



Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет

На правах рукописи

ВОЛОДИН Илья Александрович

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВОКАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ**

03.02.04 – зоология

**ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
доктора биологических наук
в форме научного доклада**

Москва

2013

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета ФГБОУ ВПО Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова и в ГБУ Московский государственный зоологический парк.

**Официальные
оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор
Никольский Александр Александрович,
ФГБОУ ВПО Российский университет
дружбы народов,
экологический факультет,

доктор биологических наук
Полетаева Инга Игоревна,
ФГБОУ ВПО Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет,
кафедра высшей нервной деятельности

доктор физико-математических наук
Сорокин Виктор Николаевич,
ФГБУН Институт проблем передачи
информации им. А.А. Харкевича РАН

Ведущая организация:

ФГБУН Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится 23 декабря 2013 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1.

Факс: 8(495)939-43-09, e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией в форме научного доклада можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова.

Диссертация в форме научного доклада разослана «__» _____ 2013 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Коммуникативное поведение лежит в основе образования и поддержания социальных связей между особями (Никольский, 1984; Insley et al., 2003; Bradbury, Vehrencamp, 2011). Через поведение животное адаптируется к изменениям социальной среды и, в свою очередь, влияет на эту среду, воздействуя на свое социальное окружение (Чабовский, 2006). Изучение внутривидового разнообразия поведения, в том числе акустического, позволяет ответить на вопросы о способах распознавания социальных партнеров, детёнышей, родственников и соседей. Это дает возможность выявить поведенческие механизмы, лежащие в основе формирования социального окружения конкретных особей или разных половозрастных групп.

Внутривидовая изменчивость структуры звуков является материалом для естественного отбора и эволюции адаптивных признаков звуковых сигналов. Звук – это комплексный сигнал, несущий информацию о самых разных особенностях отправителя. Разнообразие структуры звуков предоставляет возможность для кодирования информации об индивидуальных особенностях, возрасте, поле, размере, социальном статусе, родстве, физиологическом и эмоциональном состоянии особи (к примеру, Tooze et al., 1990; Nikol'skii, Suchanova, 1994; Reby et al., 1998; Frommolt et al., 2003; Yin, McCowan, 2004; Grava et al., 2008; Charrier et al., 2010). Анализ соотношения разных признаков в акустических сигналах животных может свидетельствовать о важности и коммуникативной значимости факторов, лежащих в основе их формирования. Однако до сих пор остается неясным, каковы пределы разнообразия структуры звуков на уровне вида, и с какими особенностями биологии видов они могут быть связаны. Недостаточно исследовано, какие признаки звуков ответственны за кодирование разных типов информации. Крайне скудна информация о стабильности во времени индивидуальных признаков звуков животных.

Изучение общих для млекопитающих принципов кодирования эмоционального возбуждения в звуках – это еще одно направление исследований в рамках проблемы изучения признаков акустических сигналов животных. Признаки, кодирующие выражение эмоций в звуках животных по своей природе должны быть одинаковыми для всех половозрастных категорий и более того, могут быть сходными у разных видов (Darwin, 1872; Briefer, 2012). Такие ключи могут позволять распознавать эмоции в голосе представителей других видов и таким образом могут быть интегральными не только на видовом, но и на межвидовом уровне.

Некоторые особенности звуков, связанные с демонстрацией статуса самца во время сезона размножения, находятся под таким сильным давлением отбора, что это может приводить к специфическим морфологическим адаптациям вокального аппарата: формированию увеличенной гортани или механизма оттягивания гортани до грудины во время крика (Fitch, Reby, 2001; Frey, Gebler, 2010). Комбинирование акустического и морфологического подходов очень перспективно, поскольку позволяет понять происхождение специфических морфологических адаптаций вокального аппарата и выявить давления отбора, которые привели к их формированию.

В последние два десятилетия прогресс в области цифровых компьютерных технологий и создание программ для звукового анализа привели к возможности быстро и объективно измерять огромные массивы звуков. Это позволило перейти с видового на индивидуальный уровень анализа, и перейти от описания типовых звуков видового репертуара к широкому анализу внутривидового разнообразия вокального поведения. Поэтому в настоящее время анализ структуры звуков является очень удобной моделью для изучения внутривидового коммуникативного поведения животных.

Цели и задачи исследования. Целью нашего исследования было установление закономерностей организации внутривидового разнообразия структуры звуков и формирования различных признаков вокализаций в коммуникации млекопитающих и птиц.

Основными задачами исследования были:

1. Изучение структурных особенностей звуков, определяющих изменчивость вокализаций;

2. Оценка проявления и устойчивости во времени индивидуальных особенностей в звуках;
3. Анализ соотношения индивидуальных и других (половых, возрастных, семейных) признаков в звуках;
4. Поиск общих принципов проявления эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих;
5. Изучение признаков статуса самца в звуках млекопитающих на основе комбинации акустического и морфологического подходов.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые на широком круге видов млекопитающих и птиц с различной биологией из разных систематических групп проведено детальное долговременное исследование коммуникативной роли внутривидового разнообразия структуры звуковых сигналов. Использование общей методической и теоретической базы позволило выявить общие принципы организации вокальной коммуникации и прояснить эволюционное происхождение и функциональное значение структурного разнообразия акустических сигналов животных. Предложен новый способ классификации звуков на основе механизмов звукопродукции и встречаемости нелинейных феноменов в звуках, примененный нами для описания вокальных репертуаров нескольких видов животных. Впервые с использованием этого подхода описано структурное разнообразие вокализаций у красного волка, обыкновенной лисицы, домашней собаки, большой и светлой песчанок, крапчатого и желтого сусликов, джейрана, сайгака, краснозобой казарки, японского журавля, большой конюги и свистящих уток. Впервые проведен сравнительный анализ выраженности признаков индивидуальности, пола и родственных связей в звуках пяти видов млекопитающих и трех мономорфных видов птиц. Проведено детальное описание процесса ломки голоса в ходе взросления у птенцов японского журавля. В отличие от человека, у журавлей ломка голоса происходит у обоих полов и совпадает с разрывом связи родитель-птенец. Исследован вокальный онтогенез у джейрана - млекопитающего с похожим на человека половым диморфизмом в размерах и положении гортани, образующей у самцов подобие «адамова яблока»; показаны различия в путях онтогенетических изменений голоса джейрана и человека. Обнаружены общие для всех млекопитающих, включая человека, признаки звуков, кодирующие уровень эмоционального возбуждения, не зависящие от знака эмоций, а также характеристики вокального поведения, связанные со знаком эмоций, позитивным или негативным. Показано, что искусственный отбор на позитивное отношение к человеку (доместикация) не затрагивает вокальный репертуар животных, но избирательно усиливает использование одних типов звуков за счет других при общении с человеком, выдвинута гипотеза о возможном механизме вовлечения человека во взаимодействие с доместичированными животными. Предложена гипотеза полового отбора на низкие голоса самцов как показателей крупного размера и высокого уровня тестостерона, основанная на конвергентных признаках вокальной анатомии у нескольких видов полигинных копытных. Разработана интегральная схема организации внутривидового разнообразия структуры звуков и формирования различных признаков вокализаций у млекопитающих и птиц с отсутствием вокального научения.

Практическое значение работы. Разработана научная основа для использования метода долговременного акустического мониторинга в природе японских журавлей и краснозобых казарок – редких, включенных в Красную Книгу видов птиц. Обнаружено, что признаки дистантных криков японских журавлей и краснозобых казарок сохраняются стабильными на протяжении пяти лет, что позволяет надежно отслеживать птиц без отловов и беспокойства со стороны человека. Предложены простые алгоритмы неинвазивного безошибочного определения пола четырех видов свистящих уток по спектральному рисунку единственного громкого свистового крика, и японских журавлей и краснозобых казарок по дуэтным партиям самца и самки. Этот метод может быть применен для оценки соотношения полов в природных популяциях и для определения пола при разведении птиц в зоопарках и питомниках. Разработан простой и легко автоматизируемый метод оценки уровня дискомфорта животного на основе «слитых звуков», учитывающих характеристики всех звуков, изданных животным, независимо от

их структуры, который может быть использован как надежный, дешевый и бесконтактный способ определения степени благополучия животных на фермах, в зоопарках и вивариях. На основе многолетнего опыта работы с разнообразными видами млекопитающих и птиц подготовлены и опубликованы методические рекомендации по изучению звукового поведения животных в неволе. Результаты диссертации с 2003 года используются в авторском курсе «Биоакустика высших позвоночных» на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены в 90 сообщениях (31 на русском и 59 на английском языке) на 41 конференции (19 российских и 22 зарубежных), в том числе на VII, VIII и IX съездах Всероссийского Териологического общества (Москва, 2003, 2007, 2011); Первой и Второй конференциях «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005, 2009); Российской научной конференции «Суслики Евразии» (Москва, 2005); Первой и Второй конференциях «Животные в городе» (Москва, 2000, 2003); Научно-практической конференции «Зоокультура и биологические ресурсы» (Москва, 2005); Международной конференции «Современные эволюционные идеи в биологии, медицине и социологии» (Новосибирск, 2007); IV и V Всероссийской конференциях по поведению животных (Москва, 2007, 2012); Международной научно-практической конференции «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства» (Киров, 2012); семинаре «Редкие и исчезающие виды крупных млекопитающих: стратегия изучения и охраны» (Абакан, 2013); 2nd, 3rd, 4th, 5th и 6th International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics (Berlin, Германия, 1998-2007); International Conference «Canid Biology and Conservation» (Oxford, Великобритания, 2001); 1st и 6th European Conference on Behavioural Biology (Muenster, Германия, 2002; Essen, Германия, 2012); I, II и III European Ground Squirrel Meeting (Felsotarkany, Венгрия, 2006; Svaty Jan pod Skalou, Чехия, 2008; Ordu, Турция, 2010); UFAW International Animal Welfare Science Symposium (Barcelona, Испания, 2013); XX, XXI, XXII и XXIV International Bioacoustics Conference (Portorose, Словения, 2005; Pavia, Италия, 2007; Lisbon, Португалия, 2009; Pirenopolis, Бразилия, 2013); и на семинарах в научных центрах России, Германии, Испании и Узбекистана.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 58 статей в рецензируемых журналах из списка ВАК, 32 статьи в журналах и сборниках, не входящих в список ВАК, 5 научно-популярных статей и образовательный Интернет-ресурс, 26 материалов и 64 тезисов конференций, всего 186 публикаций. Ни одна из этих публикаций не была использована в кандидатской диссертации.

Ссылки на работы, опубликованные по теме диссертации, приведены цифровыми обозначениями в соответствии с их номерами в списке публикаций.

Все исследования в рамках диссертации спланированы диссертантом, проведены под его непосредственным руководством и при его активном участии в сборе данных, обработке результатов и написании статей.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Материал и методы исследования

В качестве основного методического подхода при выполнении исследования был использован биоакустический анализ, включающий запись звуков, оцифровывание собранного материала в виде звуковых файлов, составление баз данных, измерение структуры звуков и статистическую обработку. Анализ структуры звуков был проведен с использованием современных профессиональных полуавтоматических компьютерных спектрографических программ Avisoft SASLab pro (Германия) и PRAAT (Нидерланды). Для описания структуры звуков были использованы как традиционный спектрографический анализ на основе алгоритма быстрого преобразования Фурье (FFT-анализ), позволяющий измерять параметры основной частоты, длительности и энергетические параметры спектра звука (Рис. 1), так и анализ формантной структуры звука, основанный на алгоритме линейного предсказательного кодирования (LPC-анализ) (Рис. 2), а также разработанный нами метод оценки встречаемости в звуках нелинейных вокальных феноменов (**10**; **16**; **24**). В некоторых случаях для получения вокальных ответов от животных применяли трансляции записей звуков.

Запись звуков проводили от индивидуально распознаваемых животных известного пола и возраста в течение нескольких лет, что позволило количественно оценить соотношение между индивидуальными, с одной стороны, и возрастными, половыми, семейными и другими особенностями вокального поведения, с другой. Структурные признаки акустических сигналов конкретных особей были соотнесены с показателями пола, возраста, родства, социального статуса, физиологического состояния, поведенческого контекста, социального окружения и данными морфометрии. Для регистрации двигательного поведения животных использовали параллельную аудио- и видеозапись и последующее сопоставление звуков и движений с помощью покадрового анализа видеозаписей в программах Adobe Premiere и AutoCad.

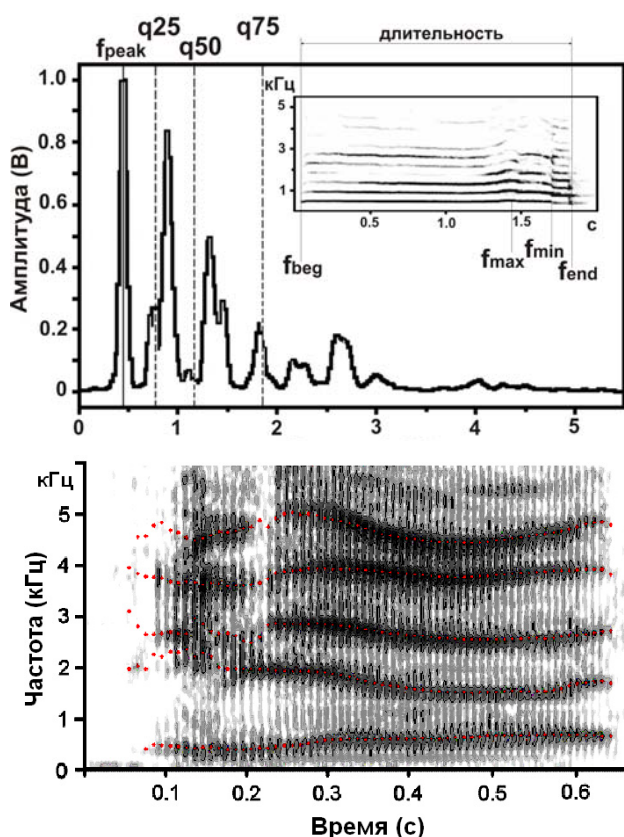


Рисунок 1. Энергетический спектр и вставленная в него спектрограмма скуления лисы иллюстрируют основные частотно-временные и энергетические параметры звука: f_{beg} – начальная основная частота, f_{end} – конечная основная частота, f_{max} – максимальная основная частота, f_{min} – минимальная основная частота; f_{peak} – частота максимальной амплитуды; $q25$ – нижняя квартиль, $q50$ – средняя квартиль, $q75$ – верхняя квартиль (37).

Рисунок 2. Треки формантных частот (F1, F2, F3, F4 и F5) ротового звука самца детеныша джейрана в 4-недельном возрасте, построенные в программе Praat со следующими установками: ковариантный анализ Бурга, временное окно 40 мс, максимальное число формант 5, анализируемый частотный диапазон 5400 Гц. Примерно на 0.24 с животное открывает рот, и звук меняется с носового на ротовой (43).

Морфологические особенности вокального аппарата были исследованы с помощью компьютерной томографии и препарирования умерших естественной смертью животных, от которых при жизни были записаны звуки. Реконструкция работы вокального аппарата проводилась путем совмещения видеозаписей кричащих животных и результатов томографии и препарирования. Определение пола птиц без внешнего полового диморфизма проводили методом ПЦР-амплификации ДНК. Сбор образцов тканей для генетического анализа проводили прижизненными методами (взятие перьев, крови и т.д.) от животных, от которых были получены записи звуков.

Объектами исследования были 23 вида млекопитающих и птиц, у которых отсутствует вокальное научение. Основной материал был собран по 17 видам животных: трем видам хищных, Carnivora (красный волк *Cuon alpinus*, домашняя собака *Canis familiaris*, обыкновенная лисица *Vulpes vulpes*); четырем видам грызунов Rodentia (крапчатый суслик *Spermophilus suslicus*, желтый суслик *S. fulvus*, светлая песчанка *Gerbillus perpallidus*, большая песчанка *Rhombomys opimus*); трем видам парнокопытных Artiodactyla (сайгак *Saiga tatarica*, джейран *Gazella subgutturosa*, благородный олень *Cervus elaphus*); двум видам журавлей Gruiformes (японский журавль *Grus japonensis*, стерх *G. leucogeranus*); пяти видам гусеобразных Anseriformes (краснозобая казарка *Branta ruficollis*, белолицая свистящая утка *Dendrocygna viduata*, рыжая свистящая утка *D. fulvus*, кубинская свистящая утка *D. arborea*, осенняя свистящая утка *D. autumnalis*). Кроме того, дополнительно материал был собран от следующих видов: большой

полосатый кускус *Dactylopsila trivirgata*, пегий пutorак *Diplomesodon pulchellum*, гепард *Acinonyx jubatus*, андский кондор *Vultur gryphus*, большая конюга *Aethia cristatella*.

Выбор видов был обусловлен направленностью исследования на поиск общих закономерностей внутривидового разнообразия вокального поведения, которые должны были проявляться у представителей самых разных систематических групп. Мы включали тот или иной вид в наше исследование, если животные отличались высокой вокальной активностью, был доступ к большому числу индивидуально различимых особей с известной жизненной историей, и существовала возможность проведения долговременного исследования.

Запись звуков проводили от одних и тех же особей в течение ряда лет (пяти лет для японских журавлей и краснозобых казарок, трех лет для сайгака и джейрана, двух лет для домашних собак, крапчатых и желтых сусликов). Это позволило отделить индивидуально специфичные и неизменные год от года признаки звуков, от тех, которые находились под влиянием различных внутренних и внешних факторов. Основное внимание мы обращали на самый характерный, самый часто слышимый тип или типы звуков (суслики – крики тревоги, собаки – лай и скуление, олени и джейраны – рев самцов и контактные крики самок и детенышей, журавли – дуэты взрослых и свисты и трели птенцов, свистящие утки – громкие свистовые крики).

Сбор материала осуществляли с 1985 года, особенно интенсивно – в последние 15 лет, с 1998 по 2012 год. За все время собрано более 1100 часов записей звуков, и проанализировано почти 200 тысяч звуков (Табл. 1). Сбор материала проводили на базе Московского зоопарка и других зоопарков России и Европы (красный волк, песчанки, сайгак, журавли, краснозобая казарка, свистящие утки), Окского государственного заповедника (журавли), Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск (обыкновенная лисица), площадках мечения в Московской и Саратовской областях (суслики), Экоцентра "Джейран", Узбекистан (джейран), экспериментальной ферме университета Кастилия-Ла Манча, Испания и заповедника Бадай-Тугай, Узбекистан (благородный олень). Определение пола мономорфных птиц проводили на базе Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН. Изучение вокальной анатомии проводили в сотрудничестве со специалистом по функциональной морфологии Р. Фраем (R. Frey) из Института биологии диких и зоопарковских животных (IZW-Berlin, Германия). Исследования вокальной анатомии были проведены на 4 особях красного волка, 2 особях обыкновенной лисицы, 2 особях крапчатого и 2 особях желтого сусликов, 4 особях сайгака, 7 особях джейрана, 2 особях благородного оленя и 1 особи японского журавля.

Таблица 1. Объем материала, собранного по модельным видам животных.

Виды животных	Годы сбора данных	Аудио и видеозаписей (ч)	Особей	Измерено звуков
Япон. журавль	2003–2007	более 250	144	26600
Стерх	2001–2005	30	36	1500
Крап. суслик	2003–2010	110	325	5300
Желт. суслик	2003–2008	45	113	3200
Лисица	2005–2008	более 140	471	100700
Красный волк	1998–2005	более 100	42	3900
Дом. собака	2000–2004	30	36	6500
Сайгак	2001–2007	20	35	900
Джейран	2008–2011	более 200	70	32000
Благ. олень	2010–2012	более 100	87	4900
Бол. песчанка	1982–2005	40	50	4500
Свет. песчанка	1992–2001	20	41	2100
Кр. казарка	1985–1989	6	36	1500
Свист. утки	2001–2004	50	59	750
ВСЕГО		более 1100		более 190000

Для каждого вида животных сбор данных проводили по всем возможным направлениям исследований (Табл. 2). Для выявления общих принципов

внутривидового разнообразия сигналов, лежащих в основе акустической коммуникации животных, проводили синтез данных, полученных от разных видов. Применение одинаковых методических подходов к видам животным с различной биологией из разных систематических групп позволяет выявить общие и видоспецифические особенности в проявлении признаков акустических сигналов животных, обеспечивающих адаптивность внутри- и межвидовой акустической коммуникации.

Таблица 2. Распределение материала по пяти направлениям исследований среди модельных видов животных.

	1. Структура и изменчивость	2. Инд. признаки и устойчивость	3. Соотношение признаков	4. Звуки и эмоции	5. Признаки статуса
Япон. журавль	+++++	+++++	+++++		
Стерх	+++++	+++++	+++++		
Крап. суслик	+++++	+++++	+++++		
Желт. суслик	+++++	+++++	+++++		
Лисица	+++++			+++++	
Красный волк	+++++	+++++			
Дом. собака	+++++	+++++	+++++		
Сайгак	+++++	+++++			+++++
Джейран	+++++	+++++	+++++		+++++
Благ. олень	+++++				+++++
Бол. песчанка	+++++			+++++	
Свет. песчанка	+++++			+++++	
Кр. казарка		+++++	+++++		
Свист. утки		+++++	+++++		

Статистический анализ был проведен в пакете STATISTICA, v. 6.0. Во всех случаях, где было возможно, применяли параметрические тесты. Значения переменных, распределения которых отклонялись от нормального (тест Колмогорова-Смирнова), были трансформированы с помощью квадратного корня или логарифмирования для включения в параметрические тесты. Величины правильного причисления звуков к особи, полу, семейной группе и т.д. рассчитывали с помощью дискриминантного (DFA) и кроссвалидационного анализов. Случайные величины правильного причисления при дискриминантном анализе рассчитывали с помощью процедуры рандомизации (Solow, 1990), которая позволяет учесть неполную независимость акустических параметров. Влияние различных факторов на структуру звуков оценивали с помощью дисперсионного анализа: обобщенной линейной модели (GLM), смешанной линейной модели (GLMM), многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) и дисперсионного анализа повторных измерений (repeated measures ANOVA), с пост-хок тестами Тьюке и Ньюмана-Кейла (Tukey and Newman-Keuls post hoc tests). Для сравнения парных выборок использовали *t*-критерий Стьюдента или непараметрический *U*-критерий Манна-Уитни. Сравнение парных зависимых выборок проводили с помощью непараметрического *T*-критерия Вилкоксона для сопряженных пар значений. Процентные соотношения сравнивали с помощью критерия χ^2 и точного теста Фишера (Fisher exact test). Корреляции рассчитывали с помощью коэффициентов Пирсона и Спирмана с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Средние значения приведены как среднее $\pm$ SD. Все тесты были двухсторонними, различия считали достоверными при $p < 0.05$.

ГЛАВА 2. Структурные особенности звуков, определяющие изменчивость вокализаций

Современные подходы к описанию структуры звуков основаны на нескольких базовых принципах, которые были разработаны в 1960-1980 годах. Это общие принципы строения и функционирования вокальных систем наземных позвоночных (Greenwalt, 1968; Симкин, 1975; Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002), теория независимости источника и

фильтра (source-filter theory, Fant, 1960; Сорокин, 1985; Titze, 1994), и понятие об основных способах звукопродукции у млекопитающих и птиц (Greenwalt, 1968; Симкин, 1975; Fraser Sissom et al., 1991; Titze, 1994). Однако широкое тестирование и активное применение этих подходов для описания структуры и классификации звуков самых разных видов млекопитающих и птиц началось только в последние 20 лет, после появления и распространения недорогих персональных компьютеров и создания программ для анализа звуков.

Технологический прорыв в биоакустике позволил на порядок ускорить, упростить и удешевить описание и анализ звукового поведения. С одного звука теперь можно измерить несколько десятков параметров, причем измерения происходят в полуавтоматическом режиме, что значительно повышает объективность данных. Измеряемые параметры теперь могут быть унифицированы для любого типа звука любого вида животных. Биоакустика активно интегрируется с пограничными областями знания, заимствуя методы и понятия из физики нелинейных процессов (концепция нелинейных вокальных феноменов, Fee et al., 1998; Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002). Для анализа звуков животных стали использовать новые алгоритмы, к примеру, линейное предсказательное кодирование (linear predictive coding, LPC), специально созданное для расчета резонансных частот спектра звуков и первоначально разработанное для анализа формант речи человека (обзор: Owren, Bernacki, 1998).

Проводимые нами исследования разнообразия структуры звуков животных: изучение механизмов звукопродукции (5; 7; 10; 83), встречаемости и функционального значения нелинейных вокальных феноменов (8; 10; 14; 16; 34; 54; 56; 75; 80), разработка подходов к классификации звуков (6; 13; 24; 33; 47), – опираются на эти базовые принципы и развивают их, находясь в русле современных тенденций изучения акустического поведения животных.

Изучение морфологии и физиологии вокальных систем показало, что у всех наземных позвоночных они устроены по общей схеме и состоят из трех основных частей: легких, источника звука и вокального тракта (Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002). Легкие формируют поток воздуха, который предоставляет энергию для производства звука. Источник звука (ларинкс или верхняя гортань у амфибий, рептилий и млекопитающих и сиринкс или нижняя гортань у птиц) преобразует энергию воздушного потока в акустическую и создает звуковую волну. Частота колебаний расположенных в источнике голосовых связок млекопитающих или сирингиальных мембран птиц соответствует основной частоте звука (Фант, 1964; Симкин, 1975; Сорокин, 1985). Затем созданная источником звуковая волна проходит по воздушным полостям вокального тракта: глотке, ротовой и носовой полостям и трахее (только у птиц), длина и форма которого определяют набор резонансных и антирезонансных частот. Воздушный тракт работает как акустический фильтр, перераспределяющий звуковую энергию по полосе частот, усиливая ее в области резонансных частот (называемых формантными частотами) за счет ослабления в области антирезонансов (Фант, 1964; Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002; Taylor, Reby, 2010).

У всех наземных позвоночных источник звука расположен внутри тела, и созданная им звуковая волна должна пройти по вокальному тракту перед тем, как выйти во внешнюю среду. Поэтому итоговый звуковой сигнал всегда является результатом работы как источника, так и вокального тракта. Однако в соответствии с теорией источника-фильтра, созданная источником основная частота звуков не зависит от изменений резонансных характеристик (формантных частот) голосового тракта (Фант, 1964; Сорокин, 1985; Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002) (рис. 3).

Используемые нами современные подходы к описанию структуры звуков позволяют проводить независимый анализ признаков звуков, связанных с работой легких (длительность), источника, ларинкса или сиринкса (основная частота) или вокального тракта (формантные частоты) (рис. 3). Морфология и физика этих структур накладывают ограничения на пределы изменчивости тех или иных параметров звуков. Так, значения основной частоты звуков млекопитающих зависят в первую очередь от длины и массы вибрирующей порции голосовой связки (Titze, 1994; 17; 45; 46; 51), а значения формантных частот зависят от длины вокального тракта (они тем ниже, чем

длиннее вокальный тракт) (Fitch, 1994; Taylor, Reby, 2010; 18; 27; 43; 44; 46; 48; 54; 58), и их примерное положение может быть оценено по формуле $F_n = (2n-1) \cdot C/4L$, где C – скорость звука в воздухе (350 м/с), L – длина вокального тракта, n – номер форманты.

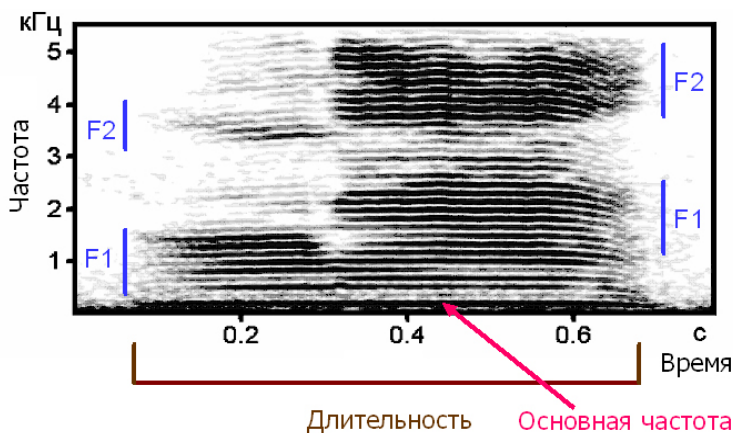


Рисунок 3. Спектрограмма звука детеныша сайгака, который начинает кричать через нос, а продолжает кричать через рот. Основная частота звука остается неизменной, а формантные частоты (F1 и F2) скачком увеличиваются, поскольку длина ротового вокального тракта короче, чем носового (27; 58).

Наши исследования подтвердили, что млекопитающие и птицы используют три способа продукции звуков с помощью потока воздуха из легких: фонация, вибрация и турбулентность. Механизм производства звуков с помощью самоподдерживающихся колебаний голосовых связок или сиренгиальных мембран в потоке воздуха из легких называется фонацией, или голосом (5; 10; 16; 27; 45). Голосовые связки представляют собой сплошные массы ткани, а сиренгиальные мембраны относительно легки и тонки, поэтому детали процесса колебаний значительно различаются, но базовый принцип одинаков. У млекопитающих 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 упругости 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. В результате этого процесса возникает звук, основная частота которого соответствует частоте колебаний голосовых связок. Такой звук имеет гармоническую структуру, что означает, что его спектр содержит пики энергии не только на основной частоте, но и на кратных множителях этой частоты – гармониках. 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.). Подавляющее большинство звуков у млекопитающих и птиц производится именно этим способом, гласные человеческой речи – тоже (рис. 4).

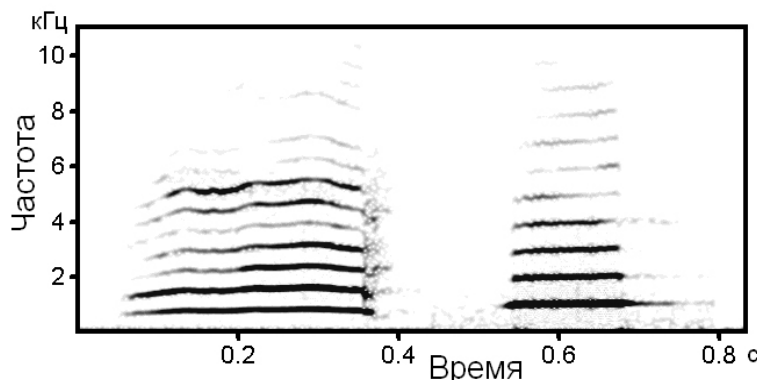


Рисунок 4. Спектрограммы звуков, созданных с помощью фонации: скуление обыкновенной лисицы (слева) и тревожный крик стерха (справа). Самая нижняя частотная полоса представляет основную частоту звука, которая соответствует частоте колебаний голосовых связок или сиренгиальных мембран.

При вибрации звуки издаются непрерывно на обеих фазах дыхания: вдохе и выдохе (Fraser Sissom et al., 1991). В отличие от фонации, голосовые связки не осциллируют, а ритмически смыкаются, полностью перекрывая голосовую щель. Эта

циклика осуществляется за счет быстрых сокращений окружающих мышц, мускулатура самих связок никак не участвует в этом процессе. Длительность фазы смыкания голосовой щели высока и занимает около 70–75% времени цикла. Мы показали, что путем вибрации издается специфическая вокализация кошачьих – мурлыканье (purring), на слух напоминающая непрерывное урчание. Частота следования пульсов в мурлыканье невысока, и у гепарда составляет 26 Гц в фазе выдоха и 21 Гц в фазе вдоха (5; 83). Вероятно, похожий механизм звукопродукции используют некоторые сумчатые, к примеру, большой полосатый кукус (рис. 5) (7). Однако у сумчатых эти звуки сопровождали агрессивное поведение, тогда как у кошачьих мурлыканье встречалось исключительно в контексте комфортного, расслабленного поведения.

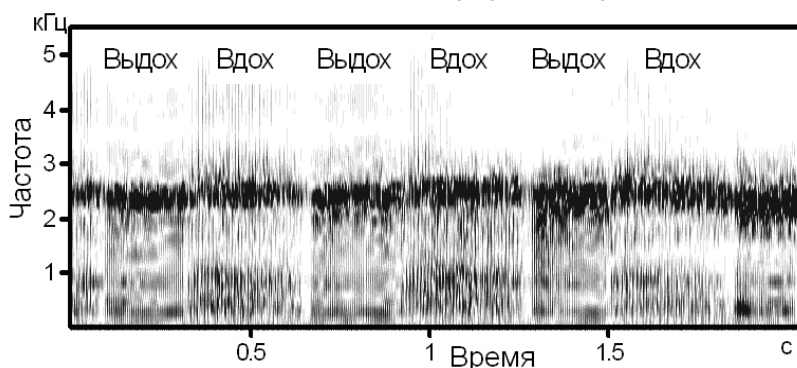


Рисунок 5. Спектрограмма трех дыхательных циклов непрерывного пульсирующего звука большого полосатого кукуса, созданного с помощью вибрации. Обозначены фазы вдоха и выдоха (7).

Мы предположили, что подобный механизм может быть задействован при издавании глубоко частотно и амплитудно модулированных громких дребезжащих звуков насекомоядными (52; 53). У пегего поторака мы обнаружили совпадение частоты амплитудной модуляции этих звуков (159.4 Гц) с частотой вибрации тела (160.5 Гц, различия недостоверны, дисперсионный анализ повторных измерений, $F_{1,10}=0.06$, $p=0.81$).

Турбулентность возникает в результате завихрений воздуха при прохождении его под давлением через узкую щель или при обтекании острых краев поверхностей (Solomon et al., 1995; Wilden et al., 1998). Голосовые связки и сиренгиальные мембраны при этом способе звукопродукции не работают. Турбулентность может возникать как в голосовой щели ларинкса (аспирационный или придыхательный шум) или просвете сиринкса, так и в сужениях вокального тракта. Звуки, созданные с помощью турбулентности, относятся к двум внешне сильно отличающимся структурным типам: турбулентному шуму и истинным свистам (true whistle). В случае турбулентного шума на спектрограмме можно наблюдать практически равномерное распределение звуковой энергии по широкой полосе частот (рис. 6). Интенсивность звука, как правило, низкая. Мы показали, что этим способом издаются разнообразные шипения, фырки и кашли, очень широко распространенные среди позвоночных (24; 27; 46; 60; 81). Истинный свист представляет собой "упорядоченную" турбулентность, когда завихрения воздуха выстраиваются вокруг одной частоты, обычно в несколько тысяч Герц. Отличительным признаком такого звука является единственная частотная полоса на спектрограмме, с отсутствием или очень слабо выраженными вышележащими гармониками. Довольно часто под частотной полосой наблюдается шумовое облако. Мы предположили, что этим способом издаются высокочастотные скуления домашних собак и контактные крики красных волков, а также разнообразные свисты людей (8; 10; 14; 16; 83).

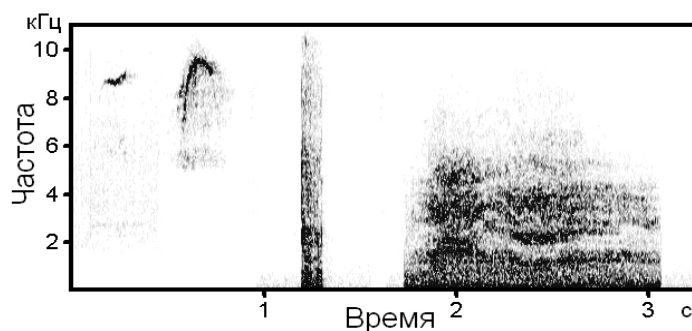


Рисунок 6. Спектрограммы звуков, созданных с помощью турбулентности (слева направо): высокочастотный писк красного волка; его имитация человеком - посетителем зоопарка; кашель обыкновенной лисицы; угрожающее шипение андского кондора (6; 24; 60).

Мы обнаружили, что животные способны объединять два механизма для производства некоторых звуков. К примеру, если объединить фонацию с вибрацией, на выходе получится прерывистый тональный сигнал, такой как трещание гепарда (5; 62). Объединение фонации и турбулентности приводит к формированию звуков с двумя основными частотами (бифонических), которые также часто встречаются в скулениях домашних собак и контактных криках красных волков (8; 10; 14; 16; 78).

Мы показали, что звуки, созданные с помощью фонации, могут быть дополнительно усложнены артикуляционными эффектами и/или нелинейными вокальными феноменами. Артикуляционные эффекты возникают в результате работы различных структур вокального тракта (мягкого неба, языка, губ и др.), расположенных выше голосовых связок. К примеру, в скулениях обыкновенных лисиц мы отмечали наличие волны (многократно повторяющаяся аркообразная модуляция основной частоты), ритмики (короткие разрывы в основной частоте и гармониках звука в виде широкополосных быстро повторяющихся пульсов), и клекотания (U-образная модуляция основной частоты с резким смещением акустической энергии в область более высоких частот в начале каждого U-образного фрагмента) (24; 32).

Изучение нелинейных вокальных феноменов в вокализациях млекопитающих и птиц началось всего 15 лет назад (Fee et al., 1998; Wilden et al., 1998). Нелинейные феномены могут значительно менять 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 разнообразия структуры звуков. Нелинейные феномены возникают непосредственно в результате работы вокального аппарата млекопитающих и птиц - легких, голосовых связок и вокального тракта из-за присущих ему функциональных свойств.

Мы провели описание нелинейных феноменов в звуках млекопитающих на примере скулений домашних собак (10; 15; 16). Голосовые связки млекопитающих представляет собой систему из двух сцепленных осцилляторов, которые в режиме нормальной фонации синхронизируют свои колебания в течение каждого цикла. Именно синхронизация колебаний голосовых связок позволяет системе компенсировать незначительные пертурбации, возникающие в результате слабых различий в вибраторных режимах каждой связки. Примером нормальной фонации без нелинейных феноменов является тональное скуление (рис. 7А).

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. 7Б).

Детерминированный хаос возникает в результате аperiодических, 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 аperiодические колебания выстраиваются вокруг некой средней частоты, которая обычно соответствует основной частоте звука. На спектрограмме детерминированный хаос выглядит как относительно равномерное зачернение всего спектра с максимумом энергии в области основной частоты (рис. 7В). Иногда детерминированный хаос 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 (рис. 6).

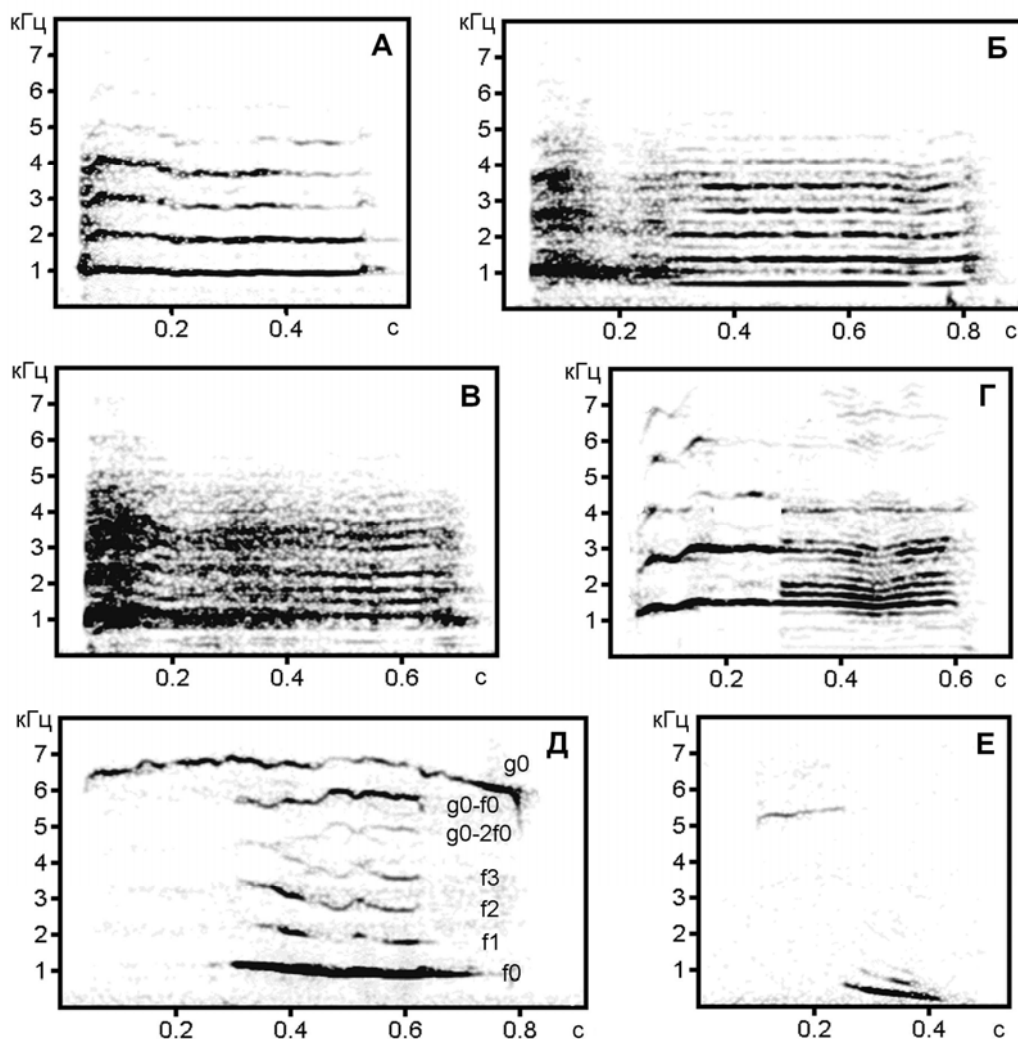


Рисунок 7. Спектрограммы скулений домашних собак. А. Скуление в режиме нормальной фонации; Б. Скуление в субгармоническом режиме с субгармониками в 1/2 величины основной частоты. В. Скуление в режиме детерминированного хаоса. Г. Скуление с сайдебандами, заметными в виде частотных полос, расположенных вверх и вниз от основной частоты и гармоник; величина шага между этими полосами равна значению модулирующей частоты. Д. Бифоническое скуление с двумя основными частотами - нижней f_0 с ее гармониками f_1 , f_2 и f_3 , и верхней g_0 . Также видны комбинаторные частоты g_0-f_0 и g_0-2f_0 , получившиеся в результате взаимодействия двух основных частот. Е. Скуление с частотным скачком с высокой на низкую частоту (15).

Частотные скачки представляют собой резкие изменения основной частоты, часто происходящие всего за один цикл колебаний (рис. 7Е). Причем скачки частоты могут наблюдаться как в пределах одного источника колебаний, так и между двумя источниками.

Три нелинейных феномена связаны с появлением двух независимых частот в спектре звука. Это сайдебанды (или боковые частоты), бифонации и биения. В тех случаях, когда генерированная источником звуковая волна подвергается дополнительной низкочастотной 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. 7Г). 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.

Бифонация (двухголосие) - это присутствие в спектре звука двух независимых основных 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. 7Д). Кроме того, эти две частоты взаимодействуют друг с другом, образуя целый ряд комбинаторных частот, значения которых равны арифметической сумме или разности значений двух основных частот и их гармоник.

Биение возникает в звуках с двумя несколько различными, но близкими по значениям основными частотами приблизительно одинаковой интенсивности. Биение приводит к глубокой амплитудной модуляции звука, причем частота модуляции равна разности значений двух основных частот (рис. 8). Поскольку у большинства птиц источник звука, сиринкс, представляет парный орган с двумя наборами звукопродуцирующих структур, каждая половинка которого может работать независимо, появление звуков с двумя частотами (бифонаций и биений) в звуках птиц - скорее правило, чем исключение. Мы обнаружили звуки такой структуры у японского журавля (19; 21; 34), стерха (75), кубинской свистящей утки (26; 74) и большой конюги (33).

С физической точки зрения сайдебанды, бифонации и биения представляют одно и то же явление (Wilden et al., 1998). Однако наше исследование показывает, что с акустической точки зрения эти явления необходимо различать. В случае бифонаций и сайдебандов две основные частоты сильно различаются по своим значениям, в случае биений, наоборот, их значения очень близки. В бифонациях и биениях обе частоты энергетически хорошо выражены, в сайдебандах - только высокая, низкая обычно даже не видна на спектрограмме. Сайдебанды и биения приводят к глубокой амплитудной модуляции звука, а бифонации - нет.

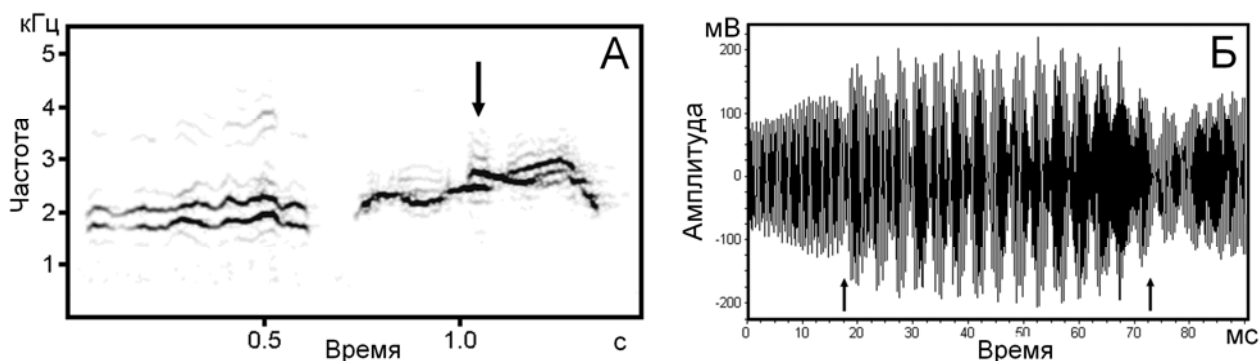


Рисунок 8. А. Спектрограммы свистовых криков птенцов стерха в возрасте 26 дней (слева) и 66 дней (справа) с двумя основными частотами, формирующими биение. Стрелка отмечает участок звука, с которого построена осциллограмма биений. Б. Осциллограмма 90 мс временного промежутка звука. На участке, ограниченном стрелками, наблюдается биение, возникающее в результате взаимодействия двух близких по величине основных частот (75).

Нелинейные вокальные феномены создают потенциальную основу для бесконечного разнообразия вокализаций как у одного животного, так и между особями. В криках млекопитающих и птиц нелинейные феномены регулярно встречаются, и у некоторых видов они могут занимать центральное место в видовых вокальных репертуарах. В связи со своей широкой распространенностью, нелинейные феномены могут предоставлять материал для естественного отбора и закрепляться для выполнения некоторых сигнальных функций в видовых коммуникативных системах. Мы изучали встречаемость и функциональное значения нелинейных феноменов в звуках домашних собак (16; 81), красных волков (8; 14; 80), обыкновенных лисиц (24; 32), больших и светлых песчанок (10) и стерхов (75).

У 14 содержащихся в неволе красных волков встречаемость нелинейных феноменов была проанализирована в контактных криках, издаваемых во время мирных внутригрупповых взаимодействий (по 100 от 12 животных и 85 и 32 от двух оставшихся, всего 1317 звуков) (8). Эти крики включали как низкочастотную, так и высокочастотную

составляющие, которые могли 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. Однако взрослые животные достоверно чаще издавали крики с низкой частотой, а молодые животные – с высокой.

В исследовании разнообразия структуры скулений 9 домашних собак в состоянии фрустрации мы проанализировали 2643 скуления (по 300 от 8 особей и 243 от девятой) (16). 42.6% скулений содержали только низкочастотную, а 32.9% только высокочастотную составляющую; бифонических звуков было 17%, звуков с частотным скачком – 7.5%. При анализе встречаемости разных типов скулений отдельно для каждой собаки оказалось, что две из них издавали почти исключительно низкочастотные скуления, а еще у одной такие скуления составляли 68% всех звуков. Три других собаки производили в основном высокочастотные скуления (более 50% всех звуков). У последних трех собак скуления с двумя частотами составляли более 39%. При сравнении встречаемости нелинейных феноменов по разным основным частотам было обнаружено, что нелинейные феномены достоверно чаще встречались по низкой основной частоте, чем по высокой, и достоверно реже в скулениях с двумя основными частотами, чем в скулениях только с одной из них. Не было обнаружено связи между использованием определенных нелинейных феноменов и размерами, полом или породными особенностями собак. Таким образом, как и у красных волков, в скулении собак очень высоко выражены индивидуальные предпочтения в использовании разными животными звуков с теми или иными структурными особенностями.

В оборонительных криках светлых и больших песчанок мы проанализировали встречаемость субгармоник и детерминированного хаоса (10). 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.

У обыкновенных лисиц встречаемость детерминированного хаоса в скулениях (32) отрицательно коррелировала с балльной оценкой прирученности (тест Спирмана, $r=-0.327$, $p<0.001$), тогда как встречаемость субгармоник и частотных скачков не показала такой зависимости ($r=0.011$, $p=0.91$ и $r=0.135$, $p=0.15$ соответственно).

На домашних собаках (16) и птенцах стерха (75) была протестирована гипотеза о функции нелинейных феноменов как механизма, который поддерживает высокую непредсказуемую изменчивость структуры звуков с тем, чтобы обеспечить постоянное привлечение внимания к кричащему. По мере взросления птенцов стерха доля звуков с двумя частотами возрастала с 31% в возрасте 10 дней до 96% в возрасте 74 дней. Две частоты могли использоваться птенцами для достижения максимального структурного разнообразия в свистовых вокализациях. Прежде всего, звук с двумя основными частотами звучит совершенно иначе, чем звук с одной частотой. Часто две частоты были настолько близки друг к другу, что взаимодействие между ними вызывало биения – низкочастотные высокоамплитудные колебания, звучащие на слух как громкое дрожание. Две частоты могли сближаться только на одном или нескольких участках, поэтому биения возникали в различных местах звука, также способствуя увеличению

структурного разнообразия вокализаций (рис. 8). Таким образом, использование птенцами двух частот в своих криках обеспечивало постоянную и непредсказуемую изменчивость звуков для поддержания максимального уровня родительского внимания. Очевидно, что родительская забота ослабевает по мере взросления птенца, и птенец стремится компенсировать это, постоянно варьируя призывные крики за счет использования нелинейных феноменов, что делает их структуру непредсказуемой и сильно затрудняет возможность привыкания к ним и игнорирования (75).

У красных волков было обнаружено, что только бифонические контактные крики обеспечивают как надежное индивидуальное различие кричащего, так и позволяют оценить его ориентацию относительно слушающего (14; 80). Для 5 красных волков было случайным образом отобрано по 30 низкочастотных, 30 высокочастотных и 30 бифонических контактных криков (всего 450). Дискриминантный анализ показал 44.7% правильного причисления к особи для низкочастотных криков, 80.7% для высокочастотных и 96.7% для бифонических. Таким образом, присутствие двух независимых частот в одном крике значительно повышает надежность индивидуального различия (14). Также было экспериментально показано, что только низкочастотные и бифонические контактные крики, имеющие широкий частотный диапазон, могут предоставлять ключи к ориентации кричащего относительно слушающего из-за различий в проникающей способности высокой и низкой частот, тогда как высокочастотные крики не могли быть использованы для этого (80). Мы предложили гипотезу «разгрузки коммуникативного канала», в соответствии с которой когда зрение, к примеру, сосредоточено на преследуемой добыче, красные волки на слух могут определить, кто находится рядом и в каком направлении он движется. Это может позволять им соответственно изменять свое собственное поведение, согласуя его с поведением жертвы и других членов стаи. Поскольку для этого могут быть использованы только бифонические звуки с двумя сильно разнесенными частотами (Miller, 2002), это может объяснять очень высокую встречаемость бифонических звуков (44%, 8) у красных волков. Это первое подтверждение коммуникативного значения бифонических звуков у наземных млекопитающих, которое было включено в сводку Bradbury, Vehrencamp, 2011, Principles of Animal Communication.

Как нам удалось показать, знание механизмов звукопродукции и нелинейных вокальных феноменов позволяет гораздо лучше устанавливать степень сходства и различий между отдельными элементами вокального поведения. К примеру, ранее звуки, произведенные с помощью фонации, но при работе источника в режиме детерминированного хаоса, объединяли в общий класс шумовых звуков вместе с шипениями - турбулентными шумами (рис. 9). Однако теперь звуки в хаотическом режиме фонации объединяют со звуками в тональном режиме фонации, поскольку в обоих случаях звук производится голосовыми связками, тогда как в случае турбулентности голосовые связки не работают (24; 29). Также, высокочастотные свисты, издаваемые с помощью турбулентности (истинный свист) теперь рассматривают отдельно от тональных звуков, произведенных с помощью фонации, тем более что эти два механизма могут использоваться одновременно при издавании бифонических звуков (6; 8; 10; 14; 16).

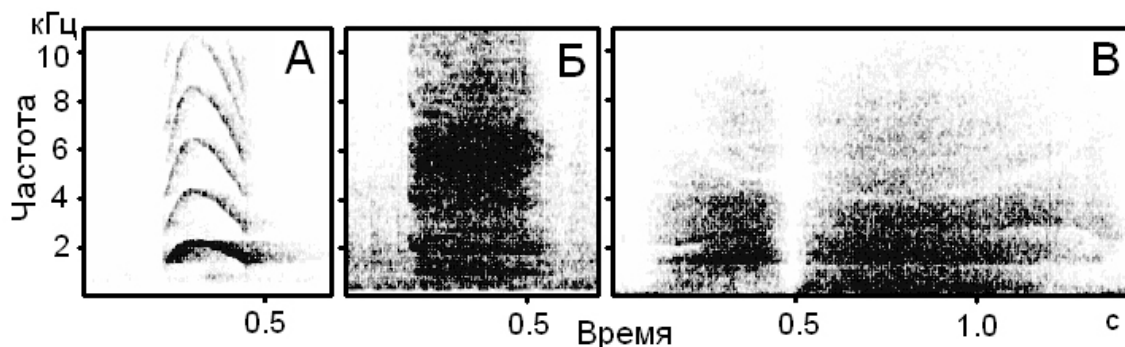


Рисунок 9. А. Спектрограмма оборонительного крика большой песчанки, фонация, тональный режим. Б. Спектрограмма оборонительного крика светлой песчанки, фонация, режим детерминированного хаоса. В. Спектрограмма угрожающего шипения леопарда *Panthera pardus*, турбулентный шум.

Таким образом, современные подходы к описанию структуры звуков на основе знания принципов строения и функционирования вокальных систем, механизмов звукопродукции и нелинейных вокальных феноменов позволяют устанавливать степень сходства-различия между отдельными элементами вокального поведения, не субъективно, а на основании реальных различий. Это позволяет составлять более «естественные» классификационные схемы при описании вокальных репертуаров. Мы одними из первых стали разрабатывать подходы к классификации звуков на основе механизмов звукопродукции и нелинейных вокальных явлений.

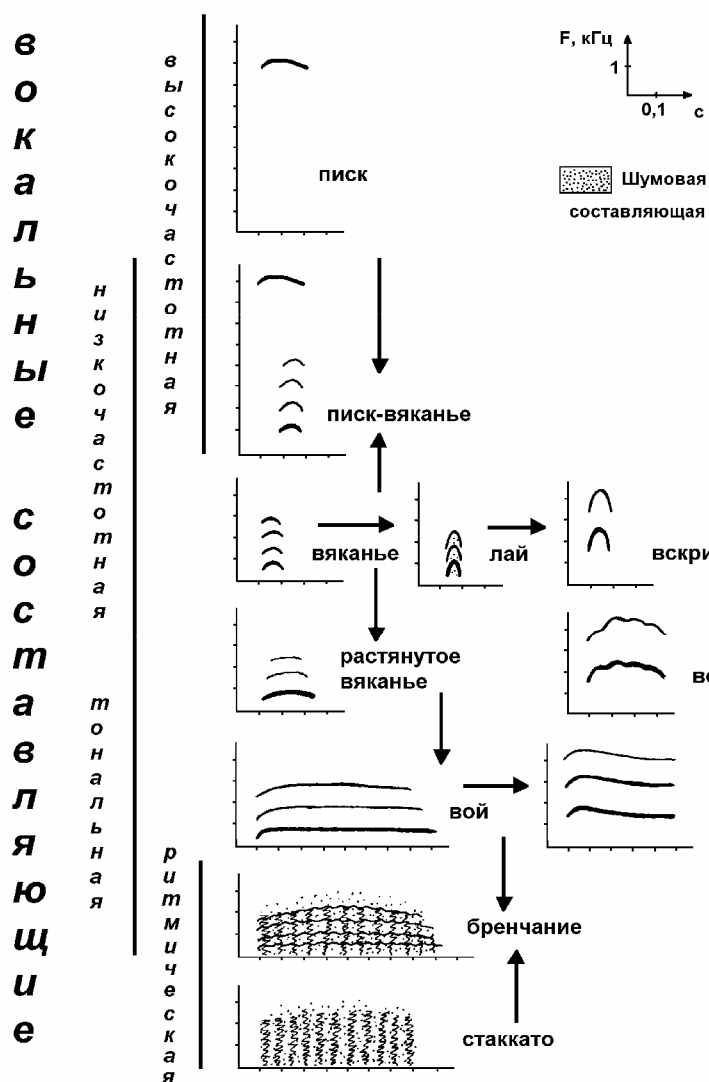


Рисунок 10. Общая схема структурных переходов между различными типами звуков у красного волка. Стрелки показывают возможные переходы между типами звуков разной структуры на основе трех вокальных составляющих (6).

В качестве примера на рисунке 10 приведена общая схема вокального репертуара красного волка, разработанная с учетом этих особенностей (6). Первоначально в репертуаре были выделены три класса звуков на основе трех различных вокальных составляющих: низкочастотной, высокочастотной и ритмической. В свою очередь, каждый класс подразделен на несколько типов звуков, кроме того, выделяются два типа звуков, структура которых содержит признаки двух различных составляющих. Подобные классификационные схемы были разработаны нами также для домашней собаки (10; 16; 78), обыкновенной лисицы (24), крапчатого и желтого сусликов (13; 47), джейрана (46),

сайгака (27), краснозобой казарки (2), свистящих уток (26; 69) и большой конюги (33).

ГЛАВА 3. Проявление и устойчивость во времени индивидуальных особенностей в звуках

В течение двух последних десятилетий индивидуальные признаки в звуках были найдены у нескольких десятков видов млекопитающих и птиц (обзоры: Insley et al., 2003; Terry et al., 2005; Кленова, 2008). Они были обнаружены у всех исследованных видов, и не было ни одного вида, у которого, наоборот, их бы не нашли. Вероятно, они априори присущи животным вследствие индивидуальных особенностей в строении вокального аппарата – источника звука и вокального тракта.

Используя дискриминантный анализ, мы обнаружили индивидуальные особенности в громких свистовых криках белолицых свистящих уток (14 особей, 15-22 звуков на особь, всего 279 звуков; 93.9% звуков правильно причислены к особи при случайной величине причисления в 7.1%; 11); двухударных криках краснозобых казарок (22 особи, 16-20 звуков на особь, всего 430 звуков; 85.6% звуков правильно определены при

случайной величине в 14.7%; **82**); контактных криках красных волков (5 особей, 30 звуков на особь, всего 150 звуков; 96.7% звуков правильно определены при случайной величине в 32.0%; **14**); лае домашних собак (19 особей, 69-70 звуков на особь, всего 1329 звуков; 63.5% звуков правильно определены при случайной величине в 9.3%; **12**); криках тревоги желтого суслика (100 особей, 8-10 звуков на особь, всего 984 звуков; 90.4% звуков правильно определены при случайной величине в 6.0%; **42**); криках тревоги крапчатого суслика (96 особей, 8-10 звуков на особь, всего 949 звуков; 71.2% звуков правильно определены при случайной величине в 5.7%; **9**; **42**); носовых звуках шестимесячных подростков джейрана (35 особей, 20-25 звуков на особь, всего 843 звука; 64.4% звуков правильно определены при случайной величине в 9.0%; **51**; **57**); и свистовых звуках 4-6 месячных подростков японского журавля (14 особей, 30 звуков на особь, всего 420 звуков; 96.2% звуков правильно определены при случайной величине в 15.2%; **21**).

Исследования, основанные на проигрывании животным записей звуков, показали, что индивидуальные особенности действительно используются конспецификами для узнавания друг друга (к примеру, Poole, 1999; Aubin et al., 2000; Fitch, Kelly, 2000; Charrier et al., 2002, 2003; McComb et al., 2003; Blumstein, Daniel, 2004). Однако также были получены противоположные данные, свидетельствующие, что существующие индивидуальные особенности в криках могут не использоваться для распознавания особей, к примеру, даже у такого социального вида, как суриката *Suricata suricatta* (Schibler, Manser, 2007; см. также Jouventin, Aubin, 2002; Searby et al., 2004). Очевидно, что индивидуальные признаки в криках могут выступать как ключи для идентификации особи, только если они остаются неизменными в течение длительных промежутков времени. Поэтому необходимо обязательно тестировать устойчивость во времени индивидуальных признаков в звуках. Таких исследований немного и большинство из них выполнено на небольших выборках животных (Reby et al., 1998, 2006; Lengagne, 2001; Terry et al., 2005; Tripp, Otter, 2006; Walcott et al., 2006; Grava et al., 2008; Klenova et al., 2012).

Мы протестировали стабильность признаков, ответственных за индивидуальные особенности звуков, у домашних собак (**12**), краснозобых казарок (**82**), японских журавлей (**23**; **30**), крапчатых (**28**) и желтых сусликов (**36**; **38**). Для этого мы проводили кроссвалидационный анализ выборки более поздних звуков по дискриминантным ключам, рассчитанным по выборке более ранних звуков. Для пяти домашних собак, лай которых был записан дважды с интервалом в 11 месяцев (105-120 звуков на особь, всего 582 звука), дискриминантный анализ в оба года показал высокую величину правильного причисления к особи (89.1 и 87.8%). Однако кроссвалидационный анализ показал величину правильного причисления лаев к особи всего в 38.9%, с очень большим индивидуальным разбросом от 86.7 до 0%. Только для одной собаки ответственные за индивидуальные особенности признаки лая оставались относительно стабильными, для двух других они значительно изменились, не позволяя идентифицировать этих особей через год по их крикам (**12**).

Для краснозобых казарок в течение пяти репродуктивных сезонов в неволе было записано и проанализировано 1095 громких двухударных криков от 14 самцов. Надежность индивидуальной идентификации птиц по их крикам в течение каждой весны была очень высокой и средняя величина не опускалась ниже 82,5%. Однако при определении индивидуальной принадлежности криков следующей весны с помощью процедуры кроссвалидации средние величины правильной классификации снижались до 49.3-56.5%. Кроме этого, были обнаружены сильные индивидуальные различия в стабильности криков год от года. Для четырех из пяти самцов, которых удалось проследить в течение трех и более лет, было показано, что двухударные крики надежно выделяли их из общей выборки с вероятностью от 46.5 до 100% (в среднем около 70%). Для одного самца, наоборот, правильность определения криков на следующий год не поднималась выше 36.1% и обычно составляла около 10% (**82**).

Для пяти пар японских журавлей парноспецифические особенности их дуэтных криков были прослежены в течение пяти лет (49-85 дуэтов на пару, всего 349 дуэтов). Внутри каждого года пары надежно определялись на основании частотно-временных

характеристик их дуэтов. Величины правильного причисления были очень велики и варьировали от 96.8 до 100%. Величины правильного причисления, полученные в результате кроссвалидации дуэтов, записанных в последующий год по дискриминационным функциям, рассчитанным для выборок дуэтов, записанных за один или несколько предшествующих лет, также оказались очень высокими и варьировали от 91.2 до 96.1%. Таким образом, пары японских журавлей можно было уверенно идентифицировать по их дуэтам как в пределах одного сезона, так и между сезонами (23; 30). Полученные нами результаты показывают принципиальную пригодность двухударных криков краснозобых казарок и дуэтов японских журавлей для мониторинга территориальных пар в природе в рамках программ по сохранению этих редких видов в естественных условиях.

В криках тревоги крапчатого и желтого суслика наблюдалась совсем иная картина. Мы проанализировали по 4 записи криков от 20 крапчатых сусликов (7-10 звуков на особь на запись, всего 790 звуков) и по 2 записи от 22 желтых сусликов (7-10 звуков на особь на запись, всего 425 звуков), сделанные со строго определёнными временными интервалами. Для крапчатых сусликов 1-ая запись была сделана через 2-4 недели после выхода сусликов из спячки, 2-ая – с интервалом 0.8 ± 0.7 дней после 1-ой, 3-я – примерно через две недели (11 ± 1.7 дней) после 1-ой, 4-ая запись была сделана через год по сравнению с 1-ой (357.5 ± 17.5 дней). Для желтых сусликов две записи криков (1-й год и 2-й год) были разделены периодом спячки (интервал времени составил 365.1 ± 14.9 дней) (28; 36).

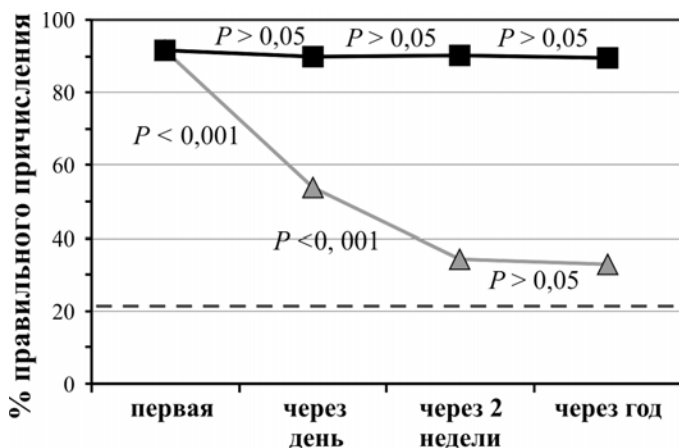


Рисунок 11. Средние для 20 крапчатых сусликов проценты правильного причисления криков тревоги к особи, рассчитанные на основе дискриминантного (черные квадраты) и кроссвалидационного (серые треугольники) анализов. Пунктиром показана величина случайного причисления криков к особи (21.0%) (28).

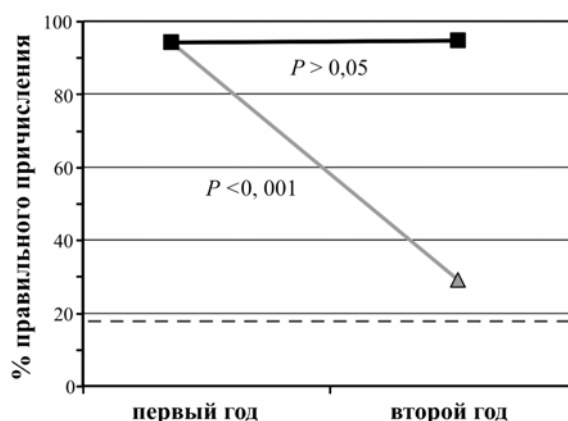


Рисунок 12. Средние для 22 желтых сусликов проценты правильного причисления криков тревоги к особи, рассчитанные на основе дискриминантного (черные квадраты) и кроссвалидационного (серые треугольники) анализов. Пунктиром показана величина случайного причисления криков к особи (18.1%) (36).

Для обоих видов сусликов в течение каждой записи индивидуальные особенности в криках тревоги были очень хорошо выражены. Величины правильного причисления всегда превышали 90% (рис. 11, 12). Для крапчатого суслика кроссвалидация выборок по дискриминантным ключам 1-ой записи показала неуклонное снижение процента правильного причисления криков к особи при увеличении временного интервала между записями (рис. 11). Уже через день процент правильного причисления криков к особи достоверно снижался до 54.0% ($\chi^2_1=69.06$; $p<0.001$). Увеличение интервала между записями от одного дня до 2 недель сопровождалось достоверным снижением процента правильного причисления криков до 34.2% ($\chi^2_1=14.82$; $p<0.001$). Вместе с тем, даже через год (33.0%), процент правильного причисления всегда достоверно превышал случайную величину (через день: $\chi^2_1=45.07$; $p<0.001$; через 2 недели: $\chi^2_1=7.93$; $p<0.01$; через год: $\chi^2_1=6.66$; $p<0.01$) (28). Для желтого суслика кроссвалидация выборки криков

тревоги 2-го года по дискриминантным ключам 1-го года (рис. 12) также показала достоверное снижение процента правильного причисления криков к особи до 29.2% ($\chi^2_1=188.27$; $p<0.001$), однако эта величина всё же достоверно превышала случайную ($\chi^2_1=7.06$; $p<0.01$) (36).

У обоих видов сусликов особи различались по способности сохранять стабильной структуру своих криков. Через год с вероятностью не ниже 50% из общей выборки выделялись крики тревоги только 6 из 20 (30%) крапчатых сусликов и 6 из 22 (27%) жёлтых сусликов (28; 36; 38). Для желтых сусликов было показано, что ни возраст (тест Манна-Уитни, $U=42,5$; $p=0,69$; $n_1=6$, $n_2=16$), ни пол (тест Фишера, $p=1,0$), ни год сбора записей (тест Фишера, $p=1,0$), ни смена социального окружения ($U=31$; $p=0,21$; $n_1=6$, $n_2=16$) не показали достоверного влияния на сохранение стабильной структуры криков после спячки (36). Таким образом, индивидуальные признаки в звуках сохраняются стабильными не у всех представителей вида. Возможно, такая поведенческая разнокачественность особей может отражать скрытые нервно-физиологические особенности животных.

В течение жизни особи индивидуальные особенности в звуках могут усиливаться и ослабляться, как это было показано для свистовых криков птенцов японского журавля (31). Звуки 16 птенцов японского журавля (6 самцов и 10 самок) записывали в трех возрастных периодах (14-30 на особь на возраст, всего 1390 звуков), охватывающих 4-34 день жизни («лето»), 107-163 день жизни («осень») и 325-420 день жизни («весна»). Период «лето» соответствовал времени, когда дикие японские журавли ведут семейно-территориальный образ жизни, период «осень» – времени формирования предотлетных скоплений и переходу к жизни в стаях, а период «весна» – времени отделения молодых журавлей от родителей и переходу к самостоятельной жизни. Величина правильного причисления звуков к особи на основе дискриминантного анализа в период «лето» была достаточно высокой и составляла 62.1%. В период «осень» величина правильного причисления была достоверно выше - 75.8%, чем в период «лето» ($\chi^2_1=20.1$, $p<0.001$), однако к периоду «весна» величина правильного причисления резко снижалась до 46.5% ($\chi^2_1=83.7$, $p<0.001$).

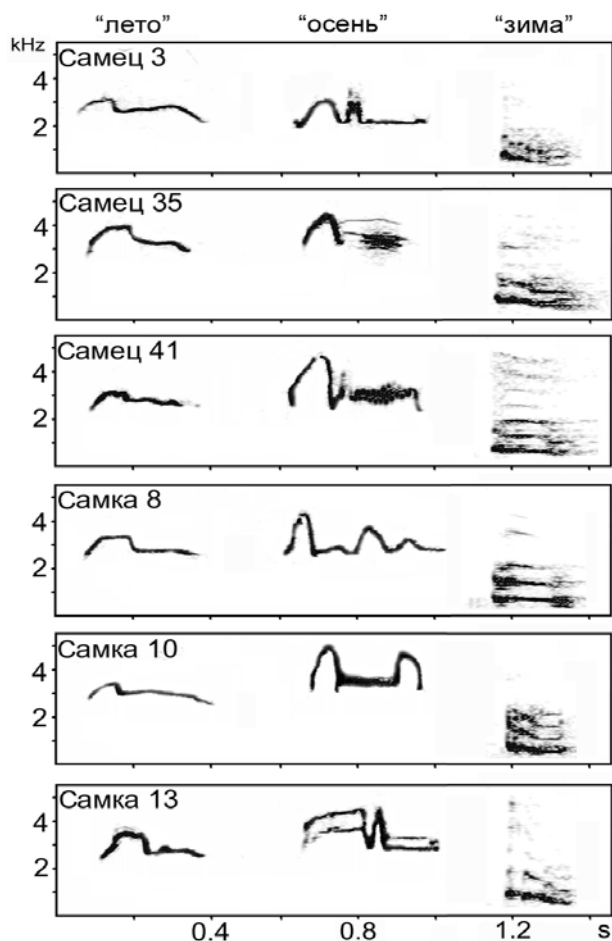


Рисунок 13. Спектрограммы свистовых звуков шести птенцов японского журавля в трех возрастных периодах. Обратите внимание на индивидуально специфичный рисунок крика каждого из птенцов в период «осень» (31).

Спектрограммы звуков шести птенцов, записанных в каждый из трех возрастных периодов, демонстрируют качественные различия, которые эти звуки приобретают «осенью» (рис. 13). В это время крики птенцов показывали отличительный «сигнатурный» рисунок за счет разных акустических признаков, например, особенностей частотной модуляции (самец 3, самки 8 и 10), одновременного использования двух частот (самец 35 и самка 13), использования амплитудной модуляции (самец 41), а также появления дополнительных частотных пиков, наблюдавшихся у всех птенцов. Напротив, «весной», после ломки голоса, крики птенцов становились гораздо проще по структуре и индивидуально специфичные признаки в них практически отсутствовали.

Таким образом, в первый месяц жизни птенца японского журавля индивидуальные различия в свистовых звуках выражены уже достаточно хорошо, однако особенно яркими индивидуальные особенности становятся к возрасту 3.5-5.5 месяцев, когда в природе журавли формируют стаи и резко возрастает возможность спутать своего и чужого птенцов из-за присутствия большого числа подростков в плотных скоплениях. В это время индивидуальные различия проявляются как в значениях частотно-временных параметров звуков, так и в специфическом, «сигнатурном» рисунке звука каждого птенца. После ломки голоса и распада семей, в возрасте около года, индивидуальные различия в звуках птенцов ослабевают (31).

Для 35 детенышей джейрана было проведено сравнение индивидуальных особенностей в носовых звуках в возрасте 3-6 недель (20-25 звуков на особь, всего 858 звуков) и в возрасте 23-26 недель (20-25 звуков на особь, всего 843 звука) (51; 57). Дискриминантный анализ показал, что индивидуальные признаки в звуках детенышей были выражены очень сильно (52.1%), в 6 раз превышая случайную величину (8.8%) (рис. 14). Выраженность индивидуальных особенностей в звуках подростков еще более усилилась (64.4%) и стала в 7 раз выше случайной (9.0%). Мы предположили, что усиление индивидуальной специфики в голосе подростков джейрана может обеспечивать долговременные социальные связи у этого вида. В некоторых случаях семейные группы из матери и дочери у этого вида сохранялись даже после появления у обеих самок собственных детенышей. Также отмечено восстановление пространственной связи между взрослой самкой и ее детенышем-самцом после окончания периода гона. Другое возможное объяснение – что усиление индивидуальных особенностей может быть следствием условий содержания детенышей в больших группах, в которых им пришлось использовать индивидуально различимые близкодистантные звуки для формирования и поддержания социальных отношений (51; 57).

Однако, при кроссвалидации звуков подростков к особи на основе дискриминантных уравнений, рассчитанных по звукам детенышей, величина правильного причисления составила всего 6.3% и не отличалась от случайной (рис. 14), несмотря на то, что классификация в оба возраста была основана на одних и тех же параметрах звуков (основной частоте и частотах третьей и четвертой формант). Это означало, что в процессе взросления носовые звуки джейрана полностью теряли признаки, которые ранее позволяли надежно классифицировать их к особи. Очевидно, что у молодых животных индивидуальные особенности в звуках находятся под воздействием постоянных изменений за счет роста вокального аппарата. Различные акустические параметры меняются нескоординированно, поэтому индивидуальные особенности должны постоянно обновляться в процессе роста особей (51).

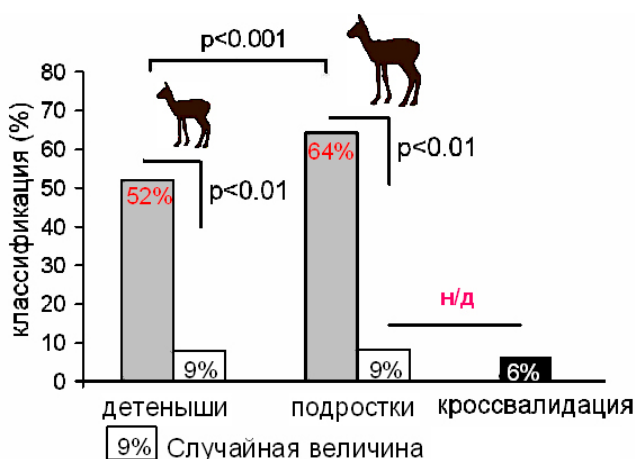


Рисунок 14. Классификация звуков детенышей джейрана к особи. Серые столбцы – величины классификации звуков детенышей и подростков на основе дискриминантного анализа и результаты сравнения (тест χ^2). Белые столбцы – величины случайной классификации и результаты сравнения случайной и наблюдаемой величин. Черный столбец – величина кроссвалидации звуков подростков на основе дискриминантных уравнений, рассчитанных по звукам детенышей (51).

ГЛАВА 4. Соотношение индивидуальных и других (половых, возрастных, семейных) особенностей в звуках

Вопрос о соотношении индивидуальных признаков в звуках с другими особенностями, проявляющимися в вокальном поведении, является очень интересным и наименее исследованным. Комплексный анализ структуры звуков может показать, как

соотносятся индивидуальные, половые, возрастные, семейные и другие особенности в звуках и выявить акустические признаки, которые кодируют те или иные особенности. Немногие исследования, проведенные на ряде видов млекопитающих и птиц (к прим., Lessells et al., 1995; Ballintijn, ten Cate, 1997; Reby et al., 1999; Blumstein, Munos, 2005), носят частный характер и не дают полного ответа на эти вопросы. Исследование выраженности разных особенностей в звуках позволяет прояснить формирование признаков индивидуальности, пола, возраста и родства в акустических сигналах животных.

Для выявления соотношения различных признаков в звуках мы использовали многофакторный дисперсионный и дискриминантный анализы. Для сравнения выраженности разных признаков в звуках важны не абсолютные величины правильного причисления дискриминантного анализа, а степень различий между наблюдаемыми и случайными величинами причисления звуков к индивидуальности, полу, семейной группе и породе. В таблице 3 суммированы данные по соотношению разных признаков в лае домашних собак (12), криках тревоги крапчатого и желтого сусликов (9; 42; 85), ротовых и носовых звуках детенышей джейрана (43), свистовых звуках птенцов японского журавля (21), двухударных криках краснозобой казарки (82), свистовых криках белолицей свистящей утки (11). Также, мы включили в таблицу 3 данные по соотношению разных признаков в криках тревоги желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris*, которые были любезно предоставлены нам Д. Блюмштейном (D. Blumstein, University of California, USA) и переработаны нами для сравнения с аналогичными данными по крапчатому и желтому сусликам (42).

Таблица 3. Сравнение результатов дискриминантного анализа по причислению звуков к особи, полу, возрасту, семейной группе или породе у разных видов млекопитающих и птиц. В скобках приведены случайные величины.

Вид	N особей/ n звуков	Величины правильного причисления			
		Особь	Пол	Возраст	Родство/ порода
Домашняя собака, лай (12)	27 особей, 3767 звуков	63.5% (9.3%)	67.9% (58.7%)		71.6% (54.3%)
Крапчатый суслик, крики тревоги (9)	19 особей, 892 звука	95.9% (7.7%)	71.5% (50.0%)		
Крапчатый суслик, крики тревоги (42)	96 особей, 949 звуков	71.2% (5.7%)	54.8% (53.6%)	73.1% (54.9%)	
Желтый суслик, крики тревоги (42)	100 особей, 984 звука	90.4% (6.0%)	64.3% (53.6%)	88.2% (53.9%)	
Желтый суслик, крики тревоги (85)	30 особей, 285 звуков	94.4% (14.3%)			64.9% (16.7%)
Желтобрюхий сурок, крики тревоги (42)	85 особей, 424 крика	81.6% (12.5%)	65.6% (57.3%)	88.9% (56.5%)	
Джейран, 3-6 недельные детеныши, ротовые звуки (43)	20 особей, 480 звуков	75.2% (13.0%)	74.0% (57.1%)		
Джейран, 3-6 недельные детеныши, носовые звуки (43)	20 особей, 483 звука	64.8% (13.2%)	74.3% (56.6%)		
Японский журавль, 3.5-5.5 месячные птенцы, свисты (21)	14 особей, 420 звуков	96.2% (15.2%)	75.7% (58.3%)		71.4% (37.7%)
Краснозобая казарка, двухударные крики (82)	34 особи, 555 звуков	85.6% (14.7%)	87.2% (79.2%)		
Белолицая свистящая утка, громкие свисты (11)	23 особи, 344 звука	93.9% (7.1%)	100%		

Для всех изученных видов, кроме белолицых свистящих уток, выраженность индивидуальных особенностей в звуках значительно превосходила признаки, связанные с

полом, возрастом и родством. К примеру, в криках тревоги крапчатого суслика величина правильного причисления звуков к особи превышала случайную величину в 11 раз, а в криках тревоги желтого суслика - в 15 раз, тогда как величины правильного причисления звуков к возрасту и полу у этих видов превышали случайные величины не более чем в полтора раза (рис. 15) (42). У детенышей джейрана величина правильного причисления звуков к особи была выше случайной в 5.8 раз для ротовых звуков и в 4.9 раз для носовых звуков (рис. 16) (43). У домашних собак (12), крапчатых сусликов (42) и краснозобых казарок (82) величины причисления звуков к полу не отличались достоверно от случайной величины. Для крапчатого суслика (42), желтого суслика (42; 85), желтобрюхого сурка (42) и джейрана (43) ключи к индивидуальной принадлежности являлись интегральными, «вбирая» в себя ключи к полу, возрасту и родству. Вероятно, ведущим фактором внутривидовой изменчивости звуков являются индивидуальные особенности, которые лежат в основе формирования акустических ключей к полу, возрасту и родству.

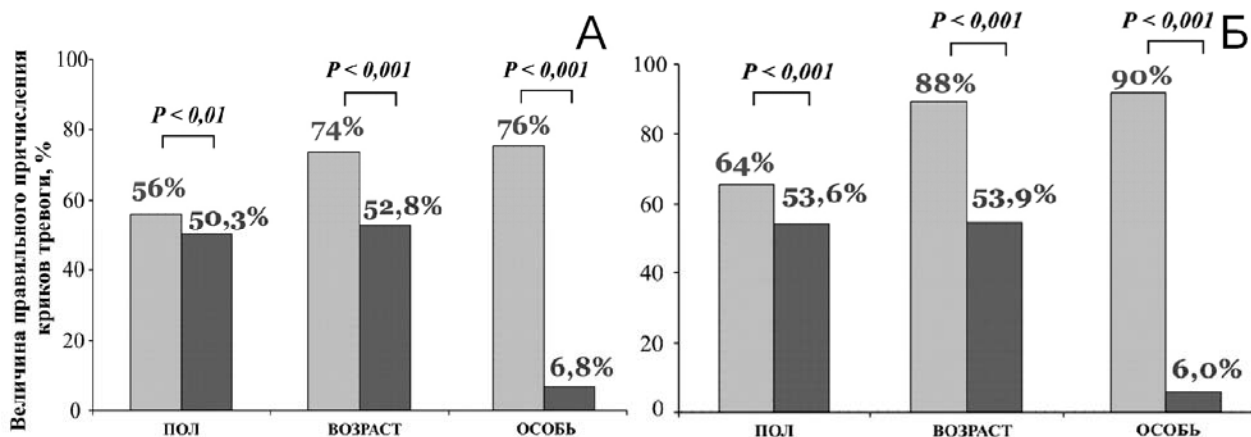


Рисунок 15. Сравнение величин правильного причисления (светлые столбцы) криков тревоги крапчатого суслика (А) и желтого суслика (Б) к полу, возрастной группе и особи со случайными величинами правильного причисления (темные столбцы) (42).

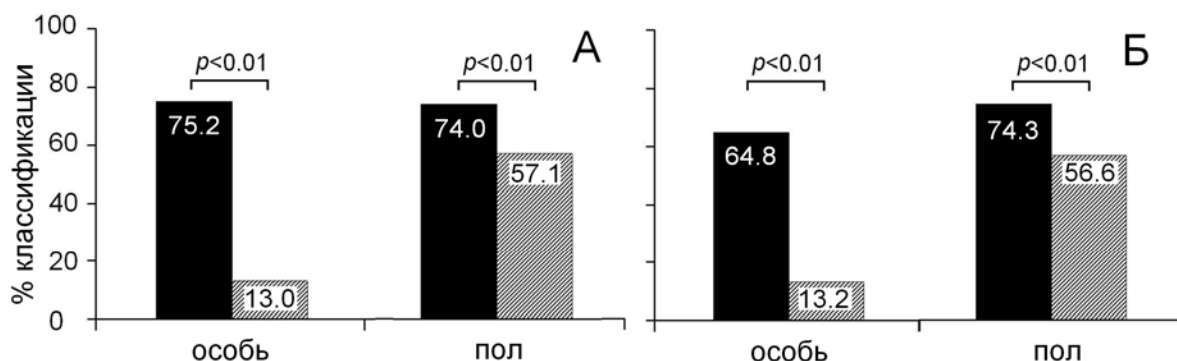


Рисунок 16. Сравнение величин правильного причисления (темные столбцы) ротовых звуков (А) и носовых звуков (Б) детенышей джейрана к особи и полу со случайными величинами правильного причисления (светлые столбцы) (43).

Однако белолицые свистящие утки представляли примечательное исключение из общего правила. Несмотря на то, что индивидуальные особенности в свистовых криках самцов и самок были очень высокими (98.8% и 93.2% соответственно), между полами различия достигали 100% (11). Максимальная основная частота в криках самок всегда была выше, чем в криках самцов (рис. 17), перекрытие между значениями этого параметра между полами отсутствовало, и включения в анализ только одного этого параметра было достаточно для 100% правильной классификации (11; 68; 70; 77). Кластерный анализ подтвердил результаты дискриминантного, поскольку самцы и самки белолицых уток сгруппировались в два отдельных кластера (рис. 17). Таким образом, громкие свистовые крики белолицых свистящих уток обладают структурными признаками, надежно кодирующими как индивидуальность, так и пол кричащего.

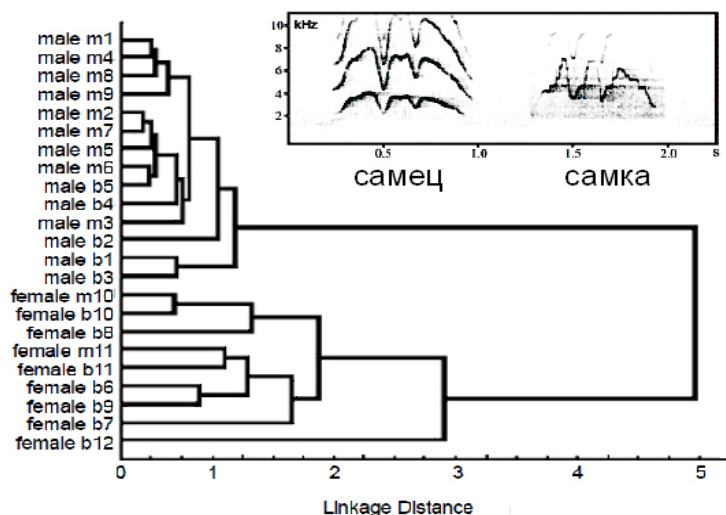


Рисунок 17. Дендрограмма, построенная на основе кластерного анализа с использованием метода взвешенных средних, иллюстрирующая сходство в свистовых криках 23 белолицых свистящих уток (11). Обратите внимание на то, что особи одного пола объединяются в общие группы. Во врезке приведены спектрограммы свистовых криков самца и самки белолицей свистящей утки.

Свистящие утки относятся к мономорфным видам птиц, у которых самцы и самки совершенно неотличимы по внешним признакам: окраске, размерам и поведению (Johnsgard, 1971; Petrie, Rogers, 1997). Последующий анализ видоспецифических криков от 59 особей четырех видов свистящих уток: 23 белолицых, 11 рыжих, 17 кубинских и 8 осенних (1-10 звука на особь, всего 404 звука) выявил ярко выраженные половые различия в спектральной структуре громких свистовых криков каждого из видов и позволил описать простые алгоритмы определения пола по рисунку громких свистовых звуков (26). У белолицых и рыжих свистящих уток максимальная основная частота криков всегда была выше у самок, чем у самцов, у кубинских – наоборот, ниже у самок, чем у самцов. У осенних свистящих уток средняя длительность ноты всегда была короче у самок, чем у самцов. У всех четырех видов величины акустических параметров никогда не перекрывались между полами, что исключало необходимость применения статистического анализа. Эффективность акустического метода определения пола была оценена по сравнению с методами молекулярно-генетического анализа и инспекции клоаки (26). Обнаружено, что акустический метод дает 100% совпадение с определением пола по ДНК, тогда как клоакальная инспекция – только 89.8% совпадений. Однако при той же самой надежности, что и молекулярно-генетический метод определения пола, акустический метод гораздо более прост и дешев и не требует поимки птиц. Достаточно единственного крика, чтобы безошибочно определить пол у любого из четырех видов уток (26; 70; 73; 77). Проигрывания видоспецифических громких свистовых криков вне периода размножения подтвердили простоту и эффективность этой методики для получения вокального ответа от птиц и записей криков для анализа (74).

Таким образом, свистящие утки, по-видимому, представляют группу видов, у которых внешний половой диморфизм заменен четкими половыми различиями в структуре громких свистовых звуков. Однако у двух других видов птиц без внешнего полового диморфизма, включенных в наше исследование, краснозобой казарки и японского журавля, различия в звуках самцов и самок не позволяли надежно распознавать пол. У краснозобых казарок дискриминантный анализ показал, что величины причисления двухударных криков к полу не отличались достоверно от случайной величины (табл. 3) (82). В дуэтах двух пар взрослых японских журавлей максимальная частота криков самца была достоверно выше, чем максимальная частота криков самки (критерий Вилкоксона, $n=15$, $T=0$, $Z=3.4$, $p<0.001$), тогда как во всех дуэтах остальных 8 пар максимальная частота криков самца была достоверно ниже, чем у самки ($n=73$, $T=0$, $Z=7.42$, $p<0.001$) (23).

Однако у двух последних видов в вокальном репертуаре присутствуют сложные акустические демонстрации – дуэты, представляющие собой определенным образом чередующиеся последовательности криков партнеров пары. В дуэтах самцы и самки обоих видов исполняют принципиально различные вокальные партии, которые надежно маркируют их пол. Так, у японского журавля на каждый крик самца приходится от 1 до 4 криков самки, кроме того, один из этих криков самки всегда накладывается на вторую

половину каждого крика самца (23; 30; 87). В триумфальных церемониях пар краснозобой казарки на каждый крик самца обычно приходится два крика самки (1; 2; 3), кроме того, крики самки значительно ниже по основной частоте, несмотря на то, что масса самцов больше массы самок (2; 3; 4). Поэтому в парах японских журавлей и краснозобых казарок пол партнера может быть легко определен по его партии в дуэте.

Таким образом, отсутствие различий в размерах и окраске оперения самцов и самок у мономорфных видов птиц может компенсироваться усилением полового диморфизма в вокализациях. Вокальный половой диморфизм может проявляться как на уровне дуэтных партий самца и самки, как у японских журавлей и краснозобых казарок, так и на уровне отдельных звуков, частотные диапазоны которых не перекрываются, как у четырех видов свистящих уток.

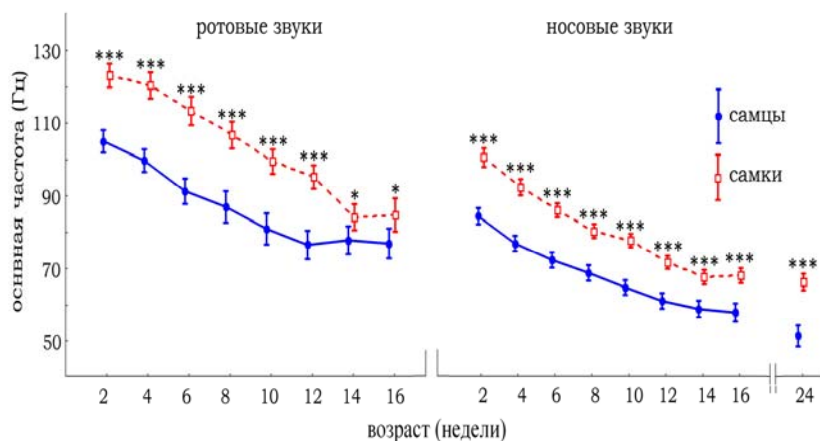


Рисунок 18. Изменение значений основной частоты ротовых и носовых звуков самцов и самок детенышей джейрана по мере взросления. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между полами (пост-хок тест Ньюмана-Кейла, * - $p < 0.05$, *** - $p < 0.001$) (46).

Для млекопитающих обычно постулируется сильная связь между размерами тела и частотными параметрами звука. Поскольку у млекопитающих основная частота звука в первую очередь зависит от длины и массы вибрирующей части голосовых связок (Titze, 1994), то увеличение гортани и голосовых связок должно приводить к снижению основной частоты (Fitch, Hauser, 2002). Детеныши имеют маленькие голосовые связки, которые издают звуки с высокой частотой, взрослые животные — большие голосовые связки и низкую частоту голоса (Morton, 1977; Owings, Morton, 1998; Fitch, Hauser, 2002; Никольский, 2007). Джейран показывает пример такого снижения основной частоты с возрастом (рис. 18) (45; 46).

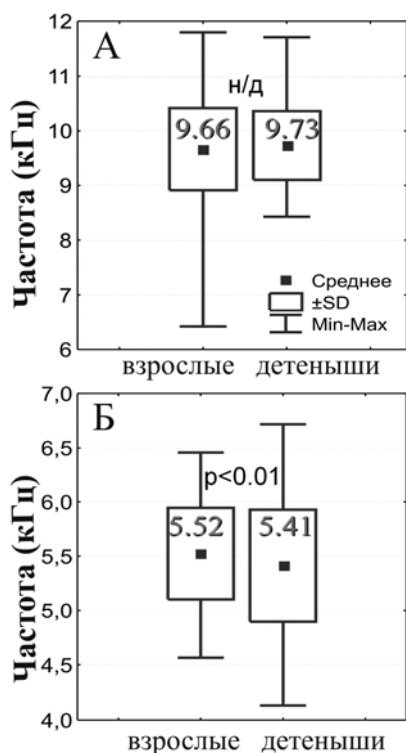


Рисунок 19. Сравнение значений максимальной основной частоты крика тревоги взрослых и детенышей у крапчатого (А) и желтого (Б) сусликов (84).

Однако исследование связанных с возрастом признаков звуков в природных колониях двух видов зимоспящих грызунов: крапчатого и желтого сусликов показало, что в основной частоте криков тревоги этих видов отсутствовали какие-либо вокальные ключи к возрасту и размерам тела (17; 39; 49).

Средние величины максимальных значений основной частоты не различались между перезимовавшими взрослыми и 4-5 недельными детенышами у крапчатого суслика (47 взрослых и 21 детеныш, 3-10 звуков на особь, всего 659 звуков), и были даже достоверно ниже у детенышей желтого суслика (25 взрослых и 25 детенышей, 10 звуков на особь, всего 500 звуков) по сравнению со взрослыми (тест Манна-Уитни, $U=43006$, $p=0.29$ и $U=26317$, $p<0.01$ соответственно) (рис. 19) (17). Анализ промеров черепов (череп 34 взрослых и 26 детенышей крапчатого и 34 взрослых и 31 детеныша желтого суслика из коллекции ЗММУ) и гортаней показал,

что этот результат не был вызван опережающими темпами роста черепа или гортани у детенышей по сравнению с другими частями тела. У обоих видов сусликов линейные размеры гортаней молодых особей были на 20-30% меньше, чем у взрослых, а длины черепов – меньше на 12-20% (17). Также было показано, что корреляция между максимальными значениями основной частоты и весом тела отсутствовала как внутри возрастных классов, так и на общей выборке из взрослых и детенышей для каждого из двух видов (рис. 20) (17).

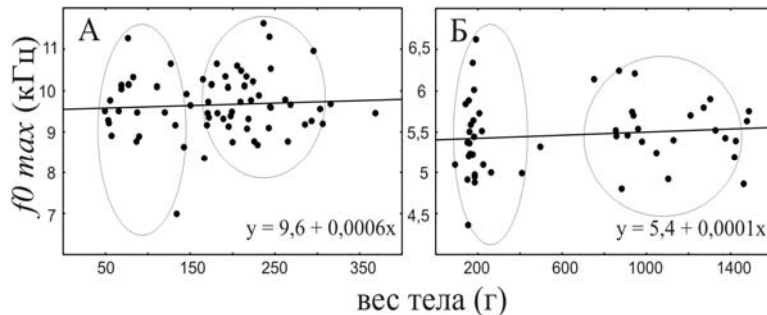


Рисунок 20. Линейная регрессия между весом тела и максимальной основной частотой ($f_0 \max$) криков тревоги у крапчатого (А) и желтого (Б) сусликов. Эллипсы охватывают подгруппы детёнышей (слева) и взрослых особей (справа) (17).

Также были изучены изменения в структуре криков тревоги по мере взросления у 7 крапчатых и 8 желтых свободноживущих индивидуально распознаваемых сусликов, от которых имелись записи криков как в первый (детёныши), так и во второй год жизни (взрослые после выхода из зимней спячки) (39). Не было обнаружено влияния возраста на основную частоту криков тревоги (дисперсионный анализ повторных измерений, крапчатый суслик: $F_{1,6}=0.17$, $p=0.69$; желтый суслик: $F_{1,7}=0.14$, $p=0.72$). У трех из 7 крапчатых сусликов и у четырех из 8 желтых сусликов основная частота криков с возрастом снижалась, а у остальных особей – повышалась (рис. 21). В то же время, за год, прошедший между первой и второй записями, масса тела у сусликов обоих видов увеличилась в 2-3 раза (39).

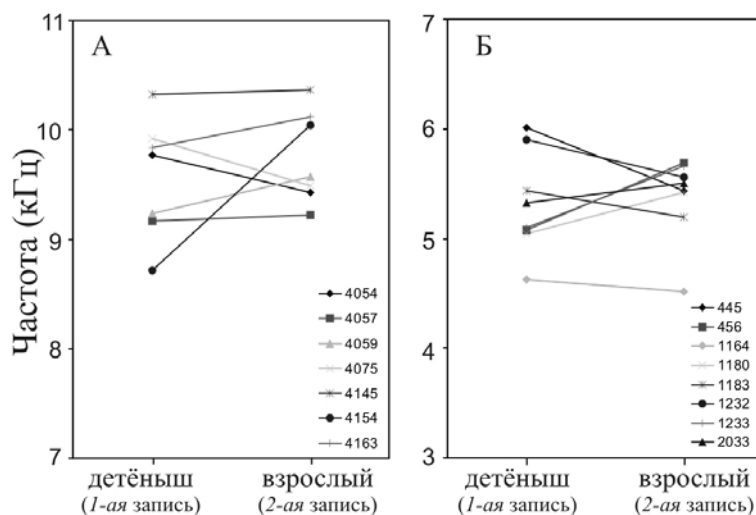


Рисунок 21. Изменения максимальной основной частоты криков тревоги в процессе взросления у 7 особей крапчатого суслика (А) и 8 особей желтого суслика (Б) (39).

При сравнении криков тревоги взрослых и детёнышей крапчатого суслика из двух удаленных поселений (80 взрослых и 80 детёнышей, 10 звуков на особь, всего 1600 звуков), мы также не обнаружили влияния возраста на максимальную основную частоту криков ни в одном из поселений (рис. 22) (49). В то же время, основная частота крика тревоги в одном поселении была более чем на килогерц (примерно на 14%) выше, чем в другом (9.71 ± 0.6 и 8.47 ± 0.57 кГц соответственно, дисперсионный анализ, $F_{1,156}=183.35$; $p<0.001$). Также, регрессионный анализ не обнаружил достоверного влияния массы тела на основную частоту криков тревоги взрослых и детёнышей ни в одном из поселений ($p>0.3$ для всех четырех сравнений) (49).

Неразличимость частот криков тревоги взрослых и детёнышей у крапчатого и желтого сусликов позволило нам выдвинуть гипотезу, что низкая основная частота криков детёнышей может представлять специальную адаптацию их вокального поведения (17; 39; 49). Вероятно, детёныши могут растягивать свои более эластичные голосовые связки и удлинять их. Так как более длинные связки производят более низкочастотные крики, эта настройка вокального аппарата позволяет продуцировать

более низкочастотные крики, чем можно ожидать исходя из малых размеров детенышей. Поскольку смертность от хищников у детенышей наземных беличьих гораздо выше, чем у перезимовавших взрослых животных (Sibly et al., 1997), можно предположить, что, понижая частоту своих криков тревоги до уровня взрослых, детеныши затрудняют свое обнаружение хищниками и снижают связанный с возрастом риск гибели. Поскольку среди наземных беличьих широко распространен инфантицид (Sherman, 1981; Ebensperger, 1998), такая вокальная мимикрия также может уменьшать вероятность быть обнаруженным и убитым конспецификом. Поэтому имитация детенышами частоты криков взрослых должна приводить к снижению инфантицида и риска гибели от хищников, охотящихся только на детенышей, но не на взрослых сусликов. Хищники и конспецифики могут принимать крики детенышей из густой травы или нор за крики взрослых и игнорировать их как потенциальную добычу (17).

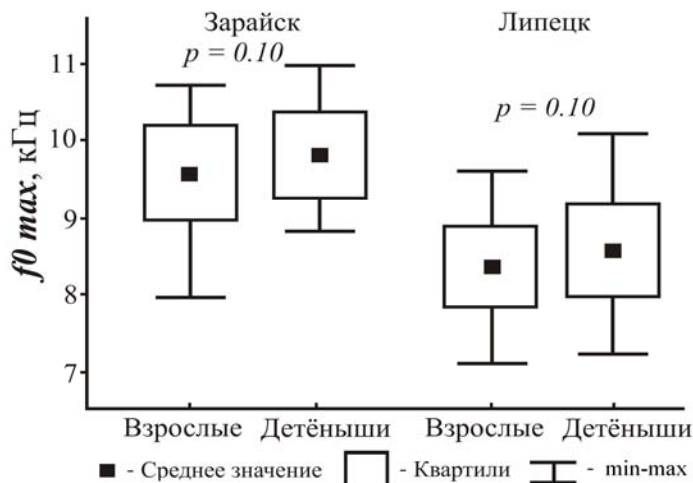


Рисунок 22. Сравнение значений максимальной основной частоты ($f_0 \max$) крика тревоги взрослых и детенышей у крапчатого суслика из двух удаленных поселений (Зарайск и Липецк) (49).

Дополнительные свидетельства в пользу гипотезы вокальной мимикрии детенышей под взрослых у сусликов следуют из результатов сравнения основных частот криков тревоги других видов сусликов. У большого *Spermophilus major* и краснощекого *S. erythrogenys* сусликов максимальная

основная частота криков тревоги взрослых на 1.8 и 2.6% выше, чем у детенышей, и различия не достигают порога достоверности (Жилин, 2002). У малого суслика крики взрослых особей ниже по основной частоте по сравнению с детенышами на 4.7%, различия достоверны (Никольский, 2007). У суслика Ричардсона *S. richardsonii* основная частота криков взрослых на 10.5% ниже, чем у детенышей, но различия между возрастными группами недостоверны из-за высокой изменчивости признака и небольшой выборки (Swan, Hare, 2008). Кроме того, взрослые суслики Ричардсона неспособны различать проигрываемые крики тревоги детенышей и взрослых своего вида (Swan, Hare, 2008). Таким образом, у всех шести исследованных видов сусликов основная частота криков тревоги детенышей лежит в пределах изменчивости основной частоты криков взрослых и почти не снижается с возрастом, в отличие от большинства других видов млекопитающих (Никольский, 2007; 17). Такое единообразие в характере возрастных различий у сусликов особенно удивительно, если принять во внимание что крики тревоги этих видов очень сильно различаются по временной структуре и характеристике частотной модуляции (Никольский, 1979; Davis, 1984).

Другое свидетельство того, что детеныши способны в широких пределах изменять параметры своих звуков, идет из изучения вокального онтогенеза японского журавля (19; 20; 31; 34). На протяжении первых 6-7 месяцев жизни частотно-временные характеристики трелей и свистовых звуков птенцов японского журавля практически не меняются (19). Ломка голоса у птенцов японского журавля проходит в возрасте 7-10 месяцев жизни; при этом в звуках помимо старой «птенцовой» частоты, лежащей выше 1500 Гц, появляется вторая основная частота, лежащая ниже 1000 Гц (34).

Во время ломки голоса звуки подростков становятся бифоническими, то есть в их спектре присутствуют две основные частоты. Бифоническая трель (рис. 23) содержит две основные частоты, верхняя из которых соответствует частоте трелей маленьких птенцов и варьирует от 2.21 ± 0.39 до 3.94 ± 0.4 кГц, а вторая – трели взрослого журавля, и ее значения лежат ниже 1.5 кГц. Бифонический свистовой звук (рис. 23) также содержит две основные частоты, верхняя из которых варьирует от 2.38 ± 0.27 до 4.4 ± 0.57 кГц и

соответствует частоте маленьких птенцов, а нижняя лежит в пределах 0.6-1.3 кГц и соответствует частоте криков взрослых журавлей. В процессе ломки голоса «птенцовая» частота исчезает, и крики становятся монофоническими, с одной лишь нижней основной частотой (рис. 23) (31; 34).

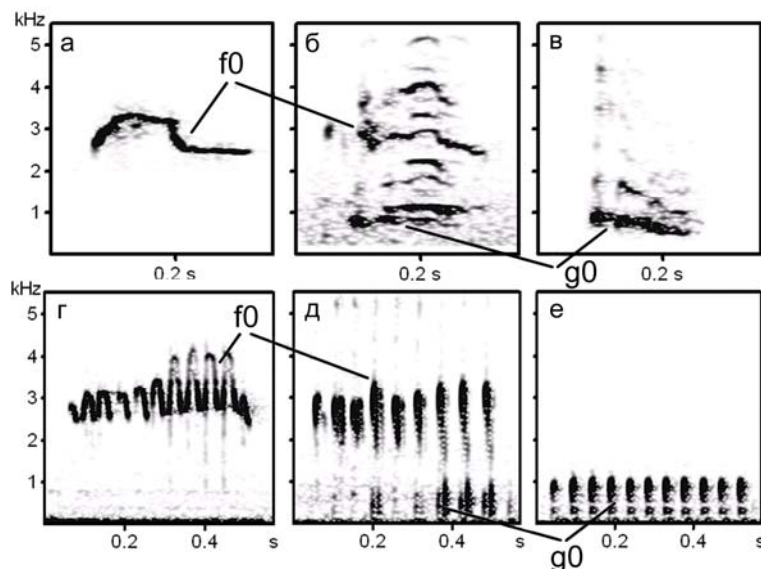


Рисунок 23. Спектрограммы свистовых звуков (а-в) и трелей (г-е) птенцов японского журавля до (а, г), во время (б, д) и после (в, е) ломки голоса; f0 – верхняя, «птенцовая» основная частота, g0 – нижняя, «взрослая» основная частота (19).

Таким образом, в онтогенезе журавлей происходит длительное сохранение высокочастотных ювенильных криков и формирование низкочастотных взрослых криков через стадию ломки голоса. Как в трелях, так и в свистовых звуках японского

журавля основная частота не опускается ниже 1500 Гц до начала ломки голоса. При этом вес птенца за первые 6-7 месяцев жизни увеличивается более чем в 60 раз, с 0.15 ± 0.02 до 9.38 ± 1.23 кг и становится неотличимым от веса взрослых птиц 9.09 ± 0.80 кг (пост-хок тест Тьюки, $p=0.83$) (34). К 3-4-месячному возрасту также заканчивается формирование трахеального удлинения - характерного для журавлей образования вокального аппарата (Niemeier, 1979; 20). Однако ни размеры птенца, ни развитие его вокального аппарата никак не связаны с ломкой голоса, которая начинается гораздо позднее.

Взрослые японские журавли долго не расстаются со своим птенцом и продолжают заботиться о нем до окончания зимовки и наступления нового сезона размножения (Archibald, 1976; Kamata, 1994). Длительное сохранение такой инфантильной черты как высокочастотные «птенцовые» звуки, по-видимому, имеет ключевое значение для получения птенцом продолжительной родительской заботы, и возможно, также служит для снижения внутривидовой агрессии в мигрирующих и зимующих стаях японских журавлей. Ломка голоса у молодых журавлей, после которой их звуки практически не отличаются по своим характеристикам от звуков взрослых птиц, по времени совпадает с разрывом связи с родителями, которые начинают готовиться к следующему сезону размножения (34).

Как и многие другие газели, детеныши джейрана способны издавать звуки как через открытый рот, так и через нос. Анализ звуков 20 детенышей джейрана в возрасте 3-6 недель показал, что индивидуальные особенности были лучше выражены в ротовых звуках (18-25 звуков на особь, всего 480 звуков) по сравнению с носовыми (21-25 звуков на особь, всего 483 звука) (43). Дискриминантный анализ, основанный на одних и тех же акустических параметрах, показал, что величина правильного причисления к особи в случае ротовых звуков была достоверно выше и составляла 75.2%, тогда как в случае носовых 64.8% ($\chi^2_1=11.92$, $p<0.001$) (рис. 16). Детеныши, как правило, издавали ротовые звуки в ситуациях большего возбуждения. В природе детеныши используют ротовые звуки только в тревожных ситуациях, к примеру, при потере визуального контакта с матерью. Поскольку при издавании звуков через нос происходит дополнительное ослабление интенсивности звуковой волны за счет абсорбции ее носовым эпителием (Fitch, 2000), ротовые звуки были значительно громче носовых. Поэтому переход от носовых к ротовым звукам не только усиливает индивидуальные особенности, но и повышает заметность кричащего за счет увеличения громкости. Таким образом, попеременное использование ротовых и носовых звуков может позволять детенышам усиливать индивидуальность в голосе при необходимости в материнской заботе (43).

ГЛАВА 5. Проявление эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих

Эмоциональное возбуждение может проявляться в любых звуках, независимо от их принадлежности к той или иной коммуникативной системе - речи людей, плаче младенцев и звуках животных, в первую очередь млекопитающих. Те факты, что животные могут «считывать» эмоциональное возбуждение из речи людей, равно как и то, что люди способны оценивать эмоциональное возбуждение животных по их крикам, были впервые обобщены Ч. Дарвином в книге «Выражение эмоций у человека и животных» (Darwin, 1872). Однако лишь гораздо позднее, с развитием звукозаписи и звукового анализа, появилась возможность приступить к поиску ответов на конкретные вопросы, касающиеся проявления эмоционального возбуждения в звуках животных и человека. Прежде всего следовало выяснить, какие параметры звуков и в каких пределах могут меняться при смене эмоционального возбуждения, а также насколько эти параметры и их изменения сходны у разных видов животных и у человека.

Во второй половине XX в. был сделан ряд открытий, заложивших научную базу под сравнительные исследования эмоционального возбуждения в звуках людей и животных (обзоры - **5; 29**). Во-первых, было обнаружено, что подавляющее большинство звуков млекопитающих обусловлены эмоциями, и были выявлены связи между звуками и эмоциями на уровне головного мозга (Jurgens, Ploog, 1970, 1981; Jurgens, 1979, 1988; Ploog, 1988, 1992). Во-вторых, на основе эмпирических данных, свидетельствующих об общих для разных видов млекопитающих и птиц закономерностях изменения структуры звуков в зависимости от степени агрессивности и страха, испытываемого животным, были разработаны «мотивационно-структурные правила» описывающие связь между структурой звуков и выраженностью этих состояний (Morton, 1977). В-третьих, была предложена теоретическая модель развития «честного сигнала», определяющая условия, при которых структура звука должна отражать степень психологического комфорта и соответственно аффективное состояние кричащего животного (Zahavi, 1977, 1982).

Объективная регистрация изменений эмоционального возбуждения животного при его естественном поведении чрезвычайно сложна. Это заставляет исследователей, изучающих взаимосвязи между структурой звуков и эмоциональным возбуждением, отдавать предпочтение экспериментальным подходам. Другая сложность состоит в том, что у млекопитающих большинство звуков связано с негативным эмоциональным состоянием, а в тех случаях, когда животное испытывает позитивные или нейтральные эмоции, оно вокализирует гораздо реже (Jurgens, 1976, 1979; Blumstein et al., 2006). Поэтому исследователи, как правило, оценивают изменение структуры звуков в зависимости от степени негативного эмоционального возбуждения, степени дискомфорта животного (к примеру, Weary et al., 1998; Watts, Stookey, 1999; Fichtel et al., 2001; Kirchhof et al., 2001; Чаадаева, 2005; Pongracz et al., 2006).

Мы выполнили три серии экспериментов: с большими и светлыми песчанками (**29; 67**) и с обыкновенными лисицами (**37; 40**). Далее мы провели синтез собственных и литературных данных с целью выявить наиболее универсальные индикаторы негативного эмоционального возбуждения в структуре звуков млекопитающих и человека (**29**).

Эксперименты с двумя видами песчанок проходили по единой схеме. При ссаживании двух конспецифических незнакомых половозрелых самцов на нейтральной территории после короткого периода взаимных угроз один из партнеров «признавал себя побежденным», и в дальнейшем только защищался и кричал. Второй, победитель, продолжал молча угрожать (**29; 67**). Для оценки уровня эмоционального возбуждения кричащего мы использовали дистанцию между победителем и побежденным, поскольку ранее была установлена прямая зависимость между сокращением дистанции и усилением угрожающего поведения победителя (**67**). Мы считали, что увеличение дистанции ведет к снижению, а сокращение – к повышению дискомфорта кричащего животного. Проводили параллельную запись звуков и видео с последующей покадровой расшифровкой некоторых фрагментов. Всего было проведено 24 опыта с 23 самцами большой песчанки (расшифровано 2968 с видеозаписей, проанализировано 1016 звуков), и 31 опыт с 21 самцом светлой песчанки (расшифровано 512 с видеозаписей, проанализировано 652 звука).

Было обнаружено, что сокращение дистанции до социального партнера приводит к увеличению основной частоты и глубины частотной модуляции, возрастанию доминантной частоты и значений энергетических квартилей, а также к увеличению доли вокальной активности (отношение суммы длительностей всех звуков к длительности временного промежутка, в течение которого они были изданы). Длительность криков светлых песчанок увеличивалась, а для больших песчанок в двух разных сериях экспериментов были получены противоречивые данные: в одном из них длительность звуков возрастала при сокращении дистанции, во втором сокращалась (29).

Эксперименты с фермерскими обыкновенными лисицами были проведены на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН в Новосибирске. Эксперимент представлял собой 10-минутный тест, состоящий из 5 двухминутных ступеней, причем от 1 к 3 ступени экспериментатор приближался к лисице, а от 3 к 5 – удалялся (37; 40). Фермерские лисы боятся человека, и при его приближении стремятся максимально отдалиться от него. Поэтому тестовая процедура приближения-удаления человека должна была вызывать у лисиц соответствующее усиление и последующее ослабление негативного эмоционального возбуждения. Акустический анализ проводили на уровне отдельных звуков и «слитых» звуков, которые получали путем удаления всех интервалов между звуками в пределах каждой двухминутной ступени теста. Всего было проведено 75 опытов с 75 самками лисиц, проанализировано 21525 звуков.

Было обнаружено достоверное влияние ступени теста на частоту следования звуков (дисперсионный анализ, $F_{4,96}=30.55$, $p<0.001$) и долю вокальной активности ($F_{4,96}=6.49$, $p<0.001$). Значения частоты следования звуков были минимальными на 1 и 5 ступенях и максимальными на 3 ступени (рис. 24). Динамика изменения доли вокальной активности совпадала с таковой частоты следования звуков, возрастая между ступенями 1 и 3 и снижаясь между ступенями 3 и 5 (рис. 25). Длительность звуков не зависела от приближения или удаления экспериментатора. Для слитых звуков дисперсионный анализ также выявил достоверное влияние ступени теста на частоту максимальной амплитуды ($F_{4,96}=8.26$, $p<0.001$), нижнюю ($F_{4,96}=13.31$, $p<0.001$), среднюю ($F_{4,96}=8.79$, $p<0.001$) и верхнюю ($F_{4,96}=8.42$, $p<0.001$) квартили энергетического спектра. Значения всех четырех переменных возрастали между ступенями 1 и 3 и снижались между ступенями 3 и 5. Таким образом, при сокращении дистанции увеличивалось число звуков в единицу времени и доля вокальной активности, а также возрастали доминантная частота и значения энергетических квартилей, при увеличении дистанции все эти параметры звуков изменялись в противоположную сторону (37).

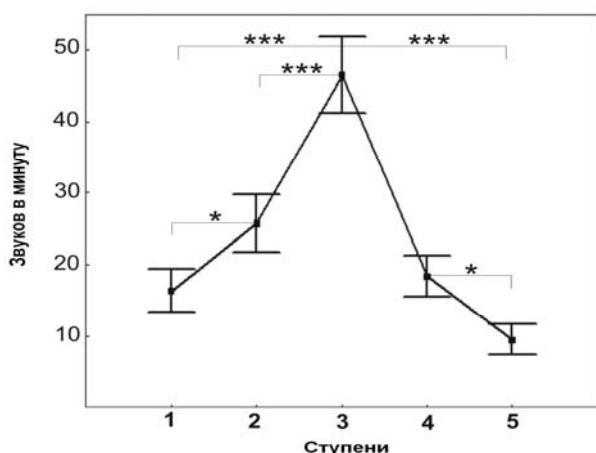


Рисунок 24. Значения (среднее±SE) суммарной частоты следования звуков обыкновенных лисиц на 5 последовательных ступенях теста приближения-удаления. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: * - $p<0.05$, ** - $p<0.01$, *** - $p<0.001$ (37).

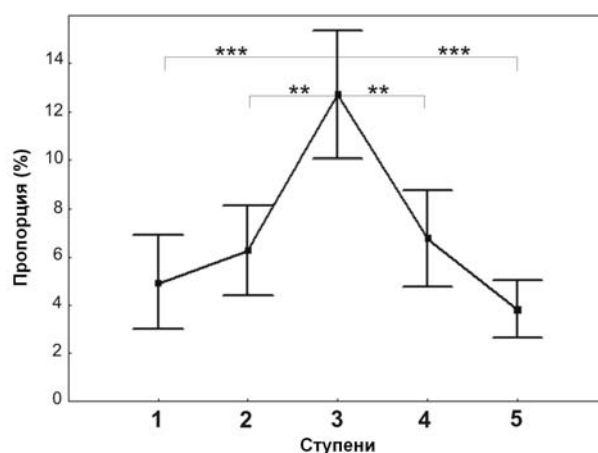


Рисунок 25. Значения (среднее±SE) доли вокальной активности обыкновенных лисиц на 5 последовательных ступенях теста Приближения-удаления. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: ** - $p<0.01$, *** - $p<0.001$ (37).

Таблица 4. Направление изменений величин временных, частотных и энергетических параметров звуков при увеличении негативного эмоционального возбуждения у млекопитающих и человека (29).

Параметры звуков	Направление изменения	Вид	Источник
Длительность	Возрастает	Гамадрил <i>Papio hamadrayas</i>	Rendall, 2003
		Обыкновенная игрунка <i>Callithrix jacchus</i>	Schrader, Todt, 1993
		Домашняя свинья <i>Sus scrofa</i>	Weary, Frazer, 1995
		Суриката	Manser, 2001
		Евразийская рысь <i>Lynx lynx</i>	Чаадаева, 2005
		Большая песчанка	Володин и др., 1994
		Светлая песчанка	29
	Снижается	Обыкновенная игрунка	Newman, Goedeking, 1992
		Большая песчанка	29
		Морская свинка <i>Cavia porcellus</i>	Monticelli et al., 2004
Не меняется	Домашняя свинья	Weary et al., 1998	
	Северная тупайя <i>Tupaia belangeri</i>	Schekha et al., 2007	
	Обыкновенная лисица	37	
Частота следования звуков	Возрастает	Гамадрил	Rendall, 2003
		Домашняя свинья	Weary, Frazer, 1995
		Домашняя собака	Pongracz et al., 2005
		Обыкновенная лисица	37; 40
		Полевка Брандта <i>Microtus brandti</i>	Никольский, Суханова, 1992
		Большая песчанка	Никольский, Суханова, 1992; Володин и др., 1994
		Светлая песчанка	29
Доля вокальной активности	Возрастает	Желтобрюхий сурок	Blumstein, Armitage, 1997
		Обыкновенная лисица	37; 40
Основная частота и глубина частотной модуляции	Возрастает	Большая песчанка	Володин и др., 1994
		Гамадрил	Rendall, 2003
		Свинохвостый макак <i>Macaca nemestrina</i>	Gouzoules, Gouzoules, 1989
		Обыкновенная игрунка	Newman, Goedeking, 1992; Schrader, Todt, 1993
		Северная тупайя	Kirchhof et al., 2001; Schekha et al., 2007
		Бурый лемур <i>Eulemur fulvus</i>	Fichtel, Hammerschmidt, 2002
		Домашняя корова <i>Bos taurus</i>	Watts, Stookey, 1999
		Домашняя собака	Pongracz et al., 2005
		Полевка Брандта	Никольский, Суханова, 1992
		Большая песчанка	Никольский, Суханова, 1992; Володин и др., 1994; 29
		Светлая песчанка	29
		Морская свинка	Monticelli et al., 2004

		Человек (плач младенцев)	Porter et al., 1986; Papousek, 1992; Furlow, 1997; Scheiner et al., 2002
		Человек (речь)	Bachorowski, Owren, 1995; Protopapas, Lieberman, 1995, 1997; Ruiz et al., 1996
Доминантная частота и энергетические квантили	Возрастает	Обыкновенная игрушка	Newman, Goedeking, 1992; Schrader, Todt, 1993
		Барбарийский макак <i>Macaca sylvanus</i>	Fischer et al., 1995
		Беличья саймири <i>Saimiri sciureus</i>	Fichtel et al., 2001
		Северная тупайя	Schekha et al., 2007
		Домашняя свинья	Weary, Fraser, 1995; Weary et al., 1998; Taylor, Weary, 2000
		Евразийская рысь	Чаадаева, 2005
		Домашняя собака	Pongracz et al., 2005
		Обыкновенная лисица	37; 40
		Большая песчанка	29
		Светлая песчанка	29
		Человек (речь)	Ruiz et al., 1996; Scherer, 2003

Сопоставление данные об изменении временных, частотных и энергетических параметров звуков у разных видов млекопитающих (**29**) показало, что данные по направлению изменения длительности звуков млекопитающих при изменении их эмоционального возбуждения противоречивы (табл. 4). В некоторых исследованиях было показано, что длительность увеличивается с нарастанием возбуждения животного. Однако в других исследованиях, в том числе проведенных на тех же самых видах, была обнаружена обратная закономерность или отсутствие связи между длительностью звуков и уровнем дискомфорта (табл. 4). Таким образом, длительность звука не является надежным показателем для оценки уровня дискомфорта кричащего.

Вместе с тем для нескольких видов грызунов, а также домашних собак, обыкновенных лисиц, павиана гамадрила и домашних свиней было показано, что нарастание эмоционального возбуждения приводит к увеличению частоты следования звуков (табл. 4). Таким образом, если учитывать не только длительность звуков, но и длительность интервалов между ними, то можно оценить время, затраченное животным на издавание звуков. Это время может возрастать либо за счет увеличения длительности звуков, либо за счет увеличения частоты следования звуков, или же в результате того и другого. Таким образом, доля времени, затраченного животным на издавание звуков (доля вокальной активности) и частота следования звуков могут выступать более универсальными показателями уровня дискомфорта по сравнению с длительностью звуков (**29; 37; 40**).

Во многих исследованиях было показано, что значения основной частоты и глубины частотной модуляции возрастают с увеличением эмоционального возбуждения у самых разных видов млекопитающих (табл. 4). Для людей аналогичные данные были получены при анализе плача младенцев и при сравнении основной частоты гласных речи взрослых в ситуациях разной степени напряженности (табл. 4). Поскольку эти результаты были получены в очевидно неприятных для животных и людей ситуациях, то они хорошо согласуются с предсказаниями, вытекающими из мотивационно-структурных правил Мортон (Morton, 1977), в соответствии с которыми при увеличении страха значения параметров основной частоты звуков должны возрастать. Однако основная частота может быть измерена только в тональных звуках, поэтому параметры основной

частоты не могут служить в качестве универсальных критериев негативного эмоционального возбуждения для звуков любой структуры.

В отличие от основной частоты, значения энергетических параметров (доминантной частоты и квартилей) могут быть измерены в звуках любой структуры. При возрастании дискомфорта значения энергетических параметров увеличиваются, иначе говоря, энергия звуков смещается в высокочастотную область спектра. Такие данные получены для нескольких видов приматов, копытных, хищных и грызунов, а также для людей (табл. 4).

Если рассматривать изменение значений основной частоты в тональных звуках как частный случай перераспределения энергии, то это позволяет сопоставить исследования, в которых измеряли только параметры основной частоты, с теми, в которых измеряли энергетические параметры звуков (рис. 26). Может существовать два механизма переноса энергии звуков в область более высоких частот (29). Один из них основан на модуляции основной частоты, которая приводит к смещению энергии в более высокочастотную область при условии, что большая часть энергии звука приходится на основную частоту. Второй механизм основан на скачкообразном переносе энергии вверх, либо на гармоники или субгармоники основной частоты, либо на сформированное в результате детерминированного хаоса "шумовое облако" (рис. 26). Таким образом, энергетические параметры звуков также могут выступать универсальными индикаторами эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека (29; 37; 40).

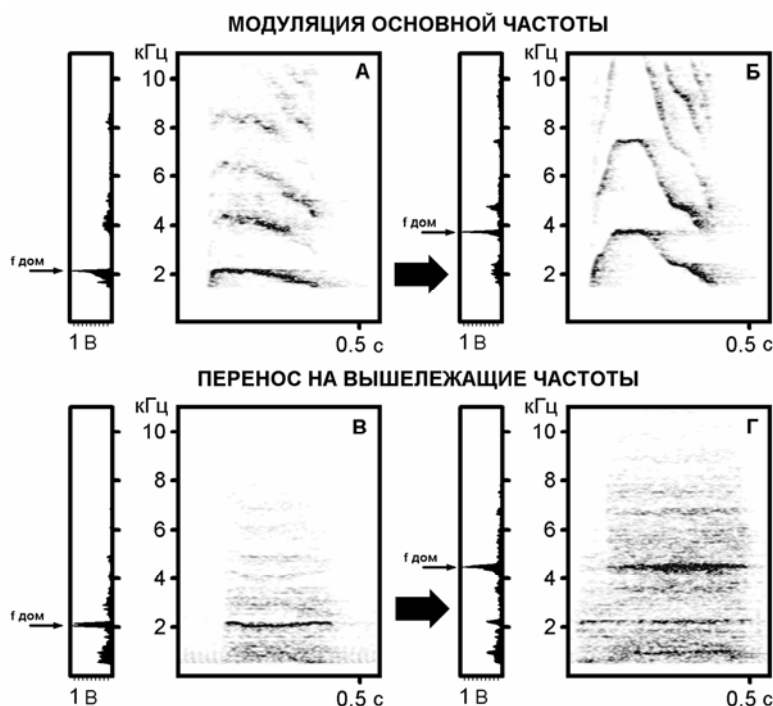


Рисунок 26. Спектрограммы и энергетические спектры оборонительных звуков большой (А, Б) и светлой (В, Г) песчанок, иллюстрирующие два механизма перераспределения энергии звуков на более высокие частоты: на основе модуляции основной частоты (А, Б) и на основе скачкообразного переноса энергии на вышележащие частотные полосы (В, Г), $f_{\text{дом}}$ - доминантная частота (29).

Таким образом, на основе проведенного синтеза собственных и литературных данных мы можем заключить, что при усилении негативного эмоционального возбуждения у

разных видов млекопитающих и человека возрастает частота следования звуков, доля вокальной активности и энергетические параметры звуков (29; 37; 40). Мы можем рассматривать эти параметры как наиболее универсальные индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека. Временная организация вокального поведения и энергетические параметры звуков не зависят от структурных особенностей и могут быть измерены в звуках любой структуры. Можно предположить, что межвидовая акустическая коммуникация, в том числе между людьми и другими млекопитающими, может быть основана на общих ключах - на восприятии изменения временной организации вокального поведения и переносе энергии в спектре звуков. Именно энергетические параметры являются ключевыми для распознавания людьми эмоционального возбуждения в лае домашних собак (Pongracz et al., 2006) и визгах поросят (Tallet et al., 2010). Вероятно, способность оценивать эти параметры в звуках осталась у людей и после возникновения новой, свойственной только человеку

коммуникативной системы - речи. Возможно, на оценке этих параметров в звуках основаны кросс-культурное распознавание эмоций в невербальных звуках у человека (Sauter et al., 2012), вокальное взаимодействие между матерью и младенцем у человека (Fernald, 1992) и между хозяином и домашним питомцем (McConnell, Baylis, 1985; McConnell, 1991).

Эти акустические параметры легко измерить, поэтому возможно создание автоматических систем оценки дискомфорта животных по их звукам. Это важная проблема для ферм, вивариев и зоопарков, поскольку контроль дискомфорта ведет к снижению травматизма и повышению благополучия животных в неволе (Weary, Fraser, 1995; Watts, Stookey, 2000; Manteuffel et al., 2004; **37; 64**). Мы разработали и оттестировали метод оценки дискомфорта через создание и измерение «слитых» звуков, которые получаются при удалении всех пауз и посторонних шумов между звуками в пределах временного фрагмента и учитывают характеристики всех звуков, изданных животным, независимо от их структуры (**37; 40**).

Возможный алгоритм автоматической оценки дискомфорта животных по их звукам может быть следующим:

1. Разделение непрерывной записи на фрагменты;
2. Обнаружение начала и конца каждого звука, расчет частоты следования звуков;
3. Удаление интервалов и шумов, формирование слитого звука;
4. Измерение длительности слитого звука (= доле вокальной активности);
5. Измерение доминантной частоты и квантилей - энергетических параметров слитого звука;
6. Сравнение с предыдущими и последующими слитыми звуками.

Все эти процедуры уже сейчас возможно выполнять автоматически с использованием существующих компьютерных программ. Однако требуется разработка технологии для практического использования этого простого, дешевого и бесконтактного способа определения степени дискомфорта у животных в неволе.

Еще один аспект проявления эмоционального возбуждения в звуках – это изучение влияния domestikации на вокальное поведение животных, поскольку в основе domestikации лежит отбор на эмоционально-позитивное отношение к человеку (Беляев, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1989; Trut, 1999; Jensen, 2006). Отличной моделью для такого исследования служат содержащиеся на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН три группы лисиц, созданные в течение многолетнего эксперимента по domestikации, начатого акад. Д.К. Беляевым. На ферме одновременно содержатся Ручные лисицы, животные, полученные в результате селекции на толерантное (дружелюбное) поведение по отношению к человеку (в нашем исследовании принимали участие лисицы 44-48 поколения с начала отбора в 1960 г); Агрессивные лисицы, животные, полученные в результате селекции на агрессивное поведение по отношению к человеку (в нашем исследовании принимали участие лисицы 34-38 поколения с начала отбора в 1970 г.); и Контрольные лисицы, фермерские лисицы, не подвергавшиеся отбору по поведению. Наличие Контрольных лисиц, не подвергавшихся отбору по поведению, и двух линий с противоположными векторами отбора на отношение к человеку, а также гибридов между этими линиями, позволяет проводить сравнительное исследование эффектов domestikации на вокальное поведение животных (**22; 24; 32; 37; 40; 41; 55**).

В различных экспериментальных ситуациях лисицы различных селекционных линий при реакции на человека издавали восемь типов звуков, принадлежащим к двум структурным классам (рис. 27) (**22; 24**). К голосовым звукам мы относили звуки с видимой основной частотой и ее гармониками, иногда усложненными нелинейными феноменами и/или артикуляционными эффектами. Структура этих звуков свидетельствовала о продукции с помощью голосовых связок. К неголосовым звукам мы относили звуки без видимой основной частоты и с широкополосным диапазоном, свидетельствующим о механизме их продукции за счет турбулентности, возникающей при прохождении струи воздуха через сужения вокального тракта.

К голосовым звукам (рис. 27) мы относили скуление, изменчивые по длительности и амплитуде звуки, чисто тональные или же усложненные нелинейными феноменами

(субгармониками, детерминированным хаосом и частотными скачками) и/или артикуляционными эффектами (волной, ритмикой и клокотанием); мычание, низкоамплитудный звук с видимой основной частотой и малозаметными гармониками, издающийся с закрытым ртом; кудахтанье, короткий звук, в основном с аркообразной модуляцией, издающийся монотонными сериями, которые могут включать скуление и шумное дыхание; рычание, низкоамплитудный и низкочастотный звук, с обязательным присутствием пульсации, разрывающей ход основной частоты, которому часто предшествовало тональное начало; лай, короткий взрывной высокоамплитудный звук с четкой аркообразной модуляцией основной частоты. К неголосовым звукам (рис. 27) мы относили фыркание, низкоамплитудные резкие взрывные выдохи, вероятно издаваемые через нос; кашель, короткий резкий интенсивный взрывной звук, издаваемый через широко открытый рот; шумное дыхание, низкоамплитудные короткие выдохи, продуцируемые монотонными сериями или чередующиеся с кудахтаньем и скулением. Шумное дыхание по структуре было сходно с кудахтаньем, но не содержало основной частоты (22; 24).

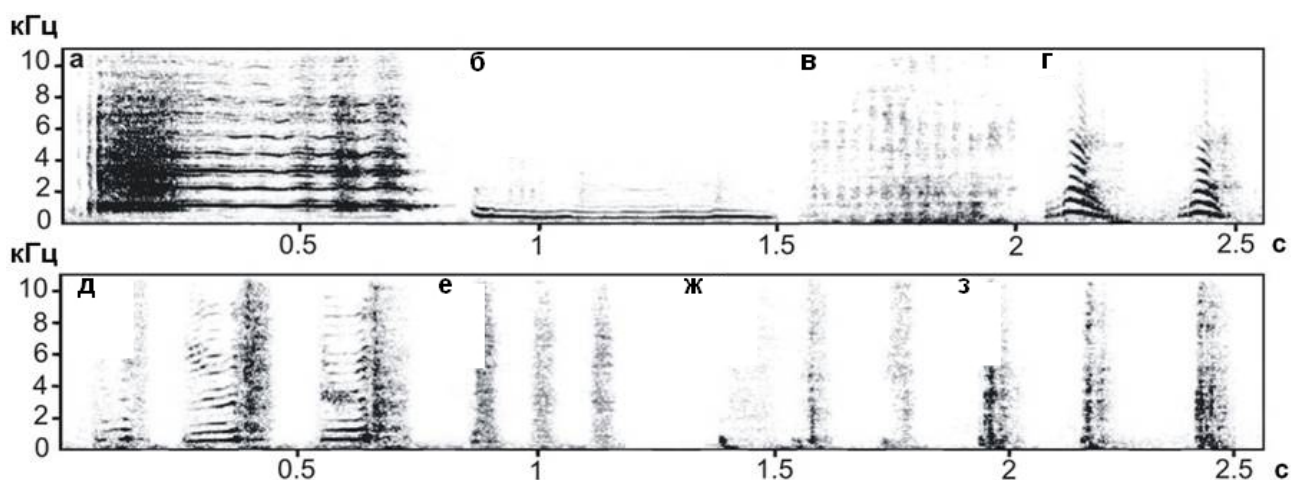


Рисунок 27. Спектрограммы восьми типов звуков лисиц: скуление (а), мычание (б), рычание (в), лай (г), кудахтанье (д), шумное дыхание (е), фыркание (ж), кашель (з) (35).

При взаимодействии с конспецификами (120 самок, 21310 звуков) Контрольные, Ручные и Агрессивные лисицы использовали одни и те же типы звуков примерно в равной пропорции (35) (рис. 28). Однако набор типов звуков, издаваемых лисицами при взаимодействии с человеком (24; 37; 40; 41) (178 самок, 60 самцов, 78936 звуков), демонстрировал гораздо больше различий, нежели сходства между лисицами трех селекционных групп (рис. 28). Набор типов звуков, издаваемых животными при взаимодействии с человеком, не зависел от пола лисиц и тестовой процедуры, но очень сильно зависел от принадлежности лисицы к селекционной группе (55). Только скуление, мычание и рычание встречались у лисиц всех трех групп. Фыркание и кашель были отмечены у Агрессивных и Контрольных, и ни у одной Ручной лисицы. Кудахтанье и шумное дыхание встречались только у Ручных, но ни у одной Контрольной или Агрессивной (рис. 28). Таким образом, Контрольные и Агрессивные лисицы при взаимодействии с человеком использовали одинаковые наборы звуков, а Ручные - совершенно другие. Следовательно, отбор на агрессивность к человеку не влиял на вокальное поведение лисиц, так как не затронул негативное эмоциональное отношение к людям. Наоборот, отбор на позитивное отношение к людям сильно повлиял на набор звуков, адресованных человеку (24; 37; 40; 41).

Частота следования звуков очень слабо зависела от пола лисиц (дисперсионный анализ, $F_{1,232}=5.67$, $p<0.05$) и особенностей тестовой процедуры ($F_{2,232}=3.84$, $p<0.05$), и гораздо сильнее была связана с принадлежностью лисицы к определенной группе ($F_{2,232}=25.29$, $p<0.001$) (55). Вне зависимости от тестовой процедуры и пола, частота следования звуков всегда была наибольшей у Ручных лисиц, промежуточной - у Агрессивных, и наименьшей - у Контрольных (рис. 29). Доля вокальной активности также в наибольшей степени зависела от принадлежности лисицы к определенной

группе ($F_{2,232}=26.08$, $p<0.001$), и в меньшей степени от пола лисиц ($F_{2,232}=18.61$, $p<0.001$) и тестовой процедуры ($F_{1,232}=14.36$, $p<0.001$) (55). Вне зависимости от тестовой процедуры и пола, доля вокальной активности всегда была наибольшей у Агрессивных лисиц, промежуточной у Ручных, и наименьшей у Контрольных лисиц (рис. 30).

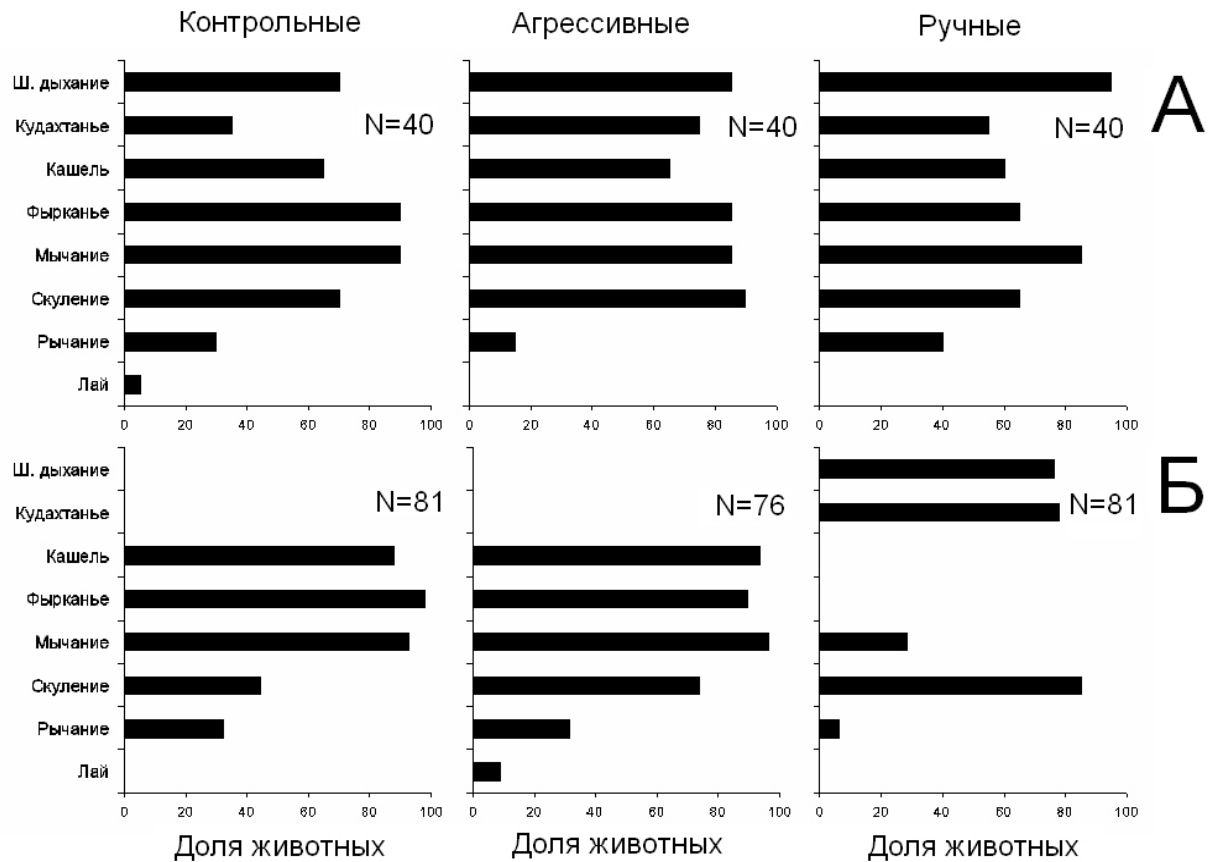


Рисунок 28. Доля Контрольных, Агрессивных и Ручных лисиц, от которых были записаны звуки каждого типа в тестах на взаимодействие с конспецификами (А, верхний ряд), и в тестах на взаимодействие с человеком (Б, нижний ряд). N - число особей в каждой из групп (55).

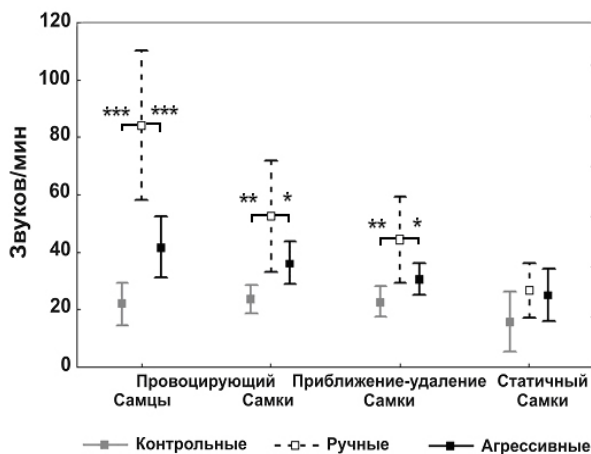


Рисунок 29. Частота следования звуков (звуков в минуту) у самцов и самок лисиц трех групп при разных тестовых процедурах. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: * - $p<0.05$, ** - $p<0.01$, *** - $p<0.001$ (55).

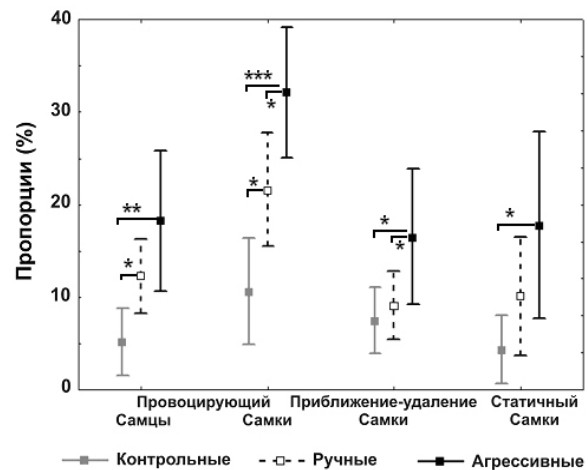


Рисунок 30. Доля вокальной активности (в процентах от общего времени записи) у самцов и самок лисиц трех групп при разных тестовых процедурах. Центральные точки показывают средние значения, усы показывают 0.95 доверительного интервала. Пост-хок тест Ньюмана-Кейла: * - $p<0.05$, ** - $p<0.01$, *** - $p<0.001$ (55).

Ручные лисицы, в отличие от Агрессивных и Контрольных, при появлении человека перед их клетками демонстрировали всплески аффилиативного поведения (Trut, 1999; Trut et al., 2009), и вокальной активности (**40; 41**). Такое поведение сходно с поведением домашних собак (Coppinger, Coppinger, 2001) и, возможно, представляет собой механизм вовлечения людей во взаимодействие с животным. Сравнение вокальных реакций Ручных, Агрессивных и Контрольных лисиц на человека, демонстрирующего к ним эмоционально-нейтральное отношение (45 лисиц, 5027 звуков) показало, что только Ручные лисицы проявляли взрывную вокальную реакцию по отношению к незнакомому человеку в течение первой минуты теста, за которой следовало угасание из-за отказа человека вступать во взаимодействие. У Агрессивных и Контрольных лисиц частота следования звуков сохранялась постоянной в течение всего теста (**41**).

Высокая частота следования звуков у Ручных лисиц при появлении человека была обусловлена тем, что они издавали короткие звуки, следующие через небольшие промежутки, такие как кудахтанье и шумное дыхание. По некоторым параметрам структуры и звучанию кудахтанья очень похожи на смех человека. Смех издается последовательностями со средней частотой следования 4.37 звуков в секунду (Bachorowski et al., 2001). Кудахтанье и шумное дыхание также издаются последовательностями со средней частотой следования 4.76 кудахтаний в секунду и 5.56 шумных дыханий в секунду (**24**). Все три типа звуков короткие; 110 ± 80 мс голосовой смех, 60 ± 10 мс кудахтанье и 42 ± 9 мс шумное дыхание. Диапазоны основных частот голосового смеха у женщин (355–415 Гц) и кудахтанья самок лисиц (330–490 Гц) также очень близки друг к другу (Bachorowski et al., 2001, **24**). Сходство структуры звуков Ручных лисиц на человека и человеческого смеха может объяснить легкость вовлечения людей в аффилиативные взаимодействия с Ручными лисицами (**41**). Аналогично, домашние кошки *Felis catus* используют мурлыканье с тональным компонентом, сходным по основной частоте с плачем детей, для выпрашивания пищи у своих хозяев (McComb et al., 2009). Возможно, что вокальная коммуникация Ручных лисиц с людьми также представляет собой использование сенсорных предпочтений слушающего (Owings, Morton, 1998), которая может предоставлять животным эффективный способ управления людьми (McComb et al., 2009).

ГЛАВА 6. Признаки статуса самца в звуках млекопитающих, комбинация акустического и морфологического подходов

У многих видов животных в течение сезона размножения акустические демонстрации входят в сложный комплекс поведения самцов, направленный на привлечение брачного партнера и отпугивание потенциальных соперников. Вокальные демонстрации саморекламиривания очень широко распространены в самых разных таксонах амфибий и птиц (к примеру, Radesater, 1974; Cramp, Simmons, 1977; Ryan, 1994; Galeotti, Sacchi, 2001; Hardouin et al., 2009; Кленова и др., 2012), но встречаются и у млекопитающих: приматов (Mitani et al., 1992; Zimmermann, Lerch, 1993; Geissmann, 2002; Clarke et al., 2006), летучих мышей (Bradbury, 1977; Knoernschild, 2009), грызунов (Campbell et al., 2010), хищных (Peters, 1978; McComb et al., 1994; **62**), парнокопытных (Никольский и др., 1979; Clutton-Brock, Albon, 1979; Reby et al., 1998; Reby, McComb, 2003; McElligott et al., 2006). Несмотря на то, что эти вокализации используются, как правило, только раз в году в течение непродолжительного времени, они находятся под сильным давлением отбора, поскольку самки используют их для выбора брачного партнера (Bradbury, 1977; Clutton-Brock, Albon, 1979; Charlton et al., 2007). Как правило, частота издавания вокализаций саморекламиривания самцами очень высока - они могут издаваться несколько сотен раз в день и несколько тысяч раз в течение всего периода размножения (Clutton-Brock, Albon, 1979; Reby et al., 2006). Рекордсменами являются самцы европейской лани *Dama dama*, которые могут кричать до 3000 стонов (groan) в час (Briefer et al., 2010).

Если особенности структуры вокализаций отражают реальный статус, качество самца, то они могут непосредственно влиять на его репродуктивный успех (Reby, McComb, 2003; Vannoni, McElligott, 2009; Briefer et al., 2010). Как правило, у млекопитающих более опытные, более взрослые животные имеют больший размер

тела, поэтому ключи к размеру (низкая основная частота и низкие формантные частоты) могут выступать непосредственными акустическими признаками статуса (Fitch, Hauser, 2002). Однако давление отбора на проявление низких частот в звуках может приводить к специфическим морфологическим адаптациям вокального аппарата: формированию увеличенной гортани или механизма оттягивания гортани до грудины во время крика (Fitch, Reby, 2001; Frey, Gebler, 2010). Среди млекопитающих, низко расположенная гортань и половой диморфизм в ее положении и размерах известны для благородного оленя, европейской лани, джейрана и дзерена *Procapra gutturosa* (Fitch, Reby, 2001; Frey, Riede, 2003; McElligott et al., 2006; Frey et al., 2008). Понять происхождение специфических морфологических адаптаций вокального аппарата и выявить давления отбора, которые привели к их формированию, позволяет комбинирование акустического и морфологического подходов. Мы исследовали акустическую роль таких морфологических адаптаций и структуру признаков статуса самцов в гонных криках у благородного оленя и джейрана (44; 48; 50). Морфологическая часть работы была выполнена Роландом Фраем.

У благородного оленя при каждом крике во время гона гортань оттягивается до грудины (48). Длина вокального тракта (ДВТ) от голосовых связок до губ в состоянии покоя, оцененная на основании компьютерной томографии и последующего препарирования двух взрослых самцов, а также измерений по видеокадрам, составила 460 ± 37 мм. ДВТ во время максимального удлинения, рассчитанная по боковым проекциям видеокадров для четырех самцов, составила 715 ± 16 мм. Таким образом, ДВТ во время крика удлинялась на 255 мм или на 55% по сравнению с позицией отдыха. Это хорошо согласовывалось с ДВТ, рассчитанной на основании измерения формантных частот в гонных криках (примерно 75 особей, всего 2928 звуков). Самец начинает кричать, когда гортань еще опускается. На рисунке 32 видно, как черные полосы формант снижаются, следуя за опусканием гортани и удлинением вокального тракта. Когда гортань уже оттянута полностью, до грудины, полосы становятся горизонтальными. Рассчитанная по величине формантной дисперсии (dF = среднее расстояние между формантами) с использованием линейной регрессии (в соответствии с Reby, McComb, 2003) по формуле $ДВТ = C/2dF$, где $C = 350$ м/с, ДВТ во время максимального удлинения составляла 767 мм (рис. 31) (48).

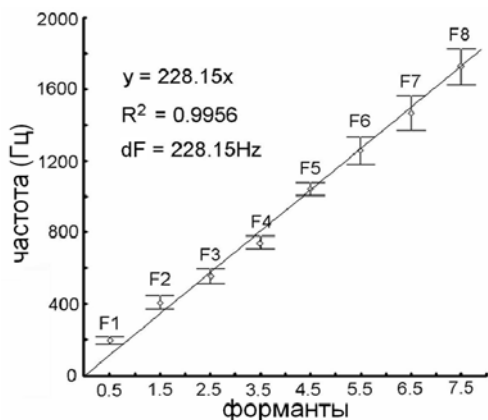


Рисунок 31. Расчет минимальной формантной дисперсии (dF) в ревах самцов благородного оленя с использованием линейной регрессии. Точки - средние значения первых восьми формант (F1–F8), усы - SD (48).

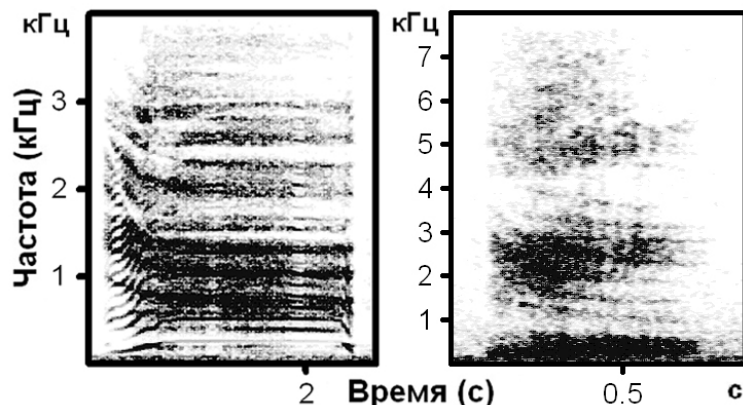


Рисунок 32. Спектрограммы гонного рева самцов благородного оленя (слева) и джейрана (справа) показывают снижение формантных частот, следующие за опусканием гортани и удлинением вокального тракта (48; 50).

У джейрана наблюдалась сходная картина. Во время гона самцы джейрана также резко дергают гортань вниз при каждом крике, опуская ее до грудины (рис. 32) (44; 50). ДВТ в состоянии покоя, оцененная на основании препарирования двух взрослых самцов, составляла 290–320 мм. ДВТ в состоянии покоя, измеренная по боковым проекциям видеокадров для четырех самцов, составила 295 ± 25 мм (рис. 33). Аналогичное

измерение ДВТ во время максимального удлинения, дало величину в 434 ± 34 мм и величину удлинения ДВТ во время крика на 147 ± 12 мм или на 50%. ДВТ, рассчитанная на основании измерения первых девяти формантных частот в гонных криках - ревах и рычаниях (4 особи, всего 124 звука) во время максимального удлинения составляла 458 мм (рис. 34) (44).

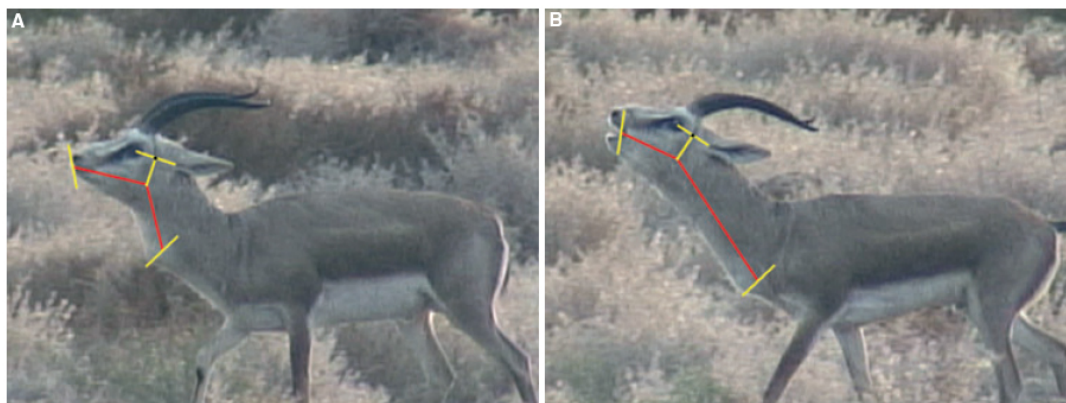


Рисунок 33. Оценка удлинения ДВТ на основе пар видеок кадров в позиции отдыха (А) и при максимальном оттягивании гортани (Б). Направленный вниз конец светлой Т-линии маркирует положение хоан. Красная линия показывает вокальный тракт (44).

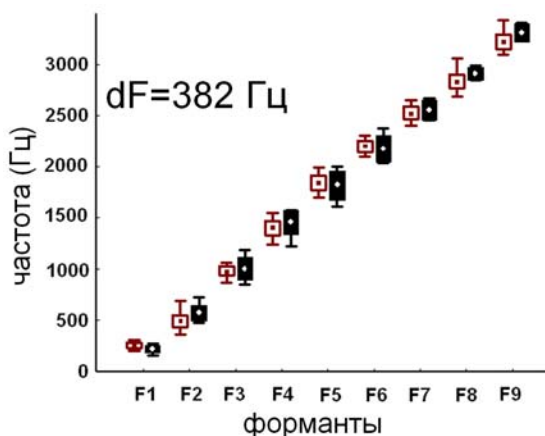


Рисунок 34. Расчет минимальной формантной дисперсии (dF) в ревах (светлые боксы) и рычаниях (темные боксы) самцов джейрана с использованием линейной регрессии. Точки - средние значения первых девяти формант (F1–F9), боксы - SD, усы - минимальное и максимальное значения.

Подвижность гортани накладывает на самцов затраты в виде развития дорогостоящих анатомических адаптаций (44; 48). Во время каждого крика *m. sternothyroideus*, который тянет гортань к груди, максимально сокращает свою длину и сжимается в комок, формируя бугор перед ростральным концом грудины. Очень сильно растяжимый тирогиоидный лигамент между гиоидом и щитовидным хрящом гортани увеличивает длину в 2-3 раза. Трахея входит в грудную полость на 15-20 см, занимая позицию между легкими, бронхи разворачиваются назад и именно в таком положении происходит интенсивный выдох и самец издает гонный крик. Эта мускульная активность производится очень часто, на пике гона джейраны кричат примерно раз в минуту, благородные олени - несколько раз в минуту (44; 48; 50), что накладывает дополнительные затраты на напряженный энергетический баланс организма самцов в период размножения.

Однако какое преимущество получают самцы от удлинения вокального тракта при криках, почему эта особенность развилась и закрепилась в эволюции? И благородный олень, и джейран – это виды, у которых самцы во время размножения формируют гаремные группы. Крики, изданные с удлинённым вокальным трактом, позволяют сделать значения формантных частот более низкими (рис. 32). Формантные частоты являются самым надежным показателем размера тела в звуках млекопитающих (Fitch, Hauser, 2002). Чем ниже форманты, тем крупнее кажется самец для тех, кто его слышит. Таким образом, удлинение вокального тракта – это вокальное преувеличение размера, это стремление казаться больше, чем есть на самом деле. Эксперименты по проигрыванию гонных криков благородных оленей подтвердили, что крики с низкими формантными частотами более привлекательны для самок (Charlton et al., 2007) и лучше отпугивают потенциальных самцов-соперников (Reby et al., 2005).

Дополнительное свидетельство идет из исследования сайгака (18; 25; 27). Это одна из немногих антилоп, имеющая увеличенное носовое преддверие – хобот, и это тоже гаремный вид. Анализ видеок кадров показал, что самцы кричат громкие рокочущие звуки только через нос, как во время гона, так и вне его. Длина носового вокального тракта в состоянии покоя, оцененная на основании препарирования взрослого самцов, составила 380 мм (18). Это хорошо совпадало с ДВТ, рассчитанной на основании измерения первых девяти формантных частот в криках одного самца вне периода гона (47 звуков), которая составила 356 мм. Однако во время гона самцы перед тем, как издать крик, принимают специальную вокальную позу – задирают голову и напрягают хобот, так, что на нем появляются складки (рис. 35). Сравнение длины носового вокального тракта на боковых проекциях пар видеок кадров – во время крика и непосредственно перед или после него, показало, что напряжение хобота увеличивает его длину на $24 \pm 11\%$ (25; 27). Анализ формантных частот криков во время гона (5 особей, всего 258 звуков) дал величину носового ДВТ в 431 ± 17 мм. Это также свидетельствовало об удлинении длины носового тракта за счет напряжения хобота при гонных криках на 75 мм или на 21%. Таким образом, самцы сайгака используют совершенно другой способ увеличения длины вокального тракта, который дает сходный эффект на структуру звуков для вокального преувеличения размера (18; 25; 27).

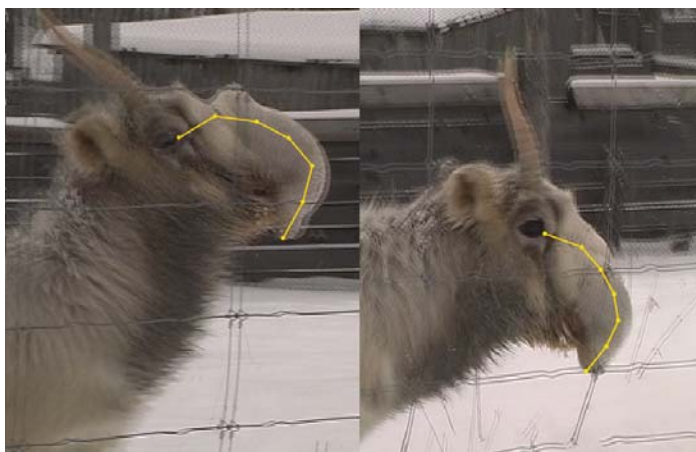


Рисунок 35. Измерение удлинения хобота взрослого гаремного самца сайгака во время издавания громкого рокочущего звука (слева) по сравнению с расслабленным хоботом того же самца до начала вокализации (справа). Линия, проведенная через семь точек от угла глаза до кончика носа, аппроксимирует длину хобота (25).

У джейрана, помимо подвижности гортани, также наблюдается половой диморфизм в ее размерах – у самцов линейные размеры гортани вне периода гона (75 ± 5 мм) превышают таковые у самок (32 ± 4 мм) более чем в 2 раза. Во время гона они увеличиваются еще на 50% (110 ± 10 мм), и становятся в 3 раза крупнее, чем у самок (44). Голосовые связки в огромной гортани самцов настолько велики (32 мм, в два раза длиннее, чем у взрослых мужчин), что небольшие легкие джейрана (вес самцов 32-35 кг) оказываются неспособными создать мощный поток воздуха для громкого крика. В результате гонные крики самцов джейранов еле слышны уже с расстояния 120-150 м (44; 50).

Однако размеры гортани и частота, с которой осциллируют расположенные в ней голосовые связки, может свидетельствовать о гормональном статусе самца (Newman et al., 2000; King et al., 2001). Хрящи гортани избирательно аккумулируют тестостерон, что определяет увеличение гортани самцов во время гона. Тестостерон способствует увеличению мышечной массы, повышает агрессивность и конкурентноспособность самца. Поэтому большая гортань самцов джейрана может выступать как визуальный показатель, а издаваемые ею очень низкочастотные крики (22 ± 2.6 Гц) – как вокальный показатель высокого уровня тестостерона (44; 50).

Таким образом, развитие специфических морфологических адаптаций вокального аппарата у исследованных нами самцов гаремных видов копытных происходило под давлением полового отбора на низкие голоса со стороны самок и, возможно, самцов-соперников (18; 25; 27; 44; 48; 50). Это поддерживает гипотезу вокального преувеличения размера в эволюции признаков статуса в звуках млекопитающих (Fitch, Reby, 2001; Fitch, Hauser, 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Организация внутривидового разнообразия вокального поведения млекопитающих и птиц

На основании собственных и литературных данных была разработана интегральная схема структурно-функциональной организации внутривидового разнообразия вокального поведения млекопитающих и птиц (рис. 36). Поскольку эта схема не учитывает возможность развития вокального поведения в онтогенезе, она ограничена видами без вокального научения, к которым относится большинство видов млекопитающих и птиц (Janik, Slater, 1997, 2000; Owings, Morton, 1998; Simmons et al., 2003). Для животных, которые могут выучивать звуки в течение жизни (певчих воробьиных, колибри, попугаев, китообразных, ластоногих и летучих мышей), способность к вокальному научению должна обязательно быть учтена как один из возможных факторов, модифицирующий структуру звуков и формирующий определенные адаптивные признаки в звуковых сигналах.

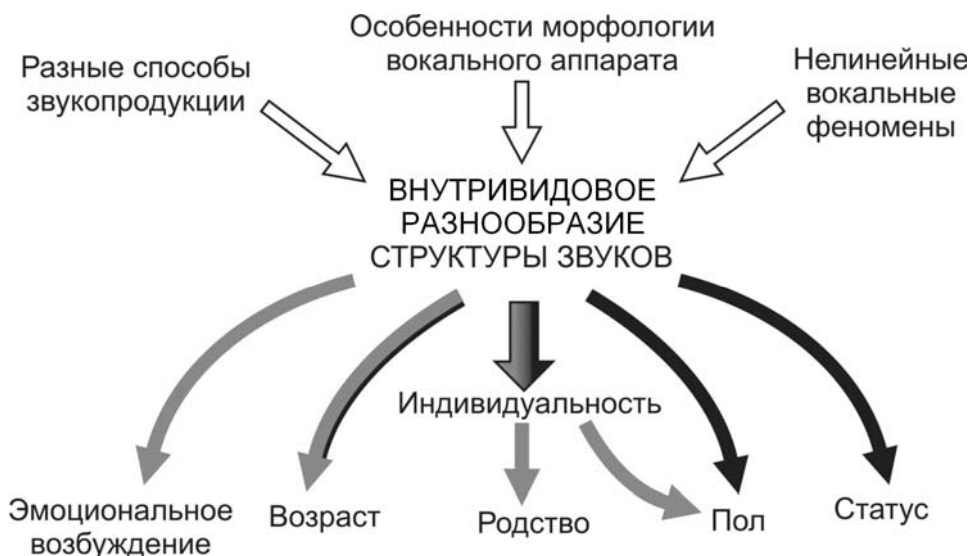


Рисунок 36. Схема организации внутривидового разнообразия структуры звуков млекопитающих и птиц с отсутствием вокального научения и формирования различных признаков их вокализаций. Белые стрелки объединяют комплекс факторов, лежащий в основе внутривидового разнообразия вокального поведения. Серые стрелки маркируют признаки, которые изначально присутствуют в звуках. Черные стрелки маркируют признаки, формирующиеся под давлением естественного отбора на закрепление определенных коммуникативных функций звуков.

Комплекс факторов, лежащий в основе внутривидового разнообразия вокального поведения, включает в себя физические, морфологические и функциональные особенности вокального аппарата (легких, источника звука и вокального тракта), а также использование разных способов звукопродукции (фонации, вибрации и турбулентности) и присутствие в звуках нелинейных вокальных феноменов. Входящие в него элементы можно рассматривать как взаимосвязанные, взаимовлияющие составные части единого комплекса, поскольку ни разные способы звукопродукции, ни нелинейные вокальные феномены невозможны без функционирующего вокального аппарата. С другой стороны, совмещение нескольких способов звукопродукции и появление в звуках нелинейных вокальных феноменов позволяет менять структуру звуков скачкообразно, а не вдоль градиента изменчивости акустических параметров (5; 6; 10; 24; 31; 34). Таким образом, современные подходы к описанию структуры звуков на основе принципов строения и функционирования вокальных систем, механизмов звукопродукции и нелинейных вокальных феноменов позволяют гораздо объективнее и детальнее описывать организацию внутривидового разнообразия вокального поведения (2; 6; 13; 16; 24; 33; 46; 47).

Индивидуальные особенности априори присутствуют в звуках животных из-за особенностей строения и функционирования их вокальных аппаратов (9; 11; 12; 14; 21;

42; 43; 51; 82). У большинства видов эти особенности надежно маркируют конкретную особь «здесь и сейчас», но не позволяют уверенно распознать ее по голосу через некоторый промежуток времени (**12; 28; 36; 38; 51**). Это связано с тем, что индивидуальные особенности в звуках постоянно меняются под воздействием различных факторов, таких как взросление, болезни и физиологические изменения. По-видимому, животные способны подстраивать свое восприятие в соответствии с этими постоянными, но незначительными изменениями в структуре звуков особей из ближайшего окружения. Однако у некоторых видов индивидуальные особенности структуры звуков могут эволюционно закрепляться в качестве стабильной отличительной черты особи, к примеру, для поддержания долговременных персонализированных связей между социальными партнерами в парах и группах животных (**3; 23; 30; 82**, смотри также Lengagne, 2001; Terry et al., 2005; Reby et al., 2006; Tripp, Otter, 2006; Walcott et al., 2006; Grava et al., 2008; Klenova et al., 2012). При этом вероятность распознавания особей на основании структуры их звуков значительно повышается как на коротких, так и на долгих временах.

Мы не обнаружили в звуках надежных признаков, маркирующих принадлежность животных к определенной семейной группе (**21; 85**). Признаки родства всегда занимали подчиненное положение по отношению к признакам, маркирующим определенного индивидуума. Поэтому можно предположить, что различение родичей у млекопитающих и птиц с отсутствием вокального научения основано на индивидуальных признаках звуков, а не на специфических признаках родства. Это контрастирует с данными по видам, способным к вокальному научению, у которых распространено использование выученных семейно- или группоспецифические признаков звуков для поддержания связей между членами группы и для предотвращения инбридинга между родственными особями (к примеру, Tyack, 1997; Филатова, 2004; Weiss et al., 2007; Carter et al., 2008; Foote et al., 2008).

Вокальные признаки пола не были выражены в звуках всех исследованных нами видов млекопитающих (**9; 12; 42; 43**) и, наоборот, ярко проявлялись в звуках птиц (**2; 3; 11; 23; 26; 30**). У млекопитающих, как и в случае родства, в основе формирования акустических ключей к полу лежали индивидуальные особенности звуков. Скорее всего, интегральные признаки пола у млекопитающих может обеспечивать иной канал коммуникации – ольфакторный (Суров и др., 1998, 1999; Суров, 2006). У птиц, наоборот, были обнаружены надежные вокальные индикаторы пола в отдельных звуках (у свистящих уток) или в вокальных демонстрациях – дуэтах (у японского журавля и краснозобой казарки). По всей вероятности, эти признаки закрепились под воздействием естественного отбора на надежное различение пола у птиц без внешнего полового диморфизма, использованных в нашем исследовании. Аналогичные результаты были получены при изучении признаков пола у нескольких видов трубконосых. У этих ночных, гнездящихся в норах птиц звуки предоставляют наиболее надежные ключи для различения самцов и самок (Taoka et al., 1989; Bourgeois et al., 2007; Cure et al., 2009, 2010). Хотя большая часть птиц относится к мономорфным видам, необходимо протестировать выраженность связанных с полом признаков у видов птиц с диморфизмом в размерах и окраске оперения.

Признаки возраста должны априори присутствовать в звуках млекопитающих и птиц, поскольку существует сильная связь между размерами тела и частотными параметрами звука. Эта связь определяется физикой звука – более тяжелые и длинные звукопроизводящие структуры колеблются с более низкой частотой, чем более легкие и короткие. Поэтому звуки взрослых животных должны иметь более низкие основные частоты по сравнению с детенышами (Morton, 1977; Owings, Morton, 1998; Fitch, Hauser, 2002; Никольский, 2007; **27; 45; 51; 58**). Однако мы обнаружили два исключения – неразличимость основной частоты у детенышей и взрослых двух видов сусликов (**17; 39; 49**) и длительное сохранение высокой птенцовой частоты голоса у птенцов японских журавлей (**19; 20; 34**). Мы предположили, что в обоих случаях вокальная «маскировка» своего размера повышает выживаемость детенышей, снижая связанный с возрастом риск хищничества или пролонгируя родительскую заботу. Таким образом, отбор в некоторых случаях может приводить к разрыву связи между размерами тела и частотой звука.

Признаки эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих, как и ожидалось, носили интегральный характер не только на видовом, но и на межвидовом уровне (29). Отсутствие жесткой связи с видовыми особенностями вокального поведения – необходимое условие для признака, обеспечивающего коммуникацию между разными видами, часто принадлежащими к удаленным систематическим группам. Проявление эмоционального возбуждения в вокализациях было связано с очень простыми акустическими признаками – временной организацией вокальных последовательностей и распределением энергии в спектре, которые присутствуют в звуках любой структуры у любого вида животных (37; 40). Мы выполнили первый в мире широкий синтез данных, позволивший выявить наиболее универсальные индикаторы эмоционального возбуждения в структуре звуков (29), выводы которого подтверждаются недавними обобщающими исследованиями (Briefer, 2012; Lingle et al., 2012).

Развитие акустических признаков статуса находится под сильным давлением естественного отбора на характеристики вокального поведения, позволяющие самцу казаться больше, чем он есть на самом деле (Fitch, Reby, 2001; Fitch, Hauser, 2002). Признаки статуса могут превалировать над признаками индивидуальности в звуках (Briefer et al., 2010). Отбор на усиление признаков статуса, на вокальное преувеличение размера, может приводить к специфическим морфологическим адаптациям вокального аппарата: увеличенной гортани и удлинению вокального тракта во время крика (18; 27; 44; 48). Синтез поведенческих и акустических и морфологических данных является наиболее перспективным подходом для изучения признаков статуса в вокализациях.

ВЫВОДЫ

1. Структурное разнообразие акустических сигналов определяется особенностями работы всех компонентов вокальной системы: легких (длительность звука), источника звука (основная частота и ее гармоники) и вокального тракта (формантные частоты), и результатом взаимодействия между ними. Важными источниками изменчивости являются нелинейные вокальные феномены, приводящие к скачкообразным изменениям структуры звуков, а также иные, помимо фонации, способы звукопродукции, такие как турбулентность и вибрация.

2. Знание механизмов звукопродукции и нелинейных вокальных феноменов позволяет лучше устанавливать степень сходства и различия между отдельными элементами вокального поведения и составлять естественные классификационные схемы при описании вокальных репертуаров.

3. Индивидуальные признаки в звуках обнаружены у всех исследованных видов млекопитающих и птиц. Они априори присущи животным вследствие индивидуальных особенностей строения и функционирования вокального аппарата.

4. В некоторых случаях индивидуальные признаки могут подхватываться естественным отбором и закрепляться в качестве персональной особенности, отличительной черты особи. В других случаях этого не происходит, и коммуникация между животными основывается не на персонализированных акустических связях, а на иных принципах.

5. Индивидуальные признаки в звуках могут усиливаться и ослабляться в течение жизни особи. Возможно, это связано с различиями в требованиях к надежности идентификации особи на определенных этапах жизненного цикла.

6. Для всех исследованных видов выраженность индивидуальных признаков в звуках значительно преобладает над особенностями, связанными с полом или родством. Исключением являются свистящие утки рода *Dendrocygna*, у которых акустический половой диморфизм компенсирует отсутствие полового диморфизма в размерах, окраске и поведении.

7. Индивидуальные и связанные с взрослением особенности звуков детенышей могут варьировать в зависимости от необходимости распознавания родителями, снижения связанного с возрастом риска хищничества и для продления сроков родительской заботы, если этому благоприятствует естественный отбор.

8. Обнаружены общие для всех млекопитающих, включая человека, признаки звуков, кодирующих уровень негативного эмоционального возбуждения. Разработан

простой и легко автоматизируемый метод оценки уровня дискомфорта животного на основе изменений структуры его вокального поведения.

9. Искусственный отбор на позитивное отношение к человеку (доместикация) не затрагивает вокальный репертуар животных, но избирательно усиливает использование одних типов звуков за счет других при общении с человеком.

10. На основе синтеза поведенческих и акустических и морфологических данных предложена гипотеза полового отбора на низкие голоса самцов как показателей крупного размера и высокого уровня тестостерона, основанная на конвергентных признаках вокальной анатомии у нескольких видов полигинных копытных.

11. Разработана интегральная схема организации внутривидового разнообразия структуры звуков и формирования различных признаков вокализаций у млекопитающих и птиц с отсутствием вокального научения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен моему учителю, Михаилу Ефимовичу Гольцману, который сформировал мое научное мировоззрение, привил любовь к научному поиску и научил отличать главное от второстепенного. Спасибо моим друзьям и коллегам в Московском зоопарке и Московском университете, особенно О.Г. Ильченко, С.В. Попову, Е.С. Непринцевой, Е.П. Крученковой, О.А. Филатовой и Н.А. Формозову за доброжелательный интерес к этой работе, дружескую плодотворную критику и советы. Я искренне благодарен моим бывшим и нынешним студентам и аспирантам, в первую очередь А.В. Кленовой, В.А. Матросовой и С.С. Гоголевой, а также М.В. Калашниковой, И.В. Исаевой, М.В. Войнилович, Т.А. Касировой, М.М. Чулкиной, Л.О. Дорониной, К.О. Ефремовой, Е.Н. Лапшиной, А.С. Зайцевой, О.В. Сибиряковой, за вдохновляющий энтузиазм, радость творчества при совместной охоте за проблемой, упорство при обработке данных и доведении их до публикаций. Эта работа не могла быть выполнена без широкой кооперации с многочисленными коллегами из самых разных организаций: С.А. Шиловой, А.В. Чабовским, Л.Е. Савинецкой, О.Н. Шекаровой и М.В. Холодовой (ИПЭЭ РАН), Л.Н. Трут и А.В. Харламовой (ИЦИГ СО РАН), Т.А. Кашенцевой (ОГБЗ), Н.В. Солдатовой (Экоцентр "Джейран", Узбекистан), С.В. Пивановой (ЛГПУ), Л.Е. Кокшуновой (КГУ), Т. Landete-Castillejos (UCLM, Испания), D. Blumstein (UCLA, США), I. Schneiderova (Charles University, Чехия), всем им моя огромная благодарность за помощь в совместных исследованиях. Многолетнее плодотворное сотрудничество и дружба связывают нас со специалистом по функциональной морфологии Р. Фраем (R. Frey, IZW-Berlin, Германия), выполнившим всю морфологическую часть работы.

Я бесконечно благодарен судьбе за то, что она соединила меня с Еленой Владимировной Володиной - моей женой и партнером во всех начинаниях, жизненных и научных. Спасибо моим родителям Александру Ивановичу и Елене Васильевне, брату Федору и сестре Наталье, чья моральная поддержка и финансовая помощь в самые сложные годы помогла мне остаться в науке.

Исследование было поддержано грантами РФФИ 03-04-48919, 06-04-48400, 09-04-00416 и 12-04-00260.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. **Володин И.А.**, 1990. Поведенческий репертуар краснозобой казарки *Rufibrenta ruficollis* (Anserini, Anseriformes). 1. Двигательное поведение // Зоол. журн. Т. 69. № 9. С. 57-66.
2. **Володин И.А.**, 1990. Поведенческий репертуар краснозобой казарки *Rufibrenta ruficollis*. 2. Акустическое поведение // Зоол. журн. Т. 69. № 10. С. 98-106.
3. **Володин И.А.**, 1990. Установление и поддержание социальных связей в группах краснозобых казарок в условиях неволи // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 95. № 3. С. 42-50.
4. **Володин И.А.**, 1992. Масса тела краснозобых казарок в неволе: сезонная динамика, влияние температуры, фотопериода, социальных факторов // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 97. № 6. С. 29-42.

5. Володина Е.В., **Володин И.А.**, 2001. Вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих // Успехи соврем. биол. Т. 121. № 2. С. 180-189.
6. **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.
7. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2002. Непрерывная вокализация во время вдоха и выдоха у большого полосатого кустуса, *Dactylopsila trivirgata* (Marsupialia, Petauridae) // Зоол. журн. Т. 81. № 12. С. 1526-1529.
8. **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.
9. **Володин И.А.**, 2005. Индивидуальная специфика в криках тревоги у крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. Т. 84. № 2. С. 228-235.
10. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Филатова О.А., 2005. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общей биол. Т. 66. № 4. С. 346-362.
11. **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Klenova A.V., Filatova O.A., 2005. Individual and sexual differences in the calls of the monomorphic white-faced whistling duck *Dendrocygna viduata* // Acta Ornithologica. V. 40. № 1. P. 43-52.
12. Чулкина М.М., **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2006. Индивидуальная, половая и межпородная изменчивость лая домашней собаки, *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. Т. 85. № 4. С. 544-555.
13. Матросова В.А., **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2006. Разнообразие криков, издаваемых пойманными в живоловки крапчатыми сусликами *Spermophilus suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 111. № 5. С. 84-87.
14. Volodina E.V., **Volodin I.A.**, Isaeva I.V., Unck C., 2006. Biphonation may function to enhance individual recognition in the dhole, *Cuon alpinus* // Ethology. V. 112. № 8. P. 815-825.
15. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2006. Скромное очарование нелинейностей. О скулении собак, голосе Высоцкого, алтайском пении и не только // Природа. № 2. С. 26-32.
16. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Филатова О.А., 2007. Нелинейные феномены, определяющие высокую структурную изменчивость скулений домашней собаки *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 112. № 4. С. 11-17.
17. Matrosova V.A., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Babitsky A.F., 2007. Pups crying bass: vocal adaptation for avoidance of age-dependent predation risk in ground squirrels? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 62. № 2. P. 181-191.
18. Frey R., **Volodin I.**, Volodina E., 2007. A nose that roars: anatomical specializations and behavioural features of rutting male saiga // Journal of Anatomy. V. 211. № 6. P. 717-736.
19. Klenova A.V., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2007. The vocal development of the red-crowned crane *Grus japonensis* // Ornithological Science. V. 6. № 2. P. 107-119.
20. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Кленова А.В., 2007. Ломка голоса бывает не только у людей // Природа. № 2. С. 23-29.
21. Кленова А.В., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Кашенцева Т.А., 2008. Соотношение индивидуальных, половых и родственных различий в свистовых звуках птенцов японского журавля (*Grus japonensis*) в онтогенезе // Зоол. журн. Т. 87. № 4. С. 458-465.
22. Гоголева С.С., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Трут Л.Н., Харламова А.В., 2008. Устойчивый эффект селекции по поведению на вокализации серебристо-черных лисиц // Информ. вестник ВОГиС. Т. 12. № 1-2. С. 24-31.
23. Klenova A.V., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2008. Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*) // Journal of Ethology. V. 26. № 3. P. 317-325.
24. Gogoleva S.S., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Trut L.N., 2008. To bark or not to bark: Vocalization in red foxes selected for tameness or aggressiveness toward humans // Bioacoustics. V. 18. № 2. P. 99-132.

25. Володина Е.В., **Володин И.А.**, 2008. Дуэли и серенады в мире животных: на носах и голосах // Природа. № 8. С. 17-22.
26. **Volodin I.**, Kaiser M., Matrosova V., Volodina E., Klenova A., Filatova O., Kholodova M., 2009. The technique of noninvasive distant sexing for four monomorphic *Dendrocygna* whistling duck species by their loud whistles // Bioacoustics. V. 18. № 3. P. 277-290.
27. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Ефремова К.О., 2009. Антилопа, кричащая через нос: структура звуков и влияние полового отбора на вокальное поведение у сайгака (*Saiga tatarica*) // Зоол. журн. Т. 88. № 1. С. 113-124.
28. Matrosova V.A., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2009. The short-term and long-term individuality in speckled ground squirrel alarm calls // Journal of Mammalogy. V. 90. № 1. P. 158-166.
29. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Гоголева С.С., Доронина Л.О., 2009. Индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека // Журн. общей биол. Т. 70. № 3. С. 210-224.
30. Klenova A.V., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2009. Examination of pair-duet stability to promote long-term monitoring of the endangered red-crowned crane (*Grus japonensis*) // Journal of Ethology. V. 27. № 3. P. 401-406.
31. Klenova A.V., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2009. The variation in reliability of individual vocal signature throughout ontogenesis in the red-crowned crane *Grus japonensis* // Acta Ethologica. V. 12. № 1. P. 29-36.
32. Gogoleva S.S., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2009. Kind granddaughters of angry grandmothers: The effect of domestication on vocalization in cross-bred silver foxes // Behavioural Processes. V. 81. № 3. P. 369-375.
33. Зубакин В.А., **Володин И.А.**, Кленова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапшина Е.Н., 2010. Поведение большой конюги (*Aethia cristatella*, Charadriiformes, Alcidae) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации // Зоол. журн. Т. 89. № 3. С. 331-345.
34. Klenova A.V., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Postelnykh K.A., 2010. Voice breaking in adolescent red-crowned cranes *Grus japonensis* // Behaviour. V. 147. № 4. P. 505-524.
35. Gogoleva S.S., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2010. Vocalization toward conspecifics in silver foxes (*Vulpes vulpes*) selected for tame or aggressive behavior toward humans // Behavioural Processes. V. 84. № 2. P. 547-554.
36. Matrosova V.A., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Vasilieva N.A., Kochetkova A.A., 2010. Between-year stability of individual alarm calls in the yellow ground squirrel *Spermophilus fulvus* // Journal of Mammalogy. V. 91. № 3. P. 620-627.
37. Gogoleva S.S., Volodina E.V., **Volodin I.A.**, Kharlamova A.V., Trut L.N., 2010. The gradual vocal responses to human-provoked discomfort in farmed silver foxes // Acta Ethologica. V. 13. № 2. P. 75-85.
38. Matrosova V.A., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Vasilieva N.A., 2010. Stability of acoustic individuality in the alarm calls of wild yellow ground squirrels *Spermophilus fulvus* and contrasting calls from trapped and free-ranging callers // Naturwissenschaften. V. 97. № 8. P. 707-715.
39. Volodina E.V., Matrosova V.A., **Volodin I.A.**, 2010. An unusual effect of maturation on the alarm call fundamental frequency in two species of ground squirrels // Bioacoustics. V. 20. № 1. P. 87-98.
40. Gogoleva S.S., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2010. Sign and strength of emotional arousal: Vocal correlates of positive and negative attitudes to humans in silver foxes (*Vulpes vulpes*) // Behaviour. V. 147. № 13-14. P. 1713-1736.
41. Gogoleva S.S., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2011. Explosive vocal activity for attracting human attention is related to domestication in silver fox // Behavioural Processes. V. 86. № 2. P. 216-221.
42. Matrosova V.A., Blumstein D.T., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2011. The potential to encode sex, age, and individual identity in the alarm calls of three species of Marmotinae // Naturwissenschaften. V. 98. № 3. P. 181-192.

43. **Volodin I.A.**, Lapshina E.N., Volodina E.V., Frey R., Soldatova N.V., 2011. Nasal and oral calls in juvenile goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) and their potential to encode sex and identity // *Ethology*. V. 117. № 4. P. 294-308.
44. Frey R., **Volodin I.**, Volodina E., Soldatova N.V., Juldachev E.T., 2011. Descended and mobile larynx, vocal tract elongation and rutting roars in male goitred gazelles (*Gazella subgutturosa* Gldenstaedt, 1780) // *Journal of Anatomy*. V. 218. № 5. P. 566-585.
45. Ефремова К.О., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Фрай Р., Солдатова Н.В., Лапшина Е.Н., Макаров И.С., Горбунов К.С., 2011. Влияние пола и возраста на структурные признаки носовых звуков и размеры тела у детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*, Artiodactyla, Bovidae) // *Зоол. журн.* Т. 90. № 5. С. 603-615.
46. Efremova K.O., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Frey R., Lapshina E.N., Soldatova N.V., 2011. Developmental changes of nasal and oral calls in the goitred gazelle *Gazella subgutturosa*, a nonhuman mammal with a sexually dimorphic and descended larynx // *Naturwissenschaften*. V. 98. № 11. P. 919-931.
47. Matrosova V.A., Schneiderov I., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2012. Species-specific and shared features in vocal repertoires of three Eurasian ground squirrels (genus *Spermophilus*) // *Acta Theriologica*. V. 57. № 1. P. 65-78.
48. Frey R., **Volodin I.**, Volodina E., Carranza J., Torres-Porras J., 2012. Vocal anatomy, tongue protrusion behaviour and the acoustics of rutting roars in free-ranging Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*) // *Journal of Anatomy*. V. 220. № 3. P. 271-292.
49. Матросова В.А., Пиванова С.В., Савинецкая Л.Е., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Шекарова О.Н., 2012. Межпопуляционная изменчивость крика тревоги крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae): влияние пола, возраста и массы тела // *Зоол. журн.* Т. 91. № 4. С. 453-463.
50. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Фрай Р., Солдатова Н.В., Юлдашев Э.Т., 2012. Газель и адамово яблоко // *Природа*. № 4. С. 44-53.
51. Lapshina E.N., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Frey R., Efremova K.O., Soldatova N.V., 2012. The ontogeny of acoustic individuality in the nasal calls of captive goitred gazelles, *Gazella subgutturosa* // *Behavioural Processes*. V. 90. № 3. P. 323-330.
52. **Volodin I.A.**, Zaytseva A.S., Ilchenko O.G., Volodina E.V., Chebotareva A.L., 2012. Measuring airborne components of seismic body vibrations in a Middle-Asian sand-dwelling Insectivora species, the piebald shrew (*Diplomesodon pulchellum*) // *Journal of Experimental Biology*. V. 215. № 16. P. 2849-2852.
53. **Володин И.А.**, Ильченко О.Г., Володина Е.В., Зайцева А.С., Чеботарева А.Л., 2012. Землеройка - барабанщик // *Природа*. № 7. С. 50-56.
54. **Volodin I.**, Volodina E., Frey R., Carranza J., Torres-Porras J., 2013. Spectrographic analysis points to source-filter coupling in rutting roars of Iberian red deer // *Acta Ethologica*. V. 16. № 1. P. 57-63.
55. Gogoleva S.S., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N., 2013. Effects of selection for behavior, human approach mode and sex on vocalization in silver fox // *Journal of Ethology*. V. 31. № 1. P. 95-100.
56. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Авилес Э., Фрай Р., Ландете-Кастильехос Т., 2013. Испанский олень и испанский певец // *Природа*. № 4. С. 20-26.
57. **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Lapshina E.N., Efremova K.O., Soldatova N.V., 2013. Vocal group signatures in the goitred gazelle *Gazella subgutturosa* // *Animal Cognition*. DOI 10.1007/s10071-013-0666-3.
58. **Volodin I.A.**, Sibiryakova O.V., Kokshunova L.E., Frey R., Volodina E.V., 2013. Nasal and oral calls in mother and young trunk-nosed saiga antelopes, *Saiga tatarica* // *Bioacoustics*. DOI 10.1080/09524622.2013.826598.

Статьи в сборниках и журналах (не входящих в перечень ВАК):

59. **Володин И.А.**, 1991. Синхронизация акустической активности в группе краснозобых казарок (*Branta ruficollis*) // *Науч. исслед. в зоол. парках*. Вып. 1. М. С. 51-55.
60. **Володин И.А.**, Сметанин И.С., 1991. Оборонительное поведение и вокализации андского кондора (*Vultur gryphus*) в неволе // *Науч. исслед. в зоол. парках*. Вып. 1. М. С. 98-119.

61. Володина Е.В., **Володин И.А.**, 1995. Биоакустические исследования в зоологических парках - возможности и перспективы // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 5. М. С. 222-246.
62. Володина Е.В., **Володин И.А.**, 1996. Вокализации, сопровождающие репродуктивное поведение у редких видов кошачьих (Felidae) // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 6. М. С. 142-184.
63. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 1997. Как изучать звуковое поведение животных в зоопарках: практические рекомендации // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 9. М. С. 28-55.
64. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 1997. Стресс, приспособительное поведение и благополучие животных в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 9. М. С. 56-94.
65. Володина Е.В., **Володин И.А.**, 1998. Суммация данных при анализе звуков гепарда в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 10. М. с. 262-264.
66. Volodina E.V., **Volodin I.A.**, 1999. Bioacoustic in Zoos: a review of applications and perspectives // International Zoo News. V. 46. № 4. P. 208-213.
67. **Volodin I.A.**, Goltsman M.E., 2003. Strategies of aggressive fighting reflect degree of sociality in three species of gerbils // Rats, mice and people. Canberra. Austr. Centre for Inter. Agric. Res. P. 169-172.
68. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Кленова А.В., 2003. Безошибочное определение пола по громким свистовым крикам у мономорфных белолицых свистящих уток *Dendrocygna viduata* // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 16. М. С. 90-100.
69. Володина Е.В., **Володин И.А.**, 2003. Вокальный репертуар и индивидуальная изменчивость криков рыжей свистящей утки // Казарка, Бюлл. Рабочей группы по гусеобразным северной Евразии. Т. 9. С. 67-77.
70. **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Klenova A.V., 2003. Non-invasive sex recognition in the white-faced whistling duck // International Zoo News. V. 50. № 3. P. 160-167.
71. 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*) // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 17. М. С. 103-118.
72. Володина Е.В., **Володин И.А.**, Непринцева Е.С., 2004. Красный волк в природе и в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 17. М. С. 157-179.
73. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Кленова А.В., 2004. Сравнение методов визуальной классификации и дискриминантного анализа в применении к крикам белолицых свистящих уток // Казарка, Бюлл. Рабочей группы по гусеобразным северной Евразии. Т. 10. С. 107-118.
74. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Матросова В.А., Холодова М.В., 2005. Определение пола кубинских свистящих уток *Dendrocygna arborea* по ответам на трансляцию видовых криков // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 18. М. С. 105-112.
75. Касирова Т.А., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Кашенцева Т.А., Беме И.Р., 2005. Структура и встречаемость бифонических криков у птенцов стерха // Орнитология. Т. 32. С. 97-104.
76. Кленова А.В., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Кашенцева Т.А., 2005. Половые различия в свистовых криках при дискомфорте у птенцов японского журавля // Орнитология. Т. 32. С. 105-111.
77. Володина Е.В., **Володин И.А.**, Кленова А.В., 2005. Определение пола птиц по голосам: опыт работы с белолицей уткой // Мир птиц. Информ. бюлл. Союза охраны птиц России. № 31. С. 21-23.
78. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2006. Вокальное поведение домашней собаки: механизмы, функции и эволюция // Проблемы исследований домашней собаки. М. С. 43-52.
79. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2006. Скромное очарование нелинейностей // Российская наука: мечта светла. Сборник научно-популярных статей – победителей конкурса РФФИ 2005 года. М. С. 213-221.
80. **Volodin I.A.**, Nagaylik M.M., Volodina E.V., 2006. Cues to orientation of a caller to a listener in biphonic and non-biphonic close range contact calls in the dhole (*Cuon*

alpinus) // Advances in Bioacoustics 2. Dissertationes Classis IV: Historia Naturalis. V. 47. № 3. P. 245-255.

81. Volodina E.V., **Volodin I.A.**, Filatova O.A., 2006. The occurrence of nonlinear vocal phenomena in frustration whines of the domestic dog (*Canis familiaris*) // Advances in Bioacoustics 2. Dissertationes Classis IV: Historia Naturalis. V. 47. № 3. P. 257-270.
82. **Volodin I.A.**, Klenova A.V., Volodina E.V., 2008. Modelling bioacoustical monitoring through years with captive population of the red-breasted goose // Казарка, Бюлл. Рабочей группы по гусеобразным северной Евразии. Т. 11. Вып. 1. С. 22-46.
83. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2008. Методические рекомендации по изучению звукового поведения животных // Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М. С. 67-83.
84. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Матросова В.А., 2008. Вокальная мимикрия у сусликов // Сборник научно-популярных статей – победителей конкурса РФФИ 2007 года. М.: Октопус, Природа, с. 151-157.
85. Matrosova V.A., **Volodin I.A.**, Volodina E.V., 2008. Does kinship affect the alarm call structure in the yellow ground squirrel *Spermophilus fulvus*? // Lynx (Praha) n. s. V. 39. № 2. P. 295-303.
86. **Volodin I.A.**, Volodina E.V., Matrosova V.A., Savinetskaya L.E., Schekarova O.N., Voytsik V.A., 2008. Population density does not affect the alarm call characteristics in the speckled ground squirrel *Spermophilus suslicus* // Lynx (Praha) n. s. V. 39. № 2. P. 333-342.
87. Кленова А.В., Весслинг Б., Володина Е.В., **Володин И.А.**, 2008. Межпопуляционные различия в структуре дуэтов японского журавля // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции). Вып. 3. М. С. 82-95.
88. Солдатова Н.В., Юлдашев Э.Т., **Володин И.А.**, Володина Е.В., Ефремова К.О., Лапшина Е.Н., 2010. Содержание, выращивание и динамика веса детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*) в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 26. М. С. 64-71.
89. **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2011. Газель и адамово яблоко // Сборник научно-популярных статей - победителей конкурса РФФИ 2011 года. Вып. 15. М.: Молнет. С. 111-120.
90. **Volodin I.A.**, Makarov I.S., Efremova K.O., Volodina E.V., Soldatova N.V., 2012. Application of software for automatic analysis of human speech to measuring the fundamental frequency in calls of a nonhuman mammal // Науч. исслед. в зоол. парках. Вып. 28. М. С. 94-102.

Научно-популярные статьи и Интернет-ресурс:

91. **Володин И.А.**, Володина Е.В., Филатова О.А., 2002. Богатый запас собачьего красноречия // Наука и жизнь. № 12. С. 116-117.
92. Чулкина М.М., **Володин И.А.**, Володина Е.В., 2005. Лай - моя визитная карточка // Наука и жизнь. № 12. С. 46-48.
93. Володина Е.В., **Володин И.А.**, Кашенцева Т.А., 2007. Один голос хорошо, а два - лучше // Наука и жизнь. № 9. С. 72-74.
94. Гоголева С.С., Володина Е.В., **Володин И.А.**, Харламова А.В., Трут Л.Н., 2008. А если вы споете, а может быть, залаете... // Наука и жизнь. № 9. С. 58-62.
95. Володина Е.В., Матросова В.А., **Володин И.А.**, 2009. Спектр утиног свиста // Наука и жизнь. № 11. С. 35-37.
96. **Володин И.А.**, Володина Е.В. Галерея звуков животных // Интернет-ресурс. <http://www.bioacoustica.org/>

Материалы и тезисы конференций:

26 материалов и 64 тезисов конференций.

Заказ № 114-Р/09/2013 Подписано в печать 23.09.13 Тираж 130 экз. Усл. п.л. 2,4



ООО “Цифровичок”, тел. (495) 797-75-76
www.cfr.ru ; e-mail: info@cfr.ru

