

УДК 591.582 + 599.74

## НЕЛИНЕЙНЫЕ ФЕНОМЕНЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ВЫСОКУЮ СТРУКТУРНУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКУЛЕНИЙ ДОМАШНЕЙ СОБАКИ *CANIS FAMILIARIS* (CARNIVORA, CANIDAE)

И.А. Володин, Е.В. Володина, О.А. Филатова

Вокальные нелинейные феномены (бифонации, субгармоники, детерминированный хаос, сайдебанды и частотные скачки), возникающие в результате небольших вариаций в работе звукопроизводящего аппарата, обнаружены у большого числа видов млекопитающих (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005). У псовых нелинейные феномены обнаружены в криках многих видов: скулении и вое волка *Canis lupus* (Никольский, Фроммольт, 1989; Schassburger, 1987; Tooze et al., 1990), шепете гиеновой собаки *Lycaon pictus* (Wilden, 1997; Wilden et al., 1998), писках-вяканье красного волка *Cuon alpinus* (Володин и др., 2001; Volodin, Volodina, 2002), вое шакала *Canis aureus* (А.Д. Поярков, личное сообщение), лае и вое домашних собак и волко-собачьих гибридов (Riede, Herzog et al., 2000, 2001). Особый интерес представляет способность псовых одновременно издавать высокочастотный писк и голосовые звуки, что приводит к появлению криков с двумя основными частотами в спектре, которые традиционно обозначают ГО и g0 (Никольский, Фроммольт, 1989; Володин и др., 2005; Wilden et al., 1998; Volodin, Volodina, 2002). Однако большинство исследований ограничивалось описанием вокальных нелинейных феноменов и выдвижением гипотез об их возможном функциональном значении, без детального анализа их встречаемости на индивидуальном уровне (Володин и др., 2005; Fitch et al., 2002).

У псовых наиболее подробно изучено вокальное поведение волка и домашней собаки. Это связано с тем, что исследователей в первую очередь интересуют вопросы сравнения вокальных репертуаров одомашнированной формы и ее дикого предка и гипертрофированного использования лая домашними собаками по сравнению с другими псовыми (Чулкина и др., 2006; Cohen, Fox, 1976; Feddersen-Petersen, 2000; Yin, 2002; Yin, McCowan, 2004). Однако другие вокализации домашних собак, кроме лая, изучены гораздо менее. Вместе с тем анатомия ларинкса и вокального тракта домашних собак хорошо исследована и этот вид является одним из модельных объектов физиологических экспериментов по изучению механизмов звукопродукции и появлению нелинейных феноменов в звуках млекопитающих (Solomon et al., 1995; Berry et al., 1996; Riede, Fitch, 1999; Fitch, 2000; Riede, Boehme et al., 2000). Структурная изменчивость

звуков домашних собак настолько высока, что позволяет проиллюстрировать все вокальные нелинейные феномены, существующие у млекопитающих (Володин и др., 2005). Однако анализ распространенности нелинейных феноменов в звуках домашних собак практически не проводился. Наши предварительные данные, полученные на ограниченной выборке, показали высокую индивидуальную изменчивость в использовании домашними собаками скулении той или иной структуры (Володин и др., 2003). Целью данного исследования является количественный анализ встречаемости и индивидуальных особенностей использования различных нелинейных вокальных феноменов в скулениях домашних собак.

Объектами исследования послужили 9 собак разных пород в возрасте от 3 месяцев до 7 лет (табл. 1). Животных для исследования отбирали, основываясь на утверждении хозяев, что у их собак можно легко вызвать скуления. Звуки каждой из собак были записаны с марта 2000 г. по январь 2004 г. в течение 1–2 сессий, разделенных интервалом не более года. Записи криков проводили в привычной для собак обстановке, обычно в квартирах, в присутствии их хозяев, которые и моделировали ситуацию, провоцирующую животных на крики. Ситуации при записи были довольно разнообразны: выпрашивание еды, ожидание прогулки, просьба открыть дверь и т.д. Однако всех их объединяло то, что собака находилась в состоянии фрустрации — невозможности выполнить желаемое действие, и адресовала свои крики хозяину, который помог бы ей справиться с проблемой.

Таблица 1

Животные и число звуков, включенных в исследование

Кличка	Порода	Пол	Возраст	Масса, кг	Число звуков
Ласка	такса кроличья	самка	5 лет	4 кг	300
Хильда	такса	самка	7 лет	7 кг	300
Хлоя	такса	самка	2 года	7 кг	300
Рид	колли	самец	5 лет	20 кг	243
Крис	такса кроличья	самец	3 года	4 кг	300
Пек	пекинес	самец	3 мес.	1,5 кг	300
Хрум	метис пуделя	самец	4 мес.	6 кг	300
Грач	ризеншнауцер	самец	7 лет	50 кг	300
Дарьял	кавказская овчарка	самец	2 года	70 кг	300

Для записи использовали профессиональный кассетный магнитофон SONY-WM-D6C с динамическим микрофоном Tesla-AMD-411N. В некоторых случаях сопутствующее поведение собак записывали на видеокамеру SONY TRV-65E. Записи криков были оцифрованы с частотой дискретизации 22,05 кГц. Для

8 собак было отобрано по 300 первых по порядку хорошо записанных скулений, для девятой — только 243, таким образом, всего в анализ было включено 2643 скуления от 9 собак (табл. 1).

Структура звуков была визуально проанализирована со спектрограмм с помощью программы Avisoft-SASLab Pro v. 4.3 (© R. Specht). Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга; длину быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрытие по частотной оси (frame) 50%; перекрытие по временной оси (overlap) 87,5%. В каждом крике отмечали наличие или отсутствие низкой и/или высокой основных частот, а также присутствие различных нелинейных феноменов (в том случае, если они наблюдались на протяжении не менее 10% от всей длительности звука и длительность этого отрезка составляла не менее 30 мс). Все процентные соотношения сравнивали с помощью  $2 \times 2$  критерия  $\chi^2$ . Статистическую обработку данных проводили в пакете STATISTICA, v. 6.0 (StatSoft, Inc).

В скулениях домашних собак были обнаружены две основные частоты — низкая ( $f_0$ ) и высокая ( $g_0$ ), каждая со своим набором гармоник. В зависимости от наличия или отсутствия этих двух основных частот все скуления могли быть разделены на три типа: на те, в которых присутствовала только низкая основная частота ( $f$ -скуления), только высокая ( $g$ -скуления) или в которых обе основные частоты встречались вместе в составе одного звука ( $f&g$ -скуления) (рис. 1).

Нелинейные феномены в скулениях домашних собак могли возникать просто за счет появления двух основных частот в одном звуке и образования  $f&g$ -скулений (бифонаций или частотных скачков между основными частотами). Другие формы нелинейных феноменов (такие, как субгармоники, детерминированный хаос, сайдебанды и частотные скачки в пределах одной основной частоты) могли возникать отдельно по высокой или отдельно по низкой основным частотам, причем в этом случае они могли встречаться как в  $f$ - и  $g$ -скулениях, так и в  $f&g$ -скулениях. Это могло приводить к сочетанию разных форм нелинейных феноменов в пределах одного звука и в результате давало очень большое разнообразие структурных форм скулений. Здесь мы не даем подробного описания структурных особенностей различных нелинейных феноменов в скулениях домашних собак, поскольку оно приведено в предшествующей работе (Володин и др., 2005).

На рис. 1 показаны некоторые структурные формы скулений домашних собак.  $F$ -скуления либо не несли никаких нелинейных феноменов и тогда представляли собой чисто тональные звуки (рис. 1, *a*), либо содержали субгармоники, детерминированный хаос или частотные скачки в пределах низкой основной частоты (рис. 1, *б—e*).  $G$ -скуления — высокочастотные писк — обычно не содержали нелинейных феноменов (рис. 1, *ж—з*), за исключением сайдебандов, которые были хорошо заметны в некоторых звуках (рис. 1, *и*). Последовательная продукция двух основных частот в

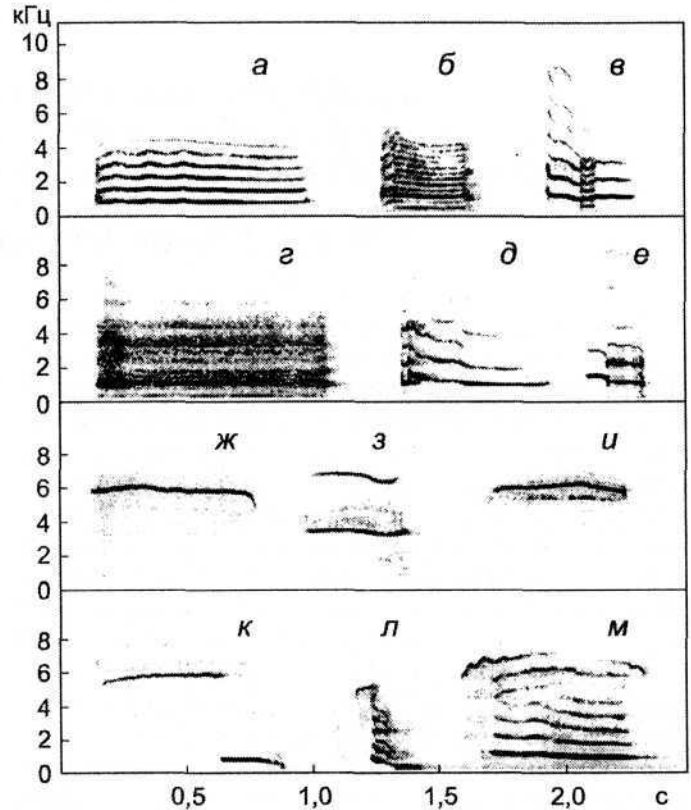


Рис. 1. Структурная изменчивость скулений домашних собак: *a—e* —  $f$ -скуления, содержащие только низкую основную частоту; *ж—и* —  $g$ -скуления, содержащие только высокую основную частоту; *к—м* —  $f&g$ -скуления с двумя основными частотами в составе одного крика; *a* —  $f$ -скуление без нелинейных феноменов (Крис); *б* —  $f$ -скуление, содержащее субгармоники (Ласка); *в* —  $f$ -скуление, содержащее субгармоники (Пек); *г* —  $f$ -скуление, содержащее детерминированный хаос (Ласка); *д* —  $f$ -скуление с частотным скачком в пределах низкой основной частоты (Ласка); *е* —  $f$ -скуление с частотным скачком в пределах низкой основной частоты (Пек); *ж* —  $g$ -скуление без нелинейных феноменов (Хильда); *з* —  $g$ -скуление без нелинейных феноменов (Дарьял); *и* —  $g$ -скуление, содержащее сайдебанды (Хильда); *к* —  $f&g$ -скуление, частотный скачок с высокой на низкую основную частоту (Хильда); *л* —  $f&g$ -скуление, частотный скачок с высокой на низкую основную частоту (Хлоя); *м* —  $f&g$ -скуление, бифонация, в спектре видны дополнительные частотные полосы — результат нелинейного взаимодействия низкой и высокой основных частот (Хильда)

$f&g$ -скулениях приводила к появлению частотных скачков с одной основной частоты на другую (рис. 1, *к—л*), а одновременная — бифонаций (рис. 1, *м*).

Низкая основная частота скулений ( $f_0$ ) всех собак варьировала от 0,4 до 1,4 кГц, а высокая основная частота ( $g_0$ ) — от 3,1 до 11 кГц. Таким образом, диапазоны низкой и высокой основных частот скулений собак, сильно различающихся по массе, не перекрывались, т.е. низкая основная частота скуления собаки массой 1,5 кг (Пек) была все равно ниже, чем высокая основная частота скуления собаки массой 70 кг (Дарьял).

Из общей выборки в 2643 скуления для девяти собак  $f$ -скуления составляли 42,6% (1125 скулений),  $g$ -скуления — 32,9 (869 скулений), а  $f&g$ -ску-

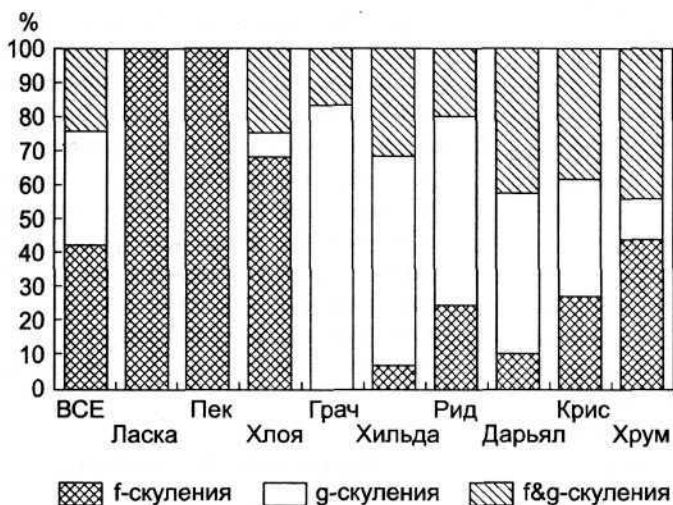


Рис. 2. Встречаемость скулений только с низкой (f-скуления), только с высокой (g-скуления) и с двумя основными частотами (f&g-скуления) суммарно у всех и отдельно у каждой из девяти домашних собак, включенных в исследование

ления — 24,5% (649 скулений), из которых бифонических звуков было 451 (17,0%), а звуков с частотным скачком с одной основной частоты на другую — 198 (7,5%) (рис. 2). При анализе встречаемости разных типов скулений отдельно для каждой собаки оказалось, что две из них (Ласка и Пек) издавали почти исключительно f-скуления, а еще у одной (Хлоя) такие скуления составляли 68% всех звуков. Три собаки (Грач, Хильда и Рид) производили в основном g-скуления (более 50% всех звуков). У последних трех собак (Дарьял, Крис и Хрум) f&g-скуления составляли более 39% (рис. 2). Таким образом, использование в скулениях низкой или высокой основных частот или их обеих вместе сильно различалось между особями.

Мы рассчитали процент встречаемости нелинейных феноменов для всех трех типов скулений суммарно (f-, g- и f&g-скуления). В этом случае мы учитывали все формы нелинейных феноменов,

т.е. как сочетания двух частот в крике, так и нелинейности по низкой и высокой основным частотам. Для общей выборки в 2643 крика процент скулений, несущих какие-либо нелинейные феномены, у разных собак варьировал от 17 до 53,3, составляя в среднем 37,5 (табл. 2).

Для сравнения встречаемости нелинейных феноменов по разным основным частотам мы оценили ее отдельно по низкой и высокой основной частоте скулений. Для этого мы проанализировали отдельно две выборки — скулений с низкой основной частотой (f- и f&g-скулений) и скулений с высокой основной частотой (g- и f&g-скуления). В этом случае мы исключили сочетание двух основных частот в крике из числа учитываемых нелинейных феноменов. Таким образом, для скулений с низкой основной частотой мы учитывали в качестве нелинейных феноменов только субгармоники, детерминированный хаос и частотные скачки в пределах низкой основной частоты (табл. 3). Низкая основная частота присутствовала в 1774 криках, из них 1441 (81,2%) скуление не несло нелинейных феноменов. В 173 скулениях (9,8%) присутствовали субгармоники, в 177 (10%) — детерминированный хаос, и в 81 (4,6%) — частотный скачок, причем в 91 скулений одновременно присутствовали два, а в 3 скулениях — все три нелинейных феномена. Аналогично для скулений с высокой основной частотой (g-скуления и f&g-скуления) мы учитывали как нелинейный феномен только сайдебанды, которые были обнаружены только в 42 (2,8%) скулениях из 1518 (табл. 4). Таким образом, по низкой основной частоте скулений нелинейные феномены встречались достоверно чаще (18,8%), чем по высокой (2,8%) ( $\chi^2 = 206,0, df=1, p < 0,001$ ).

Также было обнаружено, что в скулениях с двумя основными частотами (f&g-скуления) встречаемость нелинейных феноменов по каждой из частот была достоверно ниже, чем в скулениях, которые содержали только низкую (f-скуления) или

Таблица 2

Встречаемость нелинейных феноменов у девяти домашних собак для всех трех типов скулений (f-, g- и f&g-скуления)

Собака	f-скуления		g-скуления		f&g-скуления		Все скуления	
	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами
Ласка	298	158 (53,0%)	0	0	2	2 (100%)	300	160 (53,3%)
Хильда	19	0	187	36 (19,3%)	94	94 (100%)	300	130 (43,3%)
Хлоя	204	66 (32,4%)	22	0	74	74 (100%)	300	140 (46,7%)
Рид	60	0	134	0	49	49 (100%)	243	49 (20,2%)
Крис	81	1 (1,2%)	102	1 (1,0%)	117	117 (100%)	300	119 (39,7%)
Пек	300	59 (19,7%)	0	0	0	0	300	59 (19,7%)
Хрум	132	4 (3,0%)	34	0	134	134 (100%)	300	138 (46,0%)
Грач	1	0	249	1 (0,4%)	50	50 (100%)	300	51 (17,0%)
Дарьял	30	16 (53,3%)	141	0	129	129 (100%)	300	145 (48,3%)
Все собаки	1125	304 (27,0%)	869	38 (4,4%)	649	649 (100%)	2643	991 (37,5%)

Таблица 3

**Встречаемость нелинейных феноменов у девяти домашних собак для скулений с низкой основной частотой (f- и f&g-скулений)**

Собака	f-скуления		f&g-скуления		Все скуления	
	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами
Ласка	298	158 (53,0%)	2	0	300	158 (52,7%)
Хильда	19	0	94	3 (3,2%)	113	3 (2,7%)
Хлоя	204	66 (32,4%)	74	17 (23,3%)	278	83 (29,9%)
Рид	60	0	49	1 (2,0%)	109	1 (0,9%)
Крис	81	1 (1,2%)	117	3 (2,6%)	198	4 (2,0%)
Пек	300	59 (19,7%)	0	0	300	59 (19,7%)
Хрум	132	4 (3,0%)	134	0	266	4 (1,5%)
Грач	1	0	50	0	51	0
Дарьял	30	16 (53,3%)	129	5 (3,9%)	159	21 (13,2%)
Все собаки	1125	304 (27,0%)	649	29 (4,5%)	1774	333 (18,8%)

только высокую (g-скуления) основную частоту. Так, нелинейные феномены по низкой основной частоте присутствовали в 304 (27,0%) из 1125 f-скулений и только в 29 (4,5%) из 649 f&g-скулений (различия достоверны,  $\chi^2 = 135,8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ) (табл. 3). Аналогично нелинейные феномены по высокой основной частоте присутствовали в 38 (4,4%) из 869 g-скулений по сравнению с 4 (0,6%) из 649 f&g-скулений (различия достоверны,  $\chi^2 = 18,1$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ) (табл. 4).

Таблица 4

**Встречаемость нелинейных феноменов у девяти домашних собак для скулений с высокой основной частотой (g- и f&g-скуления)**

Собака	g-скуления		f&g-скуления		Все скуления	
	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами	всего	с нелинейными феноменами
Ласка	0	0	2	0	2	0
Хильда	187	36 (19,3%)	94	1 (1,1%)	281	37 (13,2%)
Хлоя	22	0	74	0	96	0
Рид	134	0	49	0	183	0
Крис	102	1 (1,0%)	117	1 (0,9%)	219	2 (0,9%)
Пек	0	0	0	0	0	0
Хрум	34	0	134	0	168	0
Грач	249	1 (0,4%)	50	0	299	1 (0,3%)
Дарьял	141	0	129	2 (1,6%)	270	2 (0,7%)
Все собаки	869	38 (4,4%)	649	4 (0,6%)	1518	42 (2,8%)

Как и для всех скулений в целом (табл. 2), во встречаемости нелинейных феноменов отдельно по каждой из двух основных частот также наблюдались большие индивидуальные различия. Так, наиболее часто крики с нелинейными феноменами по низкой основной частоте встречались у четырех собак (табл. 3). Три из них (Ласка, Хлоя и Пек) издавали преимущественно f-скуления (рис. 2), од-

нако у четвертой (Дарьял) преобладали g- и f&g-скуления (рис. 2). Подавляющее число скулений с нелинейными феноменами по высокой основной частоте принадлежало одной-единственной собаке (Хильда), тогда как у двух других собак (Грач и Рид), которые тоже производили в основном g-скуления (рис. 2), нелинейные феномены по высокой основной частоте практически не встречались (табл. 4).

### Обсуждение результатов

Наши данные показали высокую межиндивидуальную изменчивость во встречаемости нелинейных феноменов в скулениях домашних собак, издаваемых ими в состоянии фрустрации. С другой стороны, мы обнаружили определенные закономерности в появлении нелинейных феноменов в скулениях: они встречались достоверно чаще в пределах низкой основной частоты по сравнению с высокой, и достоверно реже в криках с обеими основными частотами, чем в криках только с одной из них. Ниже мы обсуждаем механизмы продукции низкой и высокой основных частот в скулениях домашних собак, встречаемость нелинейных феноменов в криках других видов млекопитающих, а также предполагаемое функциональное значение высокой структурной изменчивости скулений у домашних собак.

Низкая основная частота скулений производится голосовыми связками, что было подтверждено в экспериментальных исследованиях по связи звукопродукции с активностью ларингеальных мышц и подвязочным давлением, проведенных на анестезированных домашних собаках (Solomon et al., 1995; Berry et al., 1996). Также было показано, что небольшая асимметрия в натяжении правой и левой голосовых связок в сочетании с изменениями подвязочного давления ответственны за все разнообразие нелинейных феноменов (субгармоники, хаос, частотные скачки в пределах низкой основной частоты), которое может встречаться в скулениях домашних собак (Berry et al., 1996). Помимо этого у некоторых особей домашних собак и волко-собачьих гибридов были обнаружены небольшие выросты на голосовых связках — вокальные мембраны, причем именно у этих особей нелинейные феномены встречались в большем числе криков и были более продолжительными, чем у тех, у которых вокальные мембраны отсутствовали (Riede, Boehme et al., 2000; Riede, Herzog et al., 2000).

Те предположения, которые существуют относительно механизма продукции высокой основ-

ной частоты скулений домашних собак, пока еще не получили экспериментальной поддержки. Так, Н.П.Соломон с соавторами (Solomon et al., 1995) считают невероятным издавание голосовыми связками основной частоты свыше 3 кГц, которая появлялась в экспериментально вызванных скулениях анестезированных собак. Они предположили, что эти звуки издаются в результате завихрений воздушного потока (турбулентности) при прохождении тонких сужений вокального тракта. Скоростная видеосъемка в рентгеновских лучах вокализирующих домашних собак показала, что высокочастотные скуления производились через нос, в то время как низкочастотный лай — через рот (Fitch, 2000). Мы также наблюдали, что при издавании высокочастотных скулений домашние собаки кричали с закрытым ртом, а появление низкой основной частоты (и превращение высокочастотного скуления в бифоническое) сопровождалось открытием рта (наши неопубликованные данные). Это косвенно подтверждает, что голосовые связки не участвуют в продукции высокой основной частоты скулений.

Таким образом, существуют убедительные экспериментальные свидетельства, что низкая основная частота скулений домашних собак производится голосовыми связками, и ряд наблюдений, позволяющих предположить, что высокая основная частота скулений производится независимым от голосовых связок источником в результате турбулентности воздушного потока в носовом тракте или на границе носовой и ротовой полостей. Косвенное подтверждение в поддержку таких механизмов звукопродукции низкой и высокой основных частот предоставляют также наши данные, что низкая основная частота в 6 раз чаще несет нелинейности, чем высокая, поскольку парные голосовые связки предоставляют гораздо больше возможностей для появления нелинейных феноменов, чем продуваемый через сужения поток воздуха.

В ряде исследований нелинейных феноменов в вокализациях млекопитающих также была показана очень высокая индивидуальная изменчивость как в частоте встречаемости, так и в предпочтениях использования разных форм нелинейных феноменов. Так, у девяти детенышей японских макаков (*Macaca fuscata*) субгармоники, сайдебанды и частотные скачки встречались в 3,5—42% криков при потере контакта с матерью, причем соотношение этих трех феноменов в криках каждого из детенышей носило индивидуальный характер (Riede et al., 1997). У четырех из пяти волко-собачьих гибридов субгармоники, детерминированный хаос и бифонации присутствовали в

3—32% вокализаций при стайном вое, а у пятого отсутствовали (Riede, Herzog et al., 2000). В контактных криках 14 красных волков доля криков с бифонациями и частотными скачками с высокой на низкую основную частоту варьировала от 21 до 95% и не зависела от пола и возраста животных (Volodin, Volodina, 2002). Эти результаты хорошо согласуются с нашими данными по домашним собакам, также показавшим очень высокую индивидуальную изменчивость в использовании скулений разной структуры (рис. 2, табл. 2, 3, 4). Таким образом, нелинейные вокальные феномены создают потенциальную основу для бесконечного разнообразия вокализаций как у одного животного, так и между особями. Причем для достижения такой высокой изменчивости структуры криков достаточно совсем незначительно варьировать степень натяжения правой и левой голосовых связок, величину подсвязочного давления и другие настройки вокального аппарата (Wilden et al., 1998; Mergell et al., 1999).

Высокая структурная изменчивость скулений может использоваться домашними собаками для привлечения внимания хозяев в ситуации, когда собака сама не может справиться с возникшей проблемой. Именно такие ситуации были смоделированы при записи скулений для этого исследования. Поскольку крики однотипной структуры при постоянном издавании вызывают быстрое угасание реакции (Hauser, 1993; Hare, 1998; Fitch, Kelly, 2000), нелинейные феномены могут выступать как механизм, поддерживающий высокую непредсказуемую изменчивость структуры криков, с тем чтобы обеспечивать постоянное привлечение внимания к кричащему (Fitch et al., 2002; Володин и др., 2005). Такая функция вокальной изменчивости обсуждалась для взаимодействий между родителями и детенышами у зеленых мартышек (*Cercopithecus aethiops*) (Hauser, 1993; Fitch et al., 2002) и между взрослыми и птенцами у стерха (*Grus leucogeranus*) (Касирова и др., 2005). Интересно, что в силу своих индивидуальных предпочтений домашние собаки могут использовать разные способы для повышения разнообразия вокальных последовательностей: они производят крики либо с двумя основными частотами (бифонации и частотные скачки), либо с одной, но с большим количеством нелинейных феноменов на этой основной частоте.

Авторы искренне признательны А. Блехман, О. Лифановой, Е. Олехнович и М. Рутовской за помощь во время записи скулений собак.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-48400).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В. Вокальный репертуар красного волка, *Canis alpinus* (Carnivora, Canidae) в неволе // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 10. С. 1252–1267.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. Выпращивание на разные голоса: что можно услышать в скученных домашних собаках // Животные в городе: Мат-лы Второй науч.-практ. конф. М., 2003. С. 225–227.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66, № 4. С. 346–362.
- Касирова Т.А., Володин И.А., Володина Е.В. и др. Структура и встречаемость бифонических криков у птенцов стерха // Орнитология. 2005. Т. 32. С. 97–104.
- Никольский А.А., Фроммольт К.-Х. Звуковая активность волка. М., 1989. 128 с.
- Чулкина М.М., Володин И.А., Володина Е.В. Индивидуальная, половая и межпородная изменчивость лая домашней собаки, *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 4. С. 544–555.
- Berry D.A., Herzog H., Titze I.R., Story B. Bifurcations in excised larynx experiments // J. Voice. 1996. Vol. 10. P. 129–138.
- Cohen J.A., Fox M.W. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication // Behav. Processes. 1976. Vol. 1. P. 77–92.
- Fedderson-Petersen D. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus* L.) and various dog breeds (*Canis lupus* f. fam.) // Archiv für Tierzucht. 2000. Vol. 43, N 4. P. 387–397.
- Fitch W.T. The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: comparative cineradiographic observations of vocalizing animals // Phonetica. 2000. Vol. 57. P. 205–218.
- Fitch W.T., Kelly J.P. Perception of vocal tract resonances by whooping cranes *Grus Americana* // Ethology. 2000. Vol. 106. P. 559–574.
- Fitch W. T., Neubauer J., Herzog H. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production // Anim. Behav. 2002. Vol. 63, N 3. P. 407–418.
- Hare J.F. Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers // Ibid. 1998. Vol. 55. P. 451–460.
- Hauser M.D. Do vervet monkey infants cry wolf? // Ibid. 1993. Vol. 45. P. 1242–1244.
- Mergell P., Fitch W.T., Herzog H. Modeling the role of non-human vocal membranes in phonation // J. Acoust. Soc. Amer. 1999. Vol. 105. P. 2020–2028.
- Riede T., Boehme G., Frey R., Fitch W.T., East M.L., Hofer H., Herzog H. Canids and hyaenas possess morphological structures that could be responsible for nonlinear phenomena during vocalization // Advances in Ethology. 2000. Vol. 45. P. 63.
- Riede T., Fitch W.T. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*) // J. Exp. Biol. 1999. Vol. 202. P. 2859–2867.
- Riede T., Herzog H., Hammerschmidt K., Brunnberg L., Tembrock G. The harmonic-to-noise ratio applied to dog barks // J. Acoust. Soc. Amer. 2001. Vol. 110, N 4. P. 2191–2197.
- Riede T., Herzog H., Mehwald D., Seidner W., Trumler E., Tembrock G., Boehme G. Nonlinear phenomena in the natural howling of a dog-wolf mix // Ibid. 2000. Vol. 108. P. 1435–1442.
- Riede T., Wilden I., Tembrock G. Subharmonics, biphonations, and frequency jumps — common components of mammalian vocalization or indicators for disorders // Z. Säugetierkunde. 1997. Vol. 62. Suppl. 2. P. 198–203.
- Schassburger R.M. Wolf vocalization: an integrated model of structure, motivation and ontogeny // Man and wolf / Ed. H. Frank. Dordrecht, 1987. P. 313–346.
- Solomon N.P., Luschei E., Kang L. Fundamental frequency and tracheal pressure during three types of vocalizations elicited from anaesthetized dogs // J. Voice. 1995. Vol. 9. P. 403–412.
- Tooze Z.J., Harrington F.H., Fentress J.C. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus* // Anim. Behav. 1990. Vol. 40. P. 723–730.
- Wilden I. Phonetische Variabilität in der Lautgebund Afrikanischer Wildhunde (*Lycaon pictus*) und deren frühe Ontogenese. Aachen, 1997. 135 s.
- Wilden I., Herzog H., Peters G., Tembrock G. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // Bioacoustics. 1998. Vol. 9. P. 171–196.
- Volodin I.A., Volodina E.V. Biphonation as a prominent feature of the dhole *Canis alpinus* sounds // Bioacoustics. 2002. Vol. 13, N 2. P. 105–120.
- Yin S. A new perspective on barking in dogs (*Canis familiaris*) // J. Comp. Psychol. 2002. Vol. 116, N 2. P. 189–193.
- Yin S., McCowan B. Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification // Anim. Behav. 2004. Vol. 68. P. 343–355.

Московский зоопарк  
Биологический ф-т МГУ,  
119992, Москва, Ленинские горы  
e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Поступила в редакцию  
09.10.06

THE NONLINEAR PHENOMENA PROMOTE HIGH STRUCTURAL  
VARIABILITY OF WHINES IN THE DOMESTIC DOG

*CANIS FAMILIARIS* (CARNIVORA, CANIDAE)

I.A. Volodin, E.V. Volodina, O.A. Filatova

Summary

We analyzed quantitatively the occurrence of nonlinear vocal phenomena in whines of 9 domestic dogs of different breeds. The call recordings were made with participation of the dogs'

owners, designing a frustration-evoking situation in their dogs. The dogs produced whines in response to impossibility to realize a desired action. The whines could consist two fundamental frequencies — the low ( $f_0$ ) and the high ( $g_0$ ), occurring both singly as separate vocalizations and together within a call. The low fundamental frequency, varying from 0,4 to 1,4 kHz among individuals, could be free of nonlinear phenomena or consisted deterministic chaos, subharmonics or frequency jumps within the low fundamental frequency. The high fundamental frequency, varying from 3,1 to 11 kHz among individuals, could also be free of nonlinear phenomena, or consisted sidebands. When both  $f_0$  and  $g_0$  occurred within a call simultaneously, it resulted in biphonation, and when they occurred one after another — in frequency jump from  $g_0$  to  $f_0$ ). We showed, that nonlinear phenomena did occur significantly more often within the  $f_0$  than within the  $g_0$ , and significantly more rarely in calls consisting both  $f_0$  and  $g_0$ , than in calls with any of these frequencies produced singly. The occurrence of different nonlinear phenomena showed high inter-individual variability. We discuss mechanisms for production of each of the components in the domestic dog. We have proposed, that nonlinear phenomena may function as a mechanism, supporting the high unpredictable variability of a call structure, that can be used by domestic dogs in order to attract attention of owners in a situation when a dog can't cope with a frustration-evoking problem.