

Руководство по научным исследованиям в зоопарках

Ред. С.В. Попов

Москва 2008г.

Методические рекомендации по изучению звукового поведения животных

© ГУК «Московский зоологический парк» 2008

Володин И.А., Володина Е.В. (2008) Руководство по исследованиям в зоопарках: Методические рекомендации по изучению звукового поведения животных. Московский зоопарк, Москва.

И.А. Володин, Е.В. Володина

Отдел научных исследований Московского зоопарка, МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

При повседневном общении с животными в зоопарке мы наблюдаем много форм поведения: движения, крики, различные социальные взаимодействия, сон и т. д. Практическая польза изучения поведения животных в неволе очевидна - это важнейший источник информации о намерениях, состоянии здоровья, физиологическом состоянии, способности к размножению и состоянии психики животного. До сих пор наиболее часто используемыми в практике содержания и разведения животных были подходы, основанные на анализе двигательного поведения (например, Попов, Вахрушева, 1993). Однако акустическое поведение животных с точки зрения получения сведений о животных не менее информативно, чем двигательное. Информация, полученная на основе двигательного поведения, и та, которую можно почерпнуть в результате анализа криков, может касаться как одних и тех же, так и разных аспектов состояния животных. Эти разные подходы к анализу поведения животных дополняют и обогащают друг друга. Примером комплексного применения различных подходов может служить программа Американской Ассоциации Зоологических Парков и Аквариумов по сохранению гепарда (Grisham, 1989; Grisham, Lindburg, 1989).

Однако изучение вокального поведения животных требует знания определенных технических приемов записи звуков животных и умения обращаться со специальной звукозаписывающей и звукоанализирующей аппаратурой. Вместе с тем, на сегодняшний день на русском языке не существует ни одного пособия по практическим приемам записи и анализа акустических сигналов животных. Из-за отсутствия такой информации область биоакустических исследований неоправданно представляется слишком узкоспециализированной и недоступной широкому кругу исследователей без профессиональной подготовки. Эта статья поможет исследователям, сотрудникам зоопарков, студентам и натуралистам, начинающим работать со звуками животных, разобраться в этой проблеме.

В настоящей статье мы не будем специально останавливаться на таких вопросах, как физическая структура звуковых колебаний и акустические свойства среды, устройство звукозаписывающей и звукоанализирующей аппаратуры, строение и функционирование голосового и слухового аппаратов и методы изучения эхолокации у животных. Все эти вопросы достаточно подробно освещены как в научной, так и популярной литературе (Биоакустика, 1975; Курское, 1978; Богословская, Солнцева, 1979; Сергеев, 1980; Згут, 1982; Мариковский, 1983; Никольский, 1984; Константинов, Мовчан, 1985; Морозов, 1987; и др.). Основная цель настоящих рекомендаций - описать методические подходы, применяемые на каждом этапе проведения биоакустического исследования в условиях

неволи, начиная от сбора материала и до классификации вокализаций. В краткой вводной части мы сопоставим вокальное поведение животных и человека.

Основные сведения о вокальном поведении животных

Сходство и различие вокального поведения человека и млекопитающих.

Вокальное поведение млекопитающих соответствует той части вокального поведения человека, которая называется невербальным, или неречевым, вокальным поведением. У человека невербальные вокализации включают, к примеру, смех, плач, стоны, вздохи и крики боли. У животных все вокализации - невербальные. За все вокализации млекопитающих и только за невербальные вокализации человека отвечают одни и те же группы подкорковых структур головного мозга. За речь человека отвечают речевые центры коры полушарий головного мозга (Jurgens, 1988; Ploog, 1992). У млекопитающих ничего подобного речевым центрам человека в коре полушарий головного мозга нет, стало быть, нет и звуков, соответствующих речевым звукам человека (Володина, Володин, 2001).

Чем определяется структура звуков животных и человека и их многообразие.

Структура звуков животных определяется строением их вокального аппарата. У всех наземных позвоночных животных вокальный аппарат состоит из легких, голосового источника и вокального тракта. Легкие обеспечивают поток воздуха. Голосовой источник (нижняя гортань или сиринокс у птиц и верхняя гортань или ларинкс у всех остальных позвоночных) преобразует энергию воздушного потока в звуковую. К примеру, в гортани млекопитающих воздух с усилием продувается через щель между натянутыми голосовыми связками (тоненькими мышцами), которые при этом начинают вибрировать. Созданный таким образом звук до своего выхода во внешнюю среду проходит через полости вокального тракта - глотку, ротовую и носовую полости (и трахею у птиц), которые могут значительно модифицировать его структуру. Этот механизм может усложняться вибрацией, обеспечиваемой мышцами, не участвующими в продукции звука. Иногда голосовые связки не вибрируют, и звук получается при прохождении воздушной струи через сужения вокального тракта (Фант, 1964; Володина, Володин, 2001).

Структура невербальных вокализаций человека определяется теми же процессами, что и структура криков животных. Однако при продукции людьми звуков речи значительно большую роль, чем у животных, играет артикуляция (движения рта), в которой участвуют язык, небо, зубы и губы (Fitch, 2000).

В каких ситуациях животные обычно кричат.

Крики млекопитающих сопровождают брачное поведение, поведение заботы о потомстве, агонистическое (агрессивное и защитное), а также комфортное поведение. Помимо этого, животное может кричать от боли и неудовлетворенного желания (состояние фрустрации). Все это - так называемые вокализации вторичной вокальной системы. Общим у этих вокализаций является то, что каждая из них связана с каким-либо из целой гаммы оттенков внутреннего состояния, испытываемого животным в момент крика. Они управляются из задних отделов лимбической системы головного мозга. Подавляющее большинство криков, издаваемых млекопитающими, относится к этой группе (Jurgens, Ploog, 1970, 1981; Володина, Володин, 2001).

Намного менее распространены в вокальных репертуарах млекопитающих вокализации, не связанные с испытываемым в момент крика внутренним состоянием. Это - так называемые вокализации первичной вокальной системы. Эти вокализации управляются из переднего отдела лимбической системы мозга. Только звуковые реакции, относящиеся к первичной вокальной системе, можно закрепить с помощью подкрепления в качестве ответа на условный стимул (Jurgens, 1988).

Так, собаку можно легко приучить лаять по команде за пищевое подкрепление, но невозможно приучить кошку мурлыкать по команде, если при этом она не испытывает комфортного состояния. Лай у собак имеет двойное представление - и в первичной, и

во вторичной вокальной системах, а мурлыканье кошек - только во вторичной. Лай, представленный в первичной вокальной системе, может быть закреплен в качестве вокального ответа на команду, и он не будет связан с испытываемым собакой в момент лая внутренним состоянием.

Как возникли вокализации животных, и какую информацию они передают.

Звуки животных возникли как побочный эффект дыхания в результате прохождения воздуха через дыхательный тракт и первоначально "не означали" ровным счетом ничего и не выполняли никакой определенной "функции". Они возникали просто потому, что животное дышало. Когда животное испытывало разные эмоции, его дыхание менялось различным образом, а вместе с дыханием менялись и издаваемые звуки.

Кричащее животное не стремится передать информацию о своем состоянии, но тот, кто слышит крик, способен ее расшифровать. Те животные, которые могли делать это лучше других и использовать в своих целях скрытую в криках информацию, получали эволюционное преимущество. Однако как только слушатели стали использовать крики, издающие их животные стали модифицировать свои крики таким образом, чтобы повлиять на слушающих в своих целях (к примеру, привлечь половых партнеров или отпугнуть возможных соперников) (Owings, Morton, 1998). Эта разница в интересах слушающих и кричащих является основой эволюции коммуникации животных.

Таким образом, в криках животных отражается их внутреннее состояние и по структуре вокализаций можно судить о его изменениях. Кроме того, в процессе эволюции некоторые вокализации приобрели узко специальную функцию для передачи определенных сообщений, например, сигнал предупреждения об опасности у грызунов (Никольский, 1984).

Сбор материала.

Оборудование для записи звуков.

Оборудование, необходимое для записи сигналов животных, включает в себя переносной магнитофон и микрофон. В последние годы в связи с прогрессом в области цифровой записи звука появились гораздо более удобные переносные цифровые рекордеры с записью на карты памяти, которые практически вытеснили из употребления классические ленточные и кассетные магнитофоны. В отличие от магнитофонов, цифровые рекордеры сразу преобразуют звуки в звуковые файлы и накапливают их на сменных носителях, что освобождает исследователя от необходимости оцифровывать собранный материал. Кроме того, цифровые рекордеры полностью лишены движущихся частей, что значительно повышает их надежность. Очевидно, что в ближайшие годы появятся новые образцы оборудования для записи, к примеру, компактные рекордеры с записью на встроенный жесткий диск. Ниже перечислены требования к аппаратуре, которые достаточны для решения широкого круга задач.

Основные требования к цифровому рекордеру - возможность ручной регулировки уровня записи, запись звуков в несжатом формате (файлы с расширением *.wav), компактность и экономичность. Все современные цифровые рекордеры обеспечивают качественную запись звуков в широком диапазоне частот, как минимум до 24 кГц. Рабочий диапазон частот цифрового рекордера соответствует половине максимального значения частоты дискретизации, т.е. при частоте дискретизации 48 кГц рекордер записывает звуки в диапазоне до 24 кГц, при частоте дискретизации 96 кГц - до 48 кГц и т.д. Однако удвоение частоты дискретизации приводит к удвоению объема звукового файла. Поэтому перед началом записи необходимо выбрать рабочий диапазон частот рекордера (частоту дискретизации) в соответствии с максимально возможными частотами звуков изучаемого вида животных.

Совершенно недопустимо использование при записи автоматической регулировки уровня (APУЗ), поскольку в этом случае рекордер самостоятельно подстраивается под самые громкие звуки (которые часто являются шумовыми или даже не принадлежащими

животному, к примеру, шум транспорта), сглаживает различия между отдельными частями звука, и выравнивает по интенсивности всю запись. Также, только запись звуков в несжатом формате позволяет в дальнейшем проводить анализ их структуры, поскольку программы для анализа звуков не работают с компрессированными звуковыми файлами (файлы с расширением *.шр3 и аналогичные). Очень удобна функция буфера записи (перекординга), встречающаяся на некоторых моделях, которая позволяет записать звуки, прозвучавшие за несколько секунд до включения записи. Желательно использовать рекордеры, имеющие профессиональные акустические разъемы для подключения микрофонов (XLR), поскольку они обеспечивают надежную фиксацию и низкий уровень шума. Немаловажной деталью является чисто механическая надежность переключателей на панели управления, способных выдерживать постоянную смену режимов работы, вес рекордера и количество потребляемой им энергии. В настоящее время для записи вне помещений можно использовать следующие модели рекордеров: Samson Zoom-H4; Marantz PMD-660; Marantz PMD-671; Tascam HD-P2; Fostex FR-2. При работе в помещении запись звуков можно осуществлять непосредственно на компьютер с быстродействующей звуковой картой, используя программы с возможностью записи звуков в реальном времени (Sound Forge, Avisoft Recorder).

Микрофоны по своему устройству подразделяются на динамические и конденсаторные. Первые более просты конструктивно, и потому дешевле и надежнее в работе; вторые имеют более высокие частотные характеристики. Верхняя граница номинального диапазона частот используемого микрофона (т.е. частотного диапазона, в пределах которого микрофон минимально искажает записываемые звуки) должна быть не ниже 15 - 20 кГц. Желательно применять высокочувствительные микрофоны, "улавливающие" даже относительно тихие звуки (чувствительность на частоте 1 кГц не менее 10 мВ/Па), хотя для записи с близкого расстояния возможно использование микрофонов с чувствительностью около 2 мВ/Па. Направленность микрофона также оказывает существенное влияние на качество записи, однако чем выше направленность микрофона, тем выше его цена. Ниже приведен список относительно недорогих микрофонов в порядке возрастания их чувствительности и направленности: Sennheiser-e845 (динамический); AKG-C1000S; Audiotechnica AT-835B; Sennheiser K6-ME-66 и Sennheiser K6-ME-67.

Проведение записи.

Во всех случаях перед началом работы необходимо подобрать режим записи, включающий выбор расстояния до животного, уровня записи и места расположения оператора. Сделанная пробная запись тут же прослушивается для контроля имеющихся помех, поскольку микрофон, в отличие от человеческого уха, не выделяет избирательно значимые звуки из акустического фона и одинаково хорошо записывает как полезные сигналы, так и шумы. При значительных различиях в интенсивности записываемых звуков режимы для тихих и громких сигналов подбираются отдельно.

Перед началом записи надиктовывается место, дата и время начала записи. Во время записи исследователь отслеживает поведение животного, и по необходимости комментирует его, стараясь говорить в промежутках между криками (удобно также использовать стереофоническую запись, где на один канал производится запись криков животного, а на другой - запись комментариев). Комментарий также должен включать сведения о всех переменах режима записи (уровня, расстояния до животного, его ориентации по отношению к микрофону, местоположения наблюдателя). В случае, когда кричат одновременно несколько животных или запись очень зашумлена, следует каждый значимый крик маркировать голосом (к примеру, при переключке двух животных, словами "первый, второй, первый, первый, второй..." и т.д.). Если комментарий по ходу записи невозможен, тогда его делают сразу после ее окончания.

Если необходимо качественно записать серии, состоящие из звуков, сильно различающихся по громкости, надо последовательно сделать две записи. Сначала

придется пожертвовать тихими звуками, записав громкие с низким уровнем записи, а затем - громкими, записав тихие с превышением уровня записи. В первом случае тихих звуков будет не слышно совсем, а во втором - тихие будут записаны нормально, а громкие - с искажениями.

Некоторое зашумление звуков при записи неизбежно, однако надо стремиться свести их к минимуму. Поскольку микрофон прекрасно записывает даже очень слабые механические колебания, для исключения помех надо избегать прикосновений микрофона к любым предметам (решеткам, веткам, траве). Пальцы, держащие микрофон, должны быть неподвижны. Микрофонный шнур не должен волочиться по земле и задевать за всякие предметы. Даже при записи сигналов в помещении необходимо пользоваться ветрозащитой (специальной поролоновой насадкой, которой комплектуется любой качественный микрофон). Запись в помещении дает сильное искажение структуры звуков (особенно их длительности) за счет возникновения эхо при отражении от стен помещения, поэтому проведение записей в открытых вольерах предпочтительнее. Однако в ветреную погоду без крайней нужды на открытом воздухе запись лучше не производить (искажения неизбежны), если же это необходимо, микрофон следует загораживать от порывов ветра хотя бы собственным телом.

Элементы питания надо хранить отдельно от магнитофона и конденсаторного микрофона и вставлять непосредственно перед работой. Это позволит избежать порчи аппаратуры при вытекании электролита из выработавших свой ресурс батареек. При проведении записи при минусовых температурах элементы питания могут разряжаться очень быстро; в таких случаях следует ограничивать время звукозаписи или пользоваться выносным блоком питания, который можно держать за пазухой. Если рекордер небольшого размера, его также можно спрятать под одежду, повесив на шею, так чтобы снаружи находился только выносной микрофон на шнуре.

Отправляясь записывать крики, всегда берите с собой запасной комплект свежих батарей или аккумуляторов и дополнительные карты памяти. Всегда существует вероятность, что в самый интересный момент произойдет сбой записи на карту, подведут батарейки, хорошо знакомое животное неожиданно начнет издавать совершенно новые звуки или просто произойдет что-то необычное.

Хранение записей.

Звуковые файлы с записями звуков животных переносят с карт памяти на компьютер. Файлы переименовывают и сортируют по директориям, соответствующим видам животных. Подробные данные о режиме и условиях записи со всеми примечаниями заносят в специальный дневник сбора материала (бумажный или электронный) в тот же день, когда она произведена. Полный паспорт записи включает следующие сведения: название звукового файла; дата и время записи; вид животного; пол; возраст; может быть, кличка; характер звуков и ситуация, в которой они издавались; уровень записи и расстояние до животного; место записи; погода; имя автора записи. Для лучшей сохранности звуковых файлов их копии желательно хранить также на других компьютерах или внешних носителях (внешних дисках, DVD и CD).

Приборная обработка записей вокализации.

Приборы для анализа вокализаций

В отличие от двигательного поведения, где различия между отдельными демонстрациями оцениваются "на глаз" и анализ структуры двигательных демонстраций очень трудоемок (Golani, 1976, 1992), методы структурного анализа звуков уже давно разработаны и широко применяются в биоакустических исследованиях (Owren, Linker, 1995; Owren, Vernacki, 1998). Применение количественных измерений параметров звуков существенно повышает разрешающую способность, объективность и точность исследований. До 1990-х годов для получения "портретов" звуков традиционно использовали осциллографы и аналоговые спектрографы. Широкое распространение

компьютеров и разработка программного обеспечения для спектрографического анализа звуков позволило значительно повысить эффективность работы. Звуковые колебания представляют собой волновой процесс, а любую временную функцию можно преобразовать в частотно-временной спектр с помощью преобразования Фурье (Owgen, Linker, 1995). Преобразование Фурье позволяет очень сильно упростить "картину" звукового поведения, и, что самое главное, позволяет измерить параметры каждого звука.

Компьютерные спектрографические программы предоставляют много вариантов режимов для обработки звуков, позволяют манипулировать звуком, представляя любые его характеристики в наиболее удобной для анализа форме. Они также позволяют отфильтровывать самые громкие частотные составляющие звука и убирать шумы, не совпадающие по частоте с анализируемым звуком. С помощью специальных курсоров можно с высокой точностью измерять частотно-временные и амплитудные параметры звука в любой его точке и автоматически переносить измерения в базы данных. Режим "реального времени" позволяет просматривать спектрограмму звука на экране дисплея одновременно с проигрыванием ее на магнитофоне.

Некоторые спектрографические программы, имеющие весь необходимый набор опций для анализа звуков, можно бесплатно скачать в Интернете: Avisoft-Light (www.avisoft.com); Praat (www.praat.org); Syrinx (www.syrinxpc.com). Профессиональные спектрографические программы, распространяемые за деньги, такие как Avisoft SASLAB Pro и Canary, наряду с обычными функциями имеют встроенные синтезаторы звуков, возможности полуавтоматического измерения параметров звуков, встроенные статистические модули и т.д.

Изображения звуков: осциллограмма, спектрограмма и энергетический спектр.

Звук может быть представлен в виде осциллограммы, спектрограммы и энергетического спектра, которые затем можно описывать и сравнивать друг с другом с использованием объективных параметров времени, частоты и амплитуды.

На рисунке 1 представлены одна над другой осциллограмма (вверху) и спектрограмма (внизу) трех криков шиншиллы (*Chinchilla laniger*) при беспокойстве, выполненные с помощью компьютерного сонографа. Осциллограмма представляет собой развертку изменений амплитуды колебаний звуковой волны во времени. Поскольку осциллограмма - это непосредственное графическое изображение волнового процесса, амплитудные колебания направлены в обе стороны от оси времени (оси абсцисс). Чем тише звук, тем ниже амплитуда звуковых колебаний и тем ближе она к нулевой отметке; чем громче звуковой сигнал, тем больше высота амплитудных пиков в обе стороны от нулевой оси. Осциллограмма позволяет очень точно измерять длительности звуковых посылок и интервалы между ними, а также оценивать относительную громкость разных участков звукового сигнала.

Спектрограмма представляет собой развертку частоты звукового сигнала во времени и используется для анализа частотного спектра вокализаций (Рис. 1). По оси абсцисс на рисунке отложено время, по оси ординат - частота. Если в сигнале присутствуют звуковые колебания определенной частоты, то на спектрограмме они изображаются в виде зачерненных участков. Причем чем выше относительная громкость данного частотного участка (т.е., чем выше его энергия, выражающаяся в величине амплитуды звуковых колебаний), тем интенсивней его зачернение.

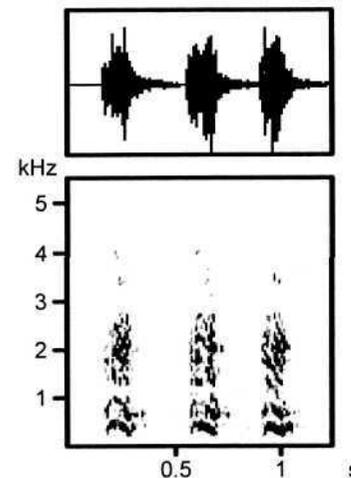


Рисунок 1. Осциллограмма (вверху) и спектрограмма (внизу) трех криков шиншиллы при беспокойстве. Анализируемый частотный диапазон - 5,5 кГц (ось ординат); длительность анализируемого временного окна - 1,25 с (ось абсцисс).

Энергетический спектр представляет собой зависимость частоты от энергии звука. Энергетический спектр позволяет оценить распределение энергии в пределах всего звука в целом (Рис. 2). Кроме того, режим моментальных энергетических срезов позволяет оценивать перераспределение энергии между частотами на протяжении звука (Рис. 3).

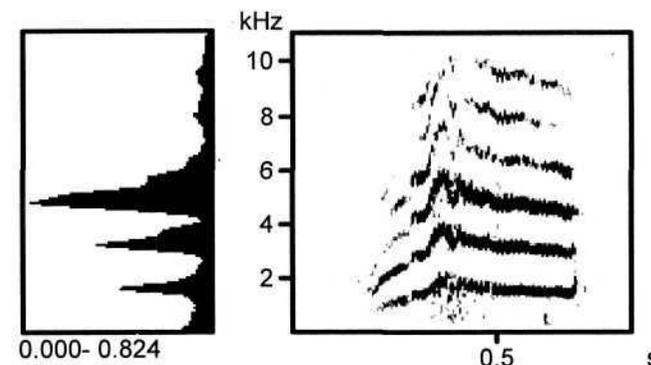


Рисунок 2. Частотно-модулированный писк тушканчика-прыгуна (*Allactaga sibirica*) при беспокойстве со стороны человека. Слева от спектрограммы - суммарный энергетический спектр всего временного окна. Градация интенсивности разных частей сигнала приведена относительно участка максимальной громкости. Видно, что частоте максимальной энергии сигнала соответствует область частот около 5000 Гц; второй пик интенсивности приходится на частотную область 3400 - 3600 Гц.

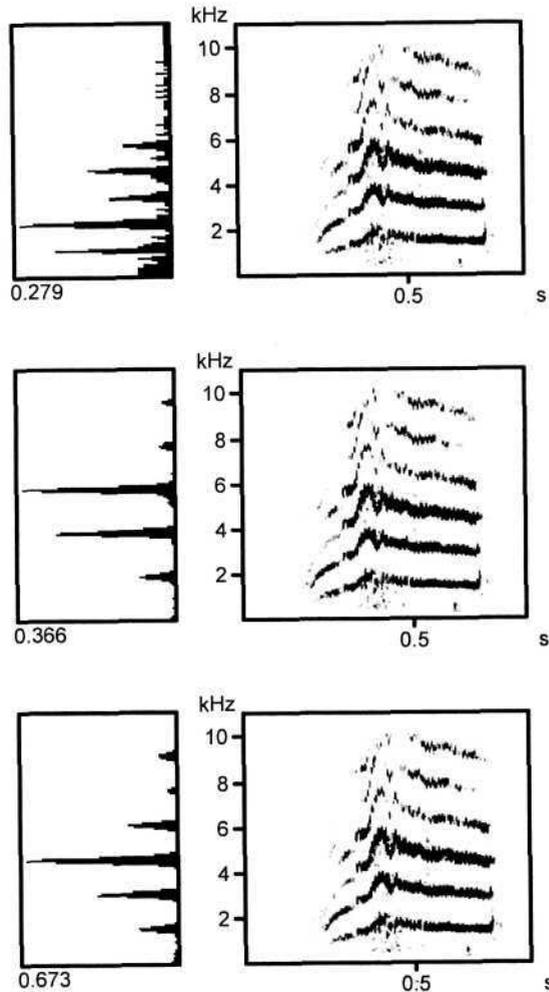


Рисунок 3. Частотно-модулированный писк тушканчика-прыгуна при беспокойстве со стороны человека. Распределение энергии в зависимости от частоты: моментальные энергетические срезы в точках спектрограммы, удаленных на 0,279 с, 0,366 с и 0,673 с от начала временного окна. Перемещая курсор, можно оценивать перераспределение энергии между частотами на протяжении звука.

Параметры, используемые для описания вокализаций.

Параметры, используемые для описания вокализаций, можно подразделить на три группы - временные, частотные и энергетические. Частота измеряется в Герцах (1 Гц - это одно колебание звуковой волны в 1 с, 1000 Гц = 1 кГц); временная структура (длительности, периоды, интервалы, паузы и т.п.) - в секундах; энергетические параметры (интенсивность звуков) - в дециБеллах (дБ). Важно, что энергия звука - величина всегда

относительная. За ноль принимается самый интенсивный пик в анализируемом временном окне, а остальные рассчитываются относительно него в отрицательную сторону (Рис. 2, 3).

В отличие от линейно изменяющихся характеристик частоты и времени, энергетические показатели имеют логарифмическую зависимость от интенсивности звука, поскольку при росте интенсивности звуковых колебаний (т.е. величины переносимой ими энергии) в геометрической прогрессии субъективно ощущаемая громкость возрастает приблизительно в арифметической прогрессии. ДециБелл - это логарифм интенсивности звука, поэтому десятикратное увеличение амплитуды приводит к 100-кратному увеличению интенсивности и 10-кратному увеличению значения в дБ

Способы звукопродукции и структурные типы звуков.

Звуки, производимые животными, делятся на инструментальные (к примеру, стук клюва дятла о дерево) и звуки, издаваемые при помощи вокального аппарата. У млекопитающих и птиц описано три способа вокальной продукции звуков: фонация, вибрация и турбулентность. Структура звуков во многом зависит от способа звукопродукции. Временные и энергетические параметры могут быть измерены в звуках любой структуры, тогда как частотные параметры - только в тональных звуках.

Фонация - это продукция звуков с помощью самоподдерживающихся колебаний голосовых связок (млекопитающие) или сиренгиальных мембран (птицы). Частота колебаний голосовых связок или сиренгиальных мембран соответствует основной частоте звука. Звук, возникающий из пульсов воздуха, прошедших голосовой источник, имеет гармоническую (тональную) структуру, что означает, что его спектр содержит пики энергии не только основной частоты, но и кратных множителей этой частоты - гармоник (Рис. 4). Тональные звуки издаются только на выдохе (Фант, 1964).

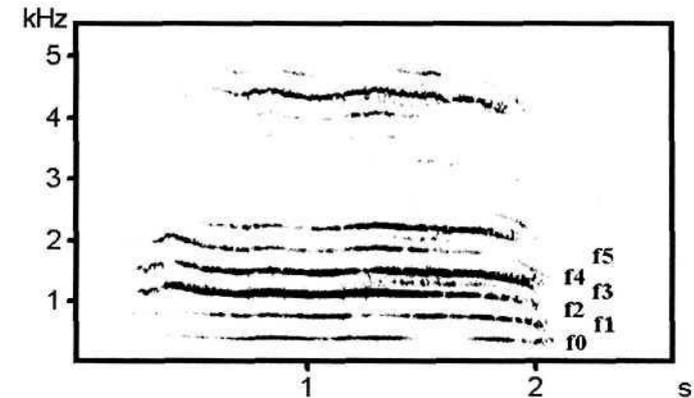


Рисунок 4. Вой дымчатого леопарда - пример тональной гармонической вокализации. f_0 - основная частота сигнала (нулевая гармоника), f_1 - первая гармоника, f_2 - вторая гармоника и т.д. Видно перераспределение энергии между гармониками на протяжении сигнала: в начале сигнала доминантной является вторая гармоника, в конце - третья.

Примером тональной вокализации является вой дымчатого леопарда (*Neofelis nebulosa*). Спектрограмма этого звука имеет вид нескольких дугообразных полос, расположенных одна над другой (Рис. 4). Нижняя из этих полос (в частотной области 300 Гц) является основной частотой или нулевой гармоникой звука, и традиционно обозначается f_0 . Изменение натяжения и длины вибрирующей части голосовых связок, а также скорости потока воздуха из легких может значительно изменять основную частоту.

Гармоники основной частоты нумеруются снизу вверх (первая - f_1 , вторая - f_2 и т.д.). Частоты всех гармоник кратны основной частоте, т.е. отношение частоты любой из гармоник к основной частоте представляет собой целое число. Гармоника, несущая максимум энергии (наиболее затемненная на спектрограмме), называется доминантной.

Специфическая характеристика тональной вокализации - форма частотной модуляции, которая отражает изменение частотных характеристик сигнала во времени. Для описания наиболее типичных тональных вокализаций колоколообразной формы, к которым, к примеру, относятся некоторые оборонительные крики большой песчанки (*Rhombomys opimus*) (Рис. 5), обычно используют следующие частотные параметры: максимум основной частоты (f_0 макс); минимум основной частоты (f_0 мин. в данном звуке совпадающий с f_0 кон); начальная основная частота (f_0 нач) - значение основной частоты в начале звука; конечная основная частота (f_0 кон) - значение основной частоты в конце звука. Разность между максимумом и минимумом основной частоты называется глубиной частотной модуляции. Поскольку гармоники имеют некоторую ширину, все измерения проводятся либо по середине частотной полосы, либо каким-либо другим образом по выбору исследователя, но по возможности единообразно для всех сигналов. Временные параметры, наиболее часто используемые для описания тональных вокализаций типичной колоколообразной формы, включают общую длительность вокализации, длительность набора частоты и длительность падения частоты. Среди энергетических параметров обычно измеряют доминантную частоту звука - частоту, на которой сосредоточен максимум энергии звука (f дом) и три квартили энергетического спектра, на которые приходится 25% (q_{25} - нижняя квартиль), 50% (q_{50} - средняя квартиль) и 75% (q_{75} - верхняя квартиль) энергии звука (Рис. 5).

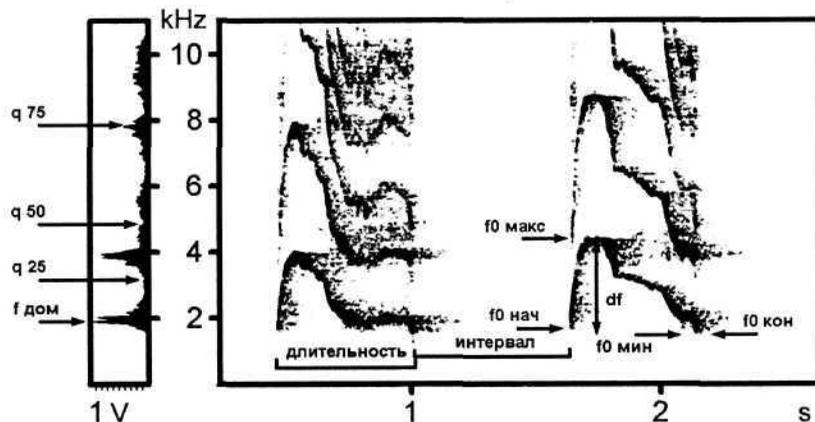


Рисунок 5. Спектрограмма двух оборонительных звуков большой песчанки и энергетический спектр левого из них показывают структурные параметры, применяемые для описания тональных гармонических вокализаций: f_0 макс - максимум основной частоты; f_0 мин - минимум основной частоты; f_0 нач - начальная основная частота; f_0 кон - конечная основная частота; df - глубина частотной модуляции звука; длительность - длительность звука; интервал - интервал между звуками; f дом - доминантная частота; q_{25} , q_{50} , q_{75} - нижняя, средняя и верхняя энергетические квартили соответственно.

Картину тональной гармонической вокализации могут сильно усложнять различные нелинейные феномены: субгармоники, детерминированный хаос, сайдебанды, бифонации и частотные скачки. Подробное описание структуры и встречаемости

нелинейных феноменов в звуках млекопитающих приведено в более ранних исследованиях (Володин и др., 2005а; Володин, Володина, 2006а). Нелинейные феномены очень характерны для скулений домашних собак (*Canis familiaris*), мяуканья кошек, криков гусей и журавлей и плача младенцев.

Вибрация. Этот способ звукопродукции описан только для млекопитающих (Frazier Sissom et al., 1991; Peters, 2002). Голосовые связки не вибрируют, а ритмически смыкаются, полностью перекрывая голосовую щель. Мускулатура самих связок никак не участвует в этом процессе, они расслаблены и управляются окружающими мышцами. При смыкании связок голосовая щель на короткое время перекрывается полностью. Это происходит не чаще примерно двадцати пяти раз в секунду и постоянно на протяжении обеих фаз дыхания, и вдоха, и выдоха. Классический пример вибрации - мурлыканье кошек (Рис. 6).

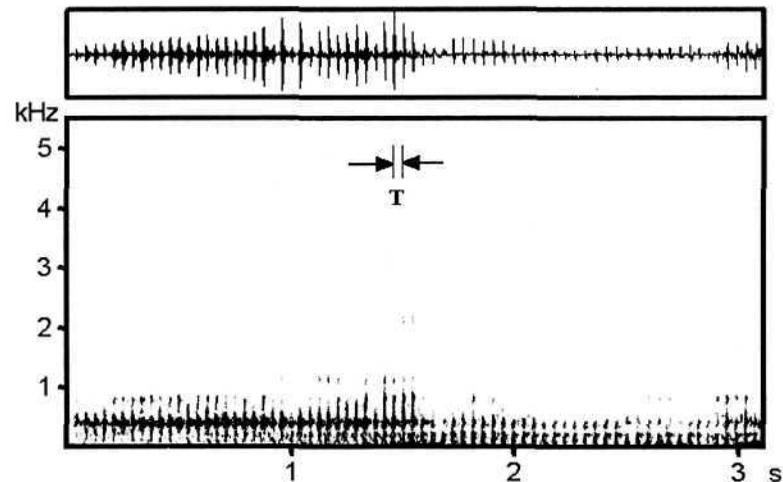


Рисунок 6. Спектрограмма и осциллограмма ритмически-импульсной вокализации - мурлыканья гепарда (*Acinonyx jubatus*); Т - период пульсации

Звуки, получившиеся в результате вибрации, представляют собой длительные серии импульсов. Для описания спектрограмм таких вокализаций можно использовать следующие частотно-временные параметры (Рис. 6): период пульсации (Т), представляющий собой временной промежуток от начала одного импульса до начала последующего, либо частоту пульсации ($1/T$) и общую длительность вокализации, а также любые энергетические параметры звука.

Турбулентность. При этом способе звукопродукции звуки образуются из завихрений воздуха при прохождении его под давлением через узкую щель или при обтекании поверхностей. Голосовые связки (у млекопитающих) и сиренгиальные мембраны (у птиц) не работают. Турбулентность приводит к появлению двух вариантов звуков, связанных рядом переходов - турбулентного шума и истинного свиста.

Турбулентный шум (шумовая вокализация) на спектрограмме выглядит как сплошное неупорядоченное зачернение. Звуки возникают в результате резких слышимых выдохов - шипений. Шипения очень широко распространены среди позвоночных. Интенсивность таких звуков обычно низкая. Частотный спектр шумовых сигналов практически недифференцирован, поэтому для их описания можно использовать только

параметры, отражающие распределение энергии в спектре сигнала и общую длительность звука (Рис. 7).

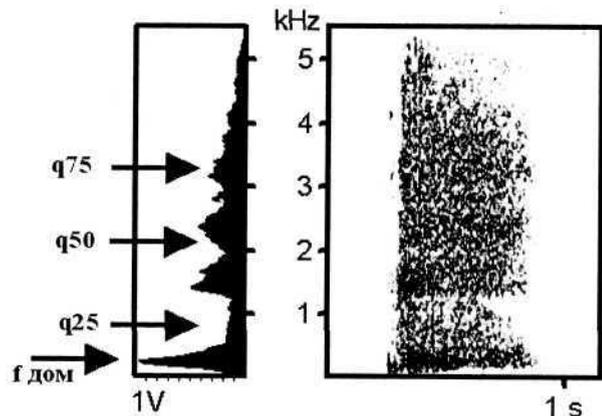


Рисунок 7. Спектрограмма и энергетический спектр шипения дальневосточного леопарда (*Panthera pardus orientalis*) показывают структурные параметры, применяемые для описания шумовых вокализаций: $f_{\text{дом}}$ - доминантная частота; q_{25} , q_{50} , q_{75} - нижняя, средняя и верхняя энергетические квартили соответственно.

Истинный свист представляет собой вариант упорядоченной турбулентности. Отличительным признаком спектрограммы такого звука является единственная частотная полоса, без каких бы то ни было вышележащих гармоник (Рис. 8). Резкий пронзительный свист человека издается именно этим способом. Также, с помощью истинного свиста вероятно производятся высокочастотные скуления домашних собак и красных волков (*Cuon alpinus*) (Volodin, Volodina, 2002; Володин, Володина, 2006а, 2006б; Володин и др., 2007). На спектрограмме истинного свиста можно измерить тот же набор параметров, что и на спектрограмме тонального звука.

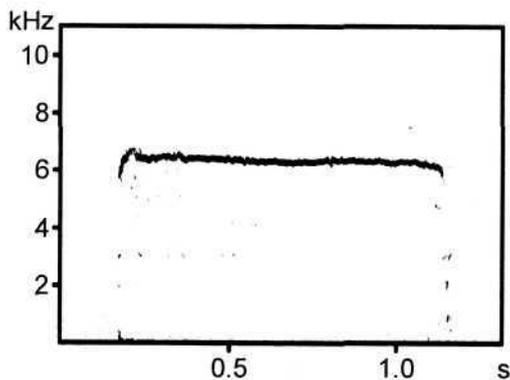


Рисунок 8. Спектрограмма высокочастотного скуления домашней собаки, пример вокализации механизм звукопродукции которой - истинный свист.

Многие виды животных способны совмещать два механизма звукопродукции, что приводит к появлению звуков сложной структуры. К примеру, если объединить фонацию с вибрацией, то на выходе получится прерывистый тональный сигнал. Именно таким образом производится трещание и бульканье гепарда (Рис. 9) и пульсирующие звуки сумчатых (Frazer Sissom et al., 1991; Володина, 2000; Володин, Володина, 2002). Совмещение в одном звуке фонации и турбулентности (истинного свиста) приводит к появлению бифонических (двухголосых) писко-вяков красного волка и скулений домашней собаки (Рис. 10) (Володин и др., 2001, 2005а, 2007).

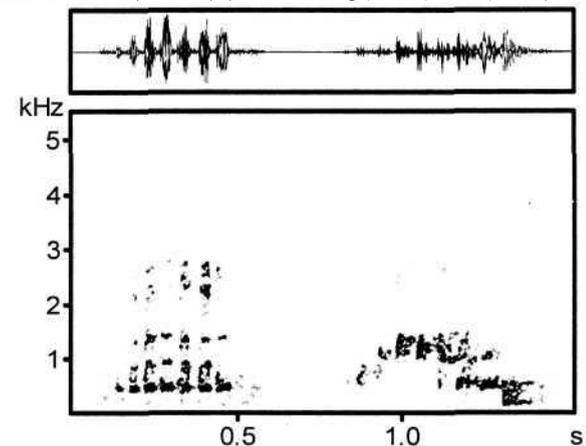


Рисунок 9. Спектрограмма и осциллограмма трещания (слева) и бульканья (справа) гепарда, пример совмещения двух механизмов звукопродукции - фонации и вибрации.

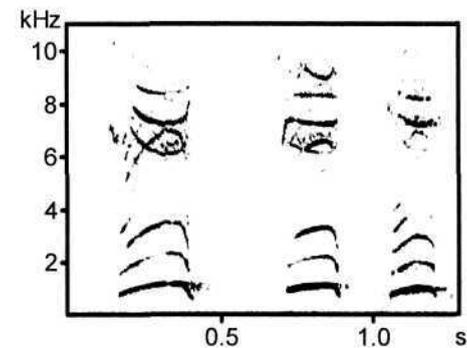


Рисунок 10. Спектрограмма трех бифонических контактных криков красного волка, пример совмещения двух механизмов звукопродукции - фонации и истинного свиста.

Классификация вокализаций по структуре и по функции.

С описания вокального репертуара обычно начинается любая работа по изучению акустического поведения вида. Такие исследования часто проводят в зоопарках, потому

что в неволе намного легче записать звуки и проследить сопровождающее их поведение. Для описания вокальных репертуаров млекопитающих и птиц применяют различные классификационные схемы, но во всех случаях при описании вокального репертуара надо четко представлять, когда описываешь структуру, а когда - функциональное значение вокализации, и не смешивать эти два различных подхода. Однако если применять функциональные и структурные подходы последовательно, они прекрасно дополняют друг друга.

При классификации по функциональному значению основное внимание обращают на связь звуков с определенным типом поведения. Так, например, можно выделить в отдельные категории звуки, сопровождающие комфортное, агрессивное, умиротворяющее, половое, материнское поведение и т.д. Примером такого подхода является описание вокального репертуара большой песчанки (Гольцман и др., 1977).

При классификации по структуре принимают во внимание только физические параметры вокализаций. В этом случае вокализации подразделяют на классы, например, тональные и шумовые, а затем более подробно классифицируют по структуре внутри каждого класса. Степень дробности классификации задает сам исследователь в зависимости от стоящей перед ним задачи, и число вокальных типов, на которые подразделяют репертуар, может варьировать очень широко - от нескольких единиц до нескольких десятков (Володина, 2000; Володин и др., 2001; Klenova et al., 2007a).

При классификации вокализаций по структуре типы звуков обычно не могут быть жестко разделены между собой, так как почти между всеми вокальными формами встречаются промежуточные варианты. Таким образом, разные типы вокализаций, с одной стороны, представляют собой дискретные единицы, а, с другой, все входящие в них вокализации, благодаря переходным формам, связаны в один или несколько структурных континуумов. Пример описания последовательности шагов при классификации вокализаций по структуре приведен в работе Юргенса (Jurgens, 1982).

Заключение

После появления и широкого распространения компьютеров и способов цифровой обработки данных методы сбора, описания и анализа звуков животных совершили гигантский рывок вперед. С каждым годом компьютеры, цифровые рекордеры и программы для анализа звуков становятся все доступнее. Благодаря этому все большее число людей, работающих с животными в неволе, получают возможность использовать на практике различные биоакустические методы наряду с другими, ставшими уже традиционными подходами.

Возможности применения биоакустических методов при содержании и разведении животных весьма широки. В настоящее время диапазон применения биоакустических методов включает идентификацию вида или подвида по голосовым реакциям (Володина, Володин, 1995), оценку репродуктивного состояния (Володина, Володин, 1996; Володина, 2000), определение пола у птиц без внешнего полового диморфизма (Володин и др., 2003, 2005б; Кленова и др., 2004; Bourgeois et al., 2007), акустическую стимуляцию брачного поведения и размножения (Тихонов и др., 1988), оценку текущего эмоционального состояния и социального статуса животных (Володина, 2000; Володина, Володин, 2001; McCowan, Rommest, 2006) и другие чрезвычайно актуальные для зоопарков практические задачи. В зоопарках и питомниках разрабатываются и апробируются методы длительного бесконтактного акустического мониторинга индивидуально опознаваемых особей и пар редких видов птиц, таких как краснозобая казарка (*Branta ruficollis*) и японский журавль (*Grus japonensis*) (Володин и др., 2005в; Volodin et al., 2007; Klenova et al., 2007b).

Кроме того, зоопарк часто выступает как база для проведения фундаментальных биоакустических исследований, таких как описание вокальных репертуаров редких видов животных, онтогенез вокального поведения, изучение географической изменчивости

криков, исследование таксономического родства между видами на основании структуры вокализаций, исследование коммуникативного поведения, изучение индивидуальной специфичности криков, анализ связей между структурой вокализаций и характеристиками внутреннего состояния животных (обзор - Володина, Володин, 1995).

В связи с этим, в последнее время значительное число исследовательских и учебных работ, проводимых в зоопарках, связано со сбором и анализом звуков животных. В Московском зоопарке (<http://www.moscowzoo.ru/get.asp?id=C92>) и зоопарке Вены, Австрия (<http://www.mammal-communication-lab.at>), созданы специализированные лаборатории, занимающиеся изучением акустического поведения животных. Можно ожидать, что в ближайшем будущем число исследований звукового поведения животных в неволе будет только увеличиваться.

Приведенные в этой статье сведения достаточны для того, чтобы начинающий исследователь мог самостоятельно сделать запись интересующих его звуков животных, определить их структуру, выделить ключевые параметры и применить полученные данные в соответствии со стоящей перед ним задачей. Надеемся, что эта статья будет полезна специалистам, которые будут применять биоакустические подходы наряду с другими биотехническими приемами, используемыми при содержании и разведении животных в неволе, а также руководителям студенческих практик и юннатских кружков и всем, кто собирается вести биоакустические исследования.

Литература

- Биоакустика (под ред. В. Д. Ильичева), 1975. М.: Высшая школа. 257 с.
 Богословская Л.С., Солнцева Г.Н., 1979. Слуховая система млекопитающих. М.: Наука. 240 с.
 Володин И.А., Володина Е.В., 2002. Непрерывная вокализация во время вдоха и выдоха у большого полосатого кукуруза, *Dactylopsila trivirgata* (Marsupialia, Petauridae) // Зоол. журнал. т. 81 (12). с. 1526-1529.
 Володин И.А., Володина Е.В., 2006а. Скромное очарование нелинейностей. О скулении собак, голосе Высоцкого, алтайском пении и не только // Природа. № 2. с. 26-32.
 Володин И.А., Володина Е.В., 2006б. Вокальное поведение домашней собаки: механизмы, функции и эволюция / Проблемы исследований домашней собаки. Материалы совещания (Шубкина А.В. отв. ред.). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. с. 43-52.
 Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В., 2001. Вокальный репертуар красного волка, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae) в неволе // Зоол. журнал. т. 80(10). с. 1252-1267.
 Володин И.А., Володина Е.В., Кленова А.В., 2003. Безошибочное определение пола по громким свистовым крикам у мономорфных белолыцых свистящих уток *Dendrocygna viduata* // Научные исследования в зоологический парках. вып. 16. с. 90-100.
 Володин И.А., Володина Е.В., Кленова А.В., 2005в. Звук вместо отлова - определение пола и индивидуальной принадлежности птиц по их крикам // Зоокультура и биологические ресурсы. Матер. науч.-практич. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. с. 161-164.
 Володин И.А., Володина Е.В., Матросова В.А., Холодова М.В., 2005б. Определение пола кубинских свистящих уток *Dendrocygna arborea* по ответам на трансляцию видовых криков // Научные исследования в зоологических парках. вып. 18. с. 105-112.
 Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., 2005а. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журнал общей биологии. т. 66(4). с. 346-362.
 Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., 2007. Нелинейные феномены, определяющие высокую структурную изменчивость скулений домашней собаки

- Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Бюллетень МОИП, отд. биол. т. 112(4). с. 11-17.
- 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. журнал. т. 79(7). с. 833-844.
- Володина Е.В., Володин И.А., 1995. Биоакустические исследования в зоопарках - возможности и перспективы // Научные исследования в зоологических парках. вып. 5. с. 222-246.
- Володина Е.В., Володин И.А., 1996. Вокализации, сопровождающие репродуктивное поведение у редких видов кошачьих (Felidae) // Научные исследования в зоологических парках. вып. 6. с. 142-184.
- Володина Е.В., Володин И.А., 2001. Вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих // Успехи современной биологии. т. 121(2). с. 180-189.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсянников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М., 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) / Поведение млекопитающих. М.: Наука. с. 5-69.
- Згут М.А., 1982. Мой друг магнитофон. М.: Радио и связь. 224 с.
- Кленова А.В., Володин И.А., Володина Е.В., Холодова М.В., Нестеренко О.Н., 2004. Индивидуальные и половые различия в криках птенцов японского журавля (*Grus japonensis*) // Научные исследования в зоологических парках. вып. 17. с. 103-118.
- Константинов А.И., Мовчан В.Н., 1985. Звуки в жизни зверей. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 304 с.
- Курсков А.Н., 1978. Рукокрылые охотники. М.: Лесная промышленность. 136 с.
- Мариковский П.И., 1983. С магнитофоном в природу. Алма-Ата: Наука. 128 с.
- Морозов В.П., 1987. Занимательная биоакустика. М.: Знание. 208 с.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 197 с.
- Попов С.В., Вахрушева Г.В., 1993. Этологические исследования в зоопарках и проблема поведенческой адаптации животных к условиям неволи // Научные исследования в зоологических парках. вып. 3, с. 171-192.
- Сергеев Б.Ф., 1980. Живые локаторы океана. Л.: Гидрометеониздат. 151 с.
- Тихонов А.В., Моренков Э.Д., Фокин С.Ю., 1988. Поведение и биоакустика птиц. М.: Изд-во МГУ. 200 с.
- Фант Г., 1964. Акустическая теория речеобразования. М.: Наука. 284 с.
- Bourgeois K., Cure C., Legrand J., Gomez-Diaz E., Vidal E., Aubin T., Mathevon N., 2007. Morphological versus acoustic analysis: what is the most efficient method for sexing yelkouan shearwaters *Puffinus yelkouan*? // J. Ornithol. v. 148. p. 261-269.
- Fitch W.T., 2000. The evolution of speech: a comparative review // Trends in Cognitive Sciences. v. 4(7). p. 258-267.
- Frazer Sissom D.E., Rice D.A., Peters G., 1991. How cats purr // J. Zool. v. 221(1). p. 67-78.
- Golani I., 1976. Homeostatic motor processes in mammalian interactions: a choreography of display / Perspectives in Ethology, v. 2 (Bateson P.P.G., Klopfer P.H., eds.). N.Y.: Plenum Press. p. 69-134.
- Golani I., 1992. A mobility gradient in the organization of vertebrate movement: the perception of movement through symbolic language // Behav. and Brain Sci. v. 15. p. 249-308.
- Grisham J., 1989. Cheetah husbandry. AAZPA Species Survival Plan Program. Materials of Propagation Group.
- Grisham J., Lindburg D.G., 1989. Cheetah Master Plan. AAZPA Species Survival Plan Program. Materials of Propagation Group.
- Jurgens U., 1982. A neuroethological approach to the classification in the squirrel monkey / Primate communication (Snowdon C.T., Brown C.H., Petersen R.M., eds.). Cambridge: Cambridge Univ. Press. p. 50-62.

- Jurgens U., 1988. Central control of monkey calls / Primate vocal communication (Todt D., Goedecking P., Symmers D., eds.). Berlin: Springer-Verlag. p. 162-167.
- Jurgens U., Ploog D., 1970. Cerebral representations of vocalization in squirrel monkey // Experimental Brain Research. v. 10(5). p. 532-554.
- Jurgens U., Ploog D., 1981. On the neural control of mammalian vocalization // Trends NeuroSciences. v. 4(6). p. 135-137.
- Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2007a. The vocal development of the red-crowned crane *Grus japonensis* // Ornithological Science. v. 6(2). p. 107-119.
- Klenova A.V., Volodin I.A., Volodina E.V., 2007b. Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*) // Journal of Ethology. DOI: 10.1007/s10164-007-0063-y
- McCowan B., Rommeck I., 2006. Bioacoustic monitoring of aggression in group-housed rhesus macaques // Journal of Applied Animal Welfare Science. v. 9(4). p. 261-268.
- Owings D.H., Morton E.S., 1998. Animal vocal communication: a new approach. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 284 p.
- Owren M.J., Bernacki R.H., 1998. Applying linear predictive coding (LPC) to frequency-spectrum analysis of animal acoustic signals / Animal acoustic communication: Sound analysis and research methods (Hopp S.L., Owren M.J., Evans C.S., eds.). New York: Springer-Verlag. p. 129-161.
- Owren M.J., Linker C.D., 1995. Some analysis techniques that may be useful to acoustic primatologists / Current topics in primate vocal communication (Zimmermann E., Newman J., Jurgens U., eds.). New York: Plenum Press. p. 1-27.
- Peters G., 2002. Purring and similar vocalizations in mammals // Mammal Rev. v. 32(4). p. 245-271.
- Ploog D., 1992. The evolution of vocal communication / Nonverbal vocal communication (Papousek H., Jurgens U., Papousek M., eds.) Cambridge: Cambridge Univ. Press. p. 6-30.
- Volodin I.A., Klenova A.V., Volodina E.V., 2007. Modelling bioacoustical monitoring through years with captive population of the red-breasted goose // Казарка, Бюллетень Рабочей группы по гусеобразным северной Евразии. т. 11. с. 22-46.
- 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.