speech Hearing Res. V. 37. P. 1008-1019.

*Herzel H., Holzfuss J., Kowalik Z.J., Pompe B., Reuter R.,* 1998. Detecting bifurcations in voice signals / Eds Kantz H., Kurths J., Mayer-Kress G. Nonlinear analysis of physiological data. B.: Springer. P. 325-344.

*Ishizaka K., Flanagan J.L.,* 1972. Synthesis of voiced sounds from a two-mass model of the vocal cords // Bell System Tech. J. V. 51. P. 1233-1268.

*Keating P.,* 1980. Patterns of fundamental frequency and vocal registers / Eds Murry T., Murry J. Infant communication: cry and early speech. Houston: College-Hill Press. P. 209-233.

*Keating P., Buhr R.,* 1978. Fundamental frequency in the speech of infants and children // J. Acoust. Soc. Amer. V. 63. P. 567-571.

*Lammers M.O., Au W.W.L.,* 2003. Directionality in the whistles of hawaiian spinner dolphins *(Stenella longirostris):* a signal feature to cue direction of movement? // Marine Mammal Sci. V. 19. № 2. P. 249-264.

*Larsen O.N., Goller F.,* 1999. Role of syringeal vibrations in bird vocalizations // Proc. Roy. Soc. London. B. V. 266. № 1429. P. 1609-1615.

*Lavenex P.B.,* 1999. Vocal production mechanisms in the budgerigar *(Melopsitacus undulatus):* the presence and implications of amplitude modulation // J. Acoust. Soc. Amer. V. 106. № 1. P. 491-505.

*Mergell P., Herzel H.,* 1997. Modeling biphonation - the role of the vocal tract // Speech Communication. V. 22. p. 141-154.

*Mergell P., Fitch W.T., Herzel H.,* 1999. Modeling the role of non-human vocal membranes in phonation // J. Acoust. Soc. Amer. V. 105. P. 2020-2028.

*Miller P.J.O.,* 2002. Mixed-directionality of killer wale stereotyped calls: a direction of movement cue? // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 52. P. 262-270.

*Miller PJ.O., Bain D.E.,* 2000. Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, Orcinus orca // Anim. Behav. V. 60. P. 617-628.

*Morton E.S.,* 1977. On the occurrence and significance of motivation - structural rules in some bird and mammal sounds // Amer. Natur. V. 111. P. 855-869.

*Nikol'skii A.A., Suchanova M.V.,* 1994. Individual variability of alarm call in steppe marmot *(Marmota bobac* Mull., 1776) / Ed. Rumiantsev V.Yu. Actual problems of marmots investigation. M.: ABF Publishing House. P. 169-181.

*Nikol'skii A.A., Teryokhin A.T., Srebrodolskaya Yb.B., Formozov N.A., Paskhina N.M., Brodsky L.I.,* 1990. Correlation between the spatial structure of population and acoustic activity of northern pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) // Zool. Anz. V. 224. P. 342-358.

*Owings D.H., Morton E.S.,* 1998. Animal vocal communication: a new approach. Cambridge: Cambr. Univ. Press. 284 p.

*Owren M.J., Rendall D.,* 1997. An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signals / Eds Owings D.H., Beecher M.D., Thompson N.S. Perspectives in Ethology. V. 12. N.Y.: Plenum Press. P. 299-346.

*Owren M.J., Rendall D.,* 2001. Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding non-human primate vocal signaling // Evol. Anthropol. V. 10. P. 58-71.

*Peters G.,* 1978. Vergleichende Untersuchung zur Lautgebund einiger Feliden (Mammalia, Felidae) // Zeit. Zool. Spixiana. Suppl. 1. P. 1-283.

*Peters G., East M.L., Herzel H., Henschel J.R., Mills M.G.L., Wilhelm K., Hofer H.,* 2004. Spotted hyaena whoops: frequent incidence of vocal instabilities in a mammalian loud call // Bioacoustics. V. 14. P. 99-109.

*Reby D., McComb K.,* 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags // Anim. Behav. V. 65. № 3. P. 519-530.

*Riede T., Fitch T.,* 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog *(Canis familiaris)* // J. Exp. Biol. V. 202. P. 2859-2867.

*Riede T., Stolle-Malorny A.,* 1999. The vocal change of a kitten with craniocerebellar trauma - a case study // Bioacoustics. V. 10. P. 131-141.

*Riede T., Zuberbuhler K.,* 2003. Pulse register phonation in Diana monkey alarm calls // J. Acoust. Soc. Amer. V. 113. № 5. P. 2919-2926.

*Riede T., Wilden I., Tembrock G.,* 1997. Subharmonics, biphonations, and frequency jumps - common components of mammalian vocalization or indicators for disorders // Z. Saugetierkunde. V. 62. Suppl. 2. P. 198-203.

*Riede T., Boehme G., Frey R., Fitch T., East M.L., Hofer H., Herzel H.,* 2000a. Canids and hyaenas possess morphological structures that could be responsible for nonlinear phenomena during vocalization // Advances in Ethology. V. 45. P. 63.

*Riede T., Herzel H., Mehwald D., Seidner W., Trumler E., Tembrock G., Boehme G.,* 2000b. Nonlinear phenomena in the natural howling of a dog-wolf mix // J. Acoust. Soc. Amer. V. 108. P. 1435-1442.

*Riede T., Herzel H., Hammerschmidt K., Brunnberg L., Tembrock G.,* 2001. The harmonic-to-noise ratio applied to dog barks // J. Acoust. Soc. Amer. V. 110. № 4. P. 2191-2197.

*Robb M.P., Saxman S.H.,* 1988. Acoustic observations in young children's non-cry vocalizations // J. Acoust. Soc. Amer. V. 83. P. 1876-1882.

*Schon Ybarra M.,* 1995. A comparative approach to the non-human primate vocal tract: implications for sound production / Eds Zimmermann E., Newman J.D., Jurgens U. Current topics in primate vocal communication. N.Y.: Plenum Press. P. 185-198.

*Solomon N.P., Luschei E., Kang L.,* 1995. Fundamental frequency and tracheal pressure during three types of vocalizations elicited from anaesthetized dogs // J. Voice. V. 9. P. 403-412.

*Steinecke I., Herzel H.,* 1995. Bifurcations in an asymmetric vocal fold model // J. Acoust. Soc. Amer. V. 97. P. 1874-1884.

*Suthers R.A., Fattu J.M.,* 1982. Selective laryngeal neurotomy and the control of phonation by the echolocating bat, *Eptesicus*// J. Comp. Physiol. A. V. 145. № 4. P. 529-537.

*Tigges M., Mergell P., Herzel H., Wittenberg T., Eysholdt U.,* 1997. Observation and modelling of glottal biphonation // Acoustica. V. 83. P. 707-714.

*Titze I.R.,* 1994. Principles of voice production. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 354 p.

*Tooze Z.J., Harrington F.H., Fentress J.C.,* 1990. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus* // Anim. Behav. V. 40. P. 723-730.

*Volodin I.A., Volodina E.V.,* 2002. Biphonation as a prominent feature of the dhole *Cuon alpinus* sounds // Bioacoustics. V. 13. № 2. P. 105-120.

*Wilden I.,* 1997. Phonetische Variabilitat in der Lautgebung Afrikanischer Wildhunde *(Lycaon pictus)* und deren fruhe Ontogenese. Aachen: Shaker Verlag. 135 p.

*Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G.,* 1998. Subgarmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // Bioacoustics. V. 9. P. 171-196.

*Zimmermann E., Lerch C.,* 1993. The complex acoustic design of an advertisement call in male mouse lemurs *(Microcebus murinus,* Prosimii, Primates) and sources of its variation // Ethology. V. 93. P. 211-224.

# Structure, Occurrence and Functional Significance of Nonlinear Phenomena in Calls of Terrestrial Mammals

I. A. Volodin[1,2], E. V. Volodina[2], O. A. Filatova[1]

[1] *Department of zoology of vertebrates, Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow University 119992 Moscow, Leninskie Gory*

[2] *Moscow Zoo, 123242 Moscow, Bolshaya Gruzinskaya, 1*

*e-mail: volodinsvoc@mail.ru*

Subharmonics, deterministic chaos, biphonations, sidebands and frequency jumps, known under joining name nonlinear phenomena, represent acoustical appearances that occur in calls of various mammals, from insectivorous to humans. Although the physical basis for appearances of the nonlinear phenomena is known in principle, such aspects as occurrence and functional significance of nonlinear phenomena are poorly understood. We described here the peculiarities of these appearances based on domestic dogs' whines demonstrating all kinds of the nonlinear phenomena. The nonlinear phenomena result directly from the work of mammalian vocal apparatus - lunges, vocal folds, and vocal tract, which are responsible for its inherent functional characteristics. The mammalian vocal folds represent a system of two coupled oscillators functioning in different vibratory regimes depending on degree of synchronization in their vibrations and occurrence of coupling between the vocal folds. This functioning does not need in direct neural control for turning on the complex regimes of vocal folds' vibration and switching from one regime to another. Besides, many mammals possess anatomical structures, such as vocal membranes, pads on vocal folds, or laryngeal air sacs, that are to participate in sound production as additional oscillators extend the range of possibilities for arising of nonlinear phenomena in vocalization. On the basis of published and own data, we provide and overview of the occurrence of nonlinear phenomena in sounds of humans, nonhuman primates, canids, and rodents, and discuss the supposed functional significance of these acoustical appearances in mammalian vocal communication systems. From one side, nonlinear phenomena may be related to various physiological disorders in humans and animals. In such cases, their appearance in calls may be nonadaptive, because they permit conspecifics' to avoid owners of such "ill" voices, and points easy prey to predators. From another side, in some cases the nonlinear phenomena may arise especially for performing of some signal functions in species communication system: to enhance reliability of individual recognition, to transmit information about size of a caller over the large distance, to permit individuals of not great size mimicry acoustically under larger animal, to introduce variety into monotonous vocal sequences in order to force other group members to pay attention to a caller, and to facilitate distance estimation to a caller and direction of its movement.