

*На правах рукописи*

**ВОЛОДИНА**

**Елена Владимировна**

**ОРГАНИЗАЦИЯ ВОКАЛЬНОГО РЕПЕРТУАРА  
У ГЕПАРДА *ACINONYX JUBATUS* В НЕВОЛЕ**

Специальность: 03.00.08 - зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва

2000

Работа выполнена в отделе научных исследований Московского  
государственного зоологического парка

**Научный руководитель:** профессор, доктор биологических наук  
**А.А. Никольский**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук  
**В.В. Иваницкий**

кандидат биологических наук  
**О.Б. Переладова**

**Ведущая организация:** Институт Проблем Экологии и Эволюции  
животных им. А.Н. Северцева РАН

Защита состоится “ \_\_\_\_\_ ” октября 2000 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании  
диссертационного совета Д 053.05.34 в Московском Государственном  
Университете по адресу: 119899, ГСП, Москва, Воробьевы горы,  
Биологический факультет МГУ, аудитория М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического  
факультета МГУ.

Автореферат разослан “ \_\_\_\_\_ ” сентября 2000 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Выявление связей между структурой звуков и внутренним состоянием животных во время звукопродукции представляет одну из важных задач как теоретической, так и прикладной биоакустики (Никольский, 1984; Hauser, 1996). Основной проблемой при изучении внешних проявлений внутреннего состояния животных является сложность прямых измерений параметров внутреннего состояния. Поэтому для выявления связей между структурой звуков и внутренним состоянием необходимы исследования вокального поведения животных в различных ситуациях и сравнительный анализ структуры звуков особей разного пола и возраста.

Одним из наиболее динамично развивающихся направлений прикладной этологии является установление критериев благополучия животных при содержании в неволе (Broom, Johnson, 1993). Звуки могут выступать надежными индикаторами благополучия конкретных животных в конкретных условиях (Zahavi, 1982; Weary, Fraser, 1995a,б). Поэтому биоакустический анализ является одним из приоритетных направлений при разработке неинвазивного мониторинга состояния животных в условиях неволи, особенно редких, исчезающих видов, к которым относится гепард (*Acinonyx jubatus*), послуживший объектом моего исследования.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящего исследования было выявление связей между структурой звуков и характеристиками внутреннего состояния, лежащего в основе их продукции, у млекопитающих на примере гепарда. Были поставлены следующие задачи:

1. Описание вокального репертуара взрослых и детенышей гепарда как необходимая база для оценки структурной изменчивости звуков.
2. Количественная и качественная оценка различий звуков одинаковых типов взрослых и детенышей для выявления признаков инфантильности в структуре звуков гепардов.
3. Поиск связей между использованием звуков с определенными структурными признаками и социальной ролью гепардов в ситуациях с ярко выраженной социальной асимметрией между животными.
4. Выявление структурных признаков звуков, издаваемых гепардами в очевидно неприятных для них ситуациях.
5. Оценка перспективы применения проигрывания видовых вокализаций гепардам в неволе для мониторинга состояния животных и обогащения среды.
6. Выявление акустических маркеров для оценки репродуктивного статуса и психологического благополучия гепардов в неволе.

**Научная новизна.** Впервые подробно описан вокальный репертуар взрослых и детенышей гепарда с использованием спектрографического анализа. Показано соответствие структурных признаков звуков гепарда

разным способам звукопродукции, известным для кошачьих. Впервые проведен количественный анализ структурных различий звуков взрослых и детенышей у гепарда. Впервые проведено сравнение использования звуков тональной и ритмически-импульсной структуры в социально-асимметричных ситуациях. На основе ситуативного анализа выявлены вокальные индикаторы уверенности-неуверенности, агрессивности-неагрессивности и субъективной слабости-силы у гепарда.

**Практическое значение работы.** Показано, что в качестве надежных индикаторов состояния эструса у гепарда могут служить крики трещания самца на запах самки. Наличие таких криков у самца, в свою очередь, свидетельствует о его репродуктивной состоятельности. Показана возможность использования проигрывания звуков видového репертуара гепарда для обогащения среды у этого вида в неволе. Выявленные вокальные индикаторы внутреннего состояния у гепарда могут использоваться для оценки намерений и благополучия животных этого вида в неволе. Материалы диссертации с 1998 г используются в курсе “Поведение животных” биологического факультета МГУ.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на 2 Международном Симпозиуме по физиологии и этологии диких и зоопарковских животных (Берлин, 1998); на VI съезде Териологического общества РАН (Москва, 1999); на научно-практической конференции “Животные в городе” (Москва, 2000); на 3 Международном Симпозиуме по физиологии и этологии диких и зоопарковских животных (Берлин, 2000); на семинаре отдела научных исследований Московского зоопарка (Москва, 1998, 2000).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 13 работ, 3 статьи находятся в печати.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов. Содержание диссертации изложено на 126 страницах и включает 19 рисунков и 6 таблиц. Список литературы содержит 161 название, из них 131 - на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ВВЕДЕНИЕ

Во введении кратко рассмотрены возможности и преимущества использования структурных признаков издаваемых млекопитающими звуков в качестве индикаторов их внутреннего состояния. Среди них: достоверность информации о внутреннем состоянии, удобство регистрации и анализа, а также неинвазивность, поскольку биоакустические методы не требуют обездвиживания и других травмирующих манипуляций. Последнее особенно важно при работе с редкими исчезающими видами. Очерчена сфера практического применения звуковых индикаторов внутреннего состояния

млекопитающих и человека на современном этапе. Сформулированы цель и задачи исследования.

### **ГЛАВА 1. Биология гепарда в природе и в неволе**

На основе литературных данных описана биология гепарда в природе и в неволе. Особое внимание обращено на те особенности, которые определяют прогрессивное снижение численности вида. Прежде всего это выраженная генетическая мономорфность особей и ее следствия - повышенная уязвимость к болезням, высокая смертность молодняка, низкое качество спермы у самцов (O'Brien et al., 1985, 1986; Wildt et al., 1983, 1987). Во-вторых, это разрушение в естественной среде и в зоопарках своеобразной социальной организации гепарда, для которой типичны коалиции самцов-братьев (Caro, 1989, 1993). Невозможность сохранения коалиций приводит к нарушениям полового поведения и значительному сокращению числа размножающихся самцов. Подробно рассмотрены некоторые из проблем, возникающих при разведении гепарда в неволе: трудность идентификации эструса; непредсказуемость эстральной циклики в связи с отсутствием сезонности размножения; трудность подбора пар из-за индивидуальных предпочтений животных.

Звуковое поведение гепарда изучено недостаточно. Специальные работы по вокальному поведению в природе отсутствуют. В некоторых исследованиях биологии гепарда приводятся звукоподражательные названия звуков и описания частных случаев, когда гепарды издавали звуки во время внутривидовых взаимодействий (Adamson, 1969, 1972; Schaller, 1972; Kingdom, 1977), однако спектрограммы звуков ни в одной из работ не представлены. Звуковое поведение гепарда в неволе изучено лишь немногим лучше, чем в природе. Нет ни одной работы, где вокальный репертуар гепарда был бы описан полностью; спектрографических иллюстраций очень мало; статистических исследований параметров вокализаций почти не проводилось. Терминология не выверена, ввод авторами новых терминов для одних и тех же звуков приводит к путанице. Среди имеющихся работ - исследование некоторых вокализаций из репертуара гепарда в неволе (Мовчан, Опахова, 1981); две статьи, в которых обсуждаются структурно-функциональные связи двух ритмических импульсных вокализаций гепарда (Peters, 1981, 1983); статья по механизмам звукопродукции двух ритмических импульсных вокализаций у гепарда (Frazer Sissom et al., 1991); и статья по уровню вокальной активности гепардов в неволе (Ruiz-Miranda et al., 1998).

Гепарды в неволе имеют богатый репертуар звуков, который активно используют во внутривидовом общении в течение всего года, особенно в сезон размножения и при выращивании детенышей. И с теоретической, и с практической точек зрения изучение вокального репертуара гепарда представляет интересную и благородную задачу. Во-первых, информация об особенностях вокального поведения может быть использована для

мониторинга взаимоотношений между животными и контроля их внутреннего состояния. Во-вторых, изучение вокального поведения гепардов представляет собой важный вклад в изучение связей между структурой звуков, их функциями, коммуникативным значением и внутренним состоянием у млекопитающих в целом.

## **ГЛАВА 2. Биологические основы для выявления вокальных индикаторов внутреннего состояния у млекопитающих**

Исследователь, задавшийся целью найти вокальные индикаторы внутреннего состояния у млекопитающих, обязательно сталкивается с двумя взаимосвязанными проблемами. Во-первых, очень трудно получить надежную информацию о внутреннем состоянии кричащего животного. И, во-вторых, отделить звуковые признаки, действительно являющиеся маркерами внутреннего состояния от структурных изменений, обусловленных иными причинами. В этой главе представлен обзор литературы об общих принципах описания и классификации вокальных репертуаров, о биологических основах дискретности вокальных репертуаров млекопитающих на уровне контролирующих вокализацию субстратов головного мозга, о факторах, определяющих изменчивость звуков млекопитающих и размывающих границы между типами на уровне продукции звука, методах, позволяющих объективно измерить некоторые параметры эмоционального состояния и биологических основах проявления эмоционального состояния в структуре звуков млекопитающих.

### ***Подходы, используемые для классификации звуков и описания вокальных репертуаров.***

Существует три основных подхода к описанию видовых вокальных репертуаров млекопитающих: с позиций континуальности, при котором тип вокализации определяется ее местом в структурном континууме, где соседние звуки последовательности более сходны между собой, чем с более удаленными (Kiley, 1972); с позиций дискретности, при котором тип вокализаций определяется как группа звуков, морфологически более сходных между собой, чем с вокализациями других типов, без промежуточных вариантов между ними (Jürgens, Ploog, 1970); и с позиций дискретности-континуальности, когда вокальный репертуар представлен в виде дискретных структурных классов, каждый из которых является отдельным континуумом (Eisenberg et al., 1975; Peters, 1978; Masataka, 1982).

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

Подтверждения в пользу дискретной типологической организации вокальных репертуаров млекопитающих были получены в работах немецких нейроэтологов и физиологов в 1970-80-х годах (например, Jürgens, Ploog, 1970, 1981). С помощью метода электрической стимуляции мозга было показано, что каждый из восьми выделенных по структурным признакам спектра типов звуков саймири (*Saimiri sciureus*) имеет в слуховых зонах головного мозга собственный морфологический субстрат. Физической основой континуальности звуковых репертуаров служит изменчивость звука в процессе звукопродукции, причем как в источнике звука (голосовой щели), так и в надгортанном вокальном тракте (Brown, Cannito, 1995; Owren, Linker, 1995). Дополнительный вклад в изменчивость звуков вносят специфические морфологические образования вокального аппарата (Schön Ybarra, 1995). Подход с позиций дискретности - континуальности имеет свою основу в наличии у некоторых видов млекопитающих, в том числе у гепарда, нескольких механизмов звукопродукции (Frazer Sissom et al., 1991; Глава 3).

***Связь между структурой звуков и изменениями внутреннего состояния.***

Поиск акустических маркеров внутреннего состояния связан с решением двух основных вопросов: честны ли животные в выражении своих эмоций, и управляют ли животные своей звукопродукцией или же кричат, пассивно выражая свое внутреннее состояние.

Обоснование того, что поведенческие маркеры действительно могут служить реальными показателями эмоционального состояния млекопитающих, предложено в ряде исследований (Jürgens, 1979; Zahavi, 1982; Овсянников, Бадридзе, 1989; Weary, Fraser, 1995а,б), которые можно обобщить следующим образом. Психологическая самооценка животного должна в значительной степени соответствовать реальности, а внешние признаки этой самооценки должны быть “честным” выражением испытываемых в действительности эмоций и намерений. В противном случае поведение животного не будет соответствовать реальной ситуации, а его движения не будут эффективными для той деятельности, которая наиболее подходит для него. Например, если животное по своим физическим возможностям неспособно вступить в драку и победить, то адаптивной для него будет реальная самооценка своих физических сил и соответствие его поведения его действительным намерениям удалиться от противника. Если же вместо того, чтобы бежать, животное примет позу угрозы, то оно понапрасну затратит время и силы, которые могло бы потратить на бегство, и с большой вероятностью получит повреждения от более сильного противника. Такая тактика не будет поддержана отбором.

В экспериментах Юргенса (Jürgens, 1976а,б, 1979) по электростимуляции мозга было показано, что все контролирующие вокализацию структуры могут быть отнесены к одной из двух групп. Вокализации, вызываемые из мозговых структур первой группы (так

называемых “первичных” вокальных субстратов), не связаны с испытываемым животным эмоциональным состоянием. Вторая группа состоит из структур, стимуляция которых сначала вызывает определенные эмоциональные состояния, и затем - связанные с ними вокализации; в этом случае звуки вторичны по отношению к изменениям внутреннего состояния (“вторичные” вокальные субстраты). Таким образом, был получен ключ для установления разграничения между криками, связанными и не связанными с эмоциями.

Одной из областей, принадлежащих к первичным вокальным субстратам, является передний лимбический кортекс, который отвечает за волевой контроль продукции звука, то есть, издавание звуков по собственному желанию. Эта область контролирует выполнение оперантных вокальных задач, т.е. издавание звуков за вознаграждение. Однако, волевой контроль возможен только в отношении инициации криков, а не в отношении их амплитудной или частотной модуляции (Jürgens, 1976в, 1995).

подавляющее большинство звуков, спонтанно издаваемых млекопитающими, контролируется вторичными вокальными субстратами, что составляет биологическую основу для поиска связей между структурой звуков и эмоциональными состояниями у млекопитающих (Jürgens, 1976а,б, 1979).

### **ГЛАВА 3. Вокальный репертуар гепарда в неволе: структура звуков и поиск возможностей для оценки внутреннего состояния у взрослых животных**

В этой главе на основании структурных признаков звуков описан вокальный репертуар взрослых гепардов в неволе. Классификация звуков обсуждается в связи с различиями в механизмах звукопродукции. Предложена гипотетическая схема связи между структурой звуков и состояниями уверенности и неуверенности, а также агрессивности и неагрессивности у гепарда.

Записи звуков 6 самцов и 8 самок взрослых гепардов были сделаны с июня 1984 по декабрь 1992 гг в Московском зоопарке и частично в Бухарском джейрановом питомнике (Узбекистан). Звуки были записаны с расстояния от 0,5 до 8 м на магнитофон Репортер-5П с микрофонами МКЭ-2 и МКЭ-100 в диапазоне частот от 50 до 15000 Гц. Анализ структуры звуков проводился с помощью динамического спектрографа Спектр-1 (Россия), сонографа Kay Elemetric 7800 (США) и компьютерной программы Sono (фирма Biooptima, Россия). При расчетах использовали метод “суммации данных”, при котором измерения от разных особей обрабатываются как независимые события (Leger, Didrichsons, 1994).

На основании структурных особенностей вокальный репертуар гепарда был разделен на три класса. Внутри каждого из классов звуки подразделялись на типы по характерным признакам спектра. Значения основных частотно-

временных параметров большинства типов звуков гепардов приведены в таблице 1. Четыре типа звуков (трещание, бульканье, воркование и рычание), которые представляли собой серии либо дискретных, либо различимых, но сливающихся между собой звуковых пульсов, были отнесены к классу звуков с внутренней пульсацией. Эти типы звуков четко и достоверно различались между собой по периоду пульсации. Период пульсации составлял  $54,44 \pm 0,31$  (n=737) для трещания,  $42,64 \pm 0,29$  (n=221) для воркования и  $27,49 \pm 0,18$  (n=693) для рычания; бульканье отличалось нерегулярностью периода пульсации. Три типа звуков (мяуканье, чириканье, вой) с непрерывным тональным спектром составили класс тональных вокализаций. Типы тональных звуков надежно различались по форме частотной модуляции. Класс шумовых звуков был представлен одним типом вокализаций с широкополосным спектром - шипением. Звуки, в которых одновременно встречались признаки разных структурных классов, были определены как промежуточные, а звуки, в которых одна структура последовательно сменяла другую, - как переходные.

Статистическое сравнение параметров типов звуков взрослых гепардов в пределах классов по критерию Манн-Уитни показало достоверность различий в периодах пульсации между воркованием и рычанием, трещанием и рычанием, трещанием и воркованием. Длительность рычаний достоверно превышала длительность трещаний. В тональных криках достоверно различались основные начальные частоты чириканья и мяуканья, чириканья и воя, мяуканья и воя. По основной максимальной частоте достоверно различались чириканье и мяуканье. По основной конечной частоте и глубине модуляции основной частоты достоверно различались чириканье и вой, мяуканье и вой. По длительности достоверно различались вой и чириканье, вой и мяуканье.

Структурные различия между классами звуков могут быть связаны с различиями в механизмах звукопродукции. При звукопродукции у гепарда задействовано по меньшей мере три различных механизма. Тональные звуки издаются путем фонации, при которой звук генерируется посредством аэродинамически запускаемых вибраций голосовых связок в ларинксе (Shipley et al., 1991). Ритмически-импульсные звуки, в первую очередь воркование, производятся посредством вибрации - механической активации ларингеальных мышц, которая вызывает периодическое смыкание голосовых связок в ларинксе (Frazer Sissom et al., 1991). Воркование производится в течение всего дыхательного цикла, как на вдохе, так и на выдохе. В продукции трещания и рычания одновременно участвуют и фонация, и вибрация. Такой сложный "двойной" механизм продукции этих криков дает на выходе как бы прерывистый тональный сигнал. При шипении голосовые связки, по-видимому, не участвуют в звукопродукции, и воздушный поток из легких проходит через узкую щель на выходе из вокального тракта.

**Таблица 1.** Значения основных частотно-временных параметров звуков взрослых и детенышей гепардов и их сравнение по критерию Манн-Уитни. Приведены среднее  $\pm$  стандартная ошибка, размер выборки (n), и значения U-теста Манн-Уитни.  $F_0$  - основная частота.

Тип звука	Возрастная группа	Длительность, с	$F_0$ начальная, кГц	$F_0$ максимальная, кГц	$F_0$ конечная, кГц	Глубина модуляции, кГц
Трещание	взрослые	0,62 $\pm$ 0,03 n=100	--	--	--	--
	детеныши	0,42 $\pm$ 0,04 n=19	--	--	--	--
	значение M-U теста	U=459,0 p<0,001	--	--	--	--
Рычание	взрослые	2,60 $\pm$ 0,18 n=92	--	--	--	--
	детеныши	0,93 $\pm$ 0,13 n=24	--	--	--	--
	значение M-U теста	U=269,5 p<0,001	--	--	--	--
Мяуканье	взрослые	0,32 $\pm$ 0,02 n=52	0,72 $\pm$ 0,08 n=45	1,09 $\pm$ 0,10 n=60	0,70 $\pm$ 0,08 n=45	0,47 $\pm$ 0,06 n=45
	детеныши	0,56 $\pm$ 0,06 n=38	2,23 $\pm$ 0,26 n=38	3,89 $\pm$ 0,23 n=38	1,70 $\pm$ 0,15 n=38	2,62 $\pm$ 0,20 n=38
	значение M-U теста	U=554,0 p<0,001	U=172,0 p<0,001	U=97,5 p<0,001	U=241,0 p<0,001	U=91,0 p<0,001
Чирикание	взрослые	0,30 $\pm$ 0,01 n=70	1,19 $\pm$ 0,03 n=33	1,19 $\pm$ 0,03 n=33	0,68 $\pm$ 0,03 n=31	0,50 $\pm$ 0,04 n=31
	детеныши	0,32 $\pm$ 0,01 n=139	5,85 $\pm$ 0,08 n=142	5,85 $\pm$ 0,08 n=142	3,66 $\pm$ 0,05 n=145	2,29 $\pm$ 0,07 n=142
	значение M-U теста	U=4225,5 p>0,1, ns	U=0 p<0,001	U=0 p<0,001	U=0 p<0,001	U=11 p<0,001
Вой	взрослые	1,32 $\pm$ 0,13 n=10	0,24 $\pm$ 0,01 n=9	0,38 $\pm$ 0,01 n=9	0,27 $\pm$ 0,01 n=9	0,09 $\pm$ 0,01 n=9
	детеныши	0,70 $\pm$ 0,09 n=6	1,0 $\pm$ 0,19 n=6	2,58 $\pm$ 0,61 n=6	0,98 $\pm$ 0,20 n=6	1,68 $\pm$ 0,46 n=6
	значение M-U теста	U=4,5 p<0,01	U=0,5 p<0,01	U=0 p<0,01	U=0 p<0,01	U=0 p<0,01

На основе различий в использовании гепардами тональных вокализаций и вокализаций с внутренней пульсацией в зависимости от их ролей в социально-асимметричных ситуациях (этот анализ подробно описан ниже в Главе 5) была построена схема связей между структурными типами вокализаций и эмоциональными состояниями уверенности и неуверенности (рис. 1). Термины “уверенность” и “неуверенность” были использованы здесь

в смысле предсказуемости и непредсказуемости ближайших событий и собственных действий для животных (Sapolsky, 1990).

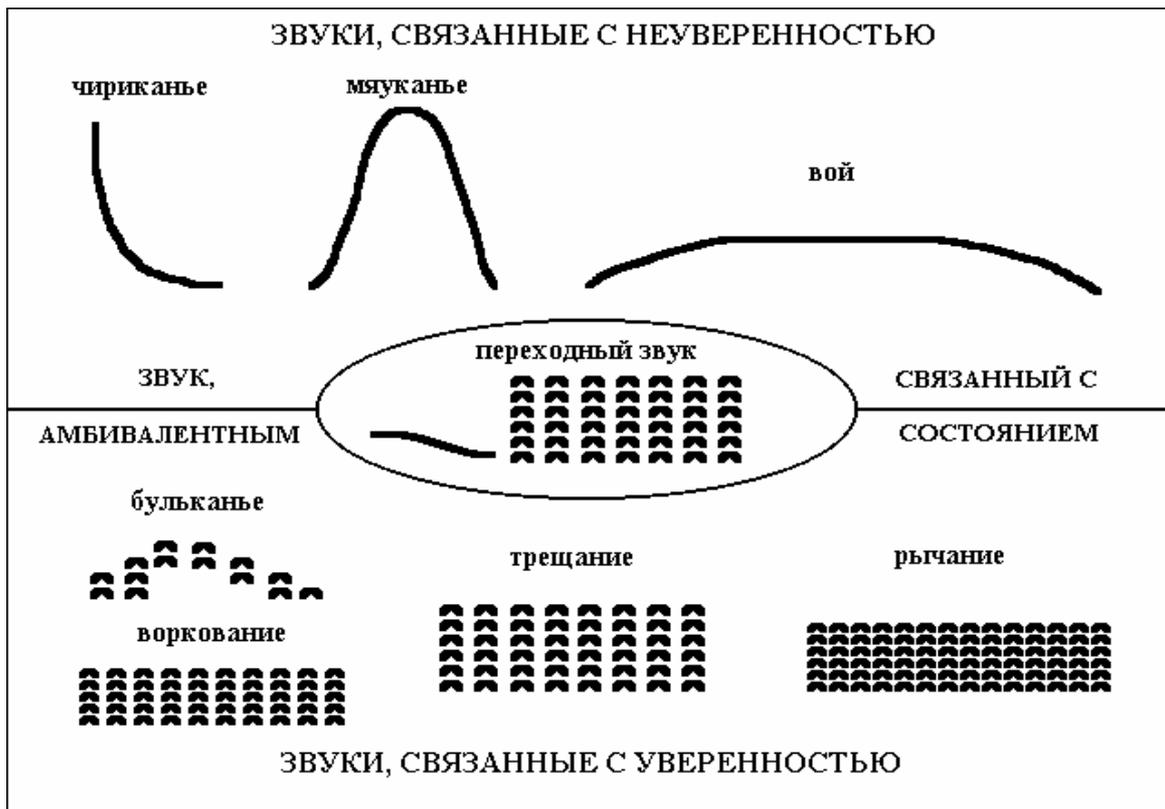
В качестве призывного крика гепарды используют две структурно различные вокализации: трещание и короткие тональные звуки (мяуканье и чириканье). Как показано далее в Главе 5, в социально-асимметричных ситуациях, таких как совместное содержание самца и самки в период ухаживания и совместное содержание матери с детенышами, количество издаваемых трещаний и мяуканья/чириканья связано с социальной ролью животного. Во время ухаживания оба партнера издадут как трещание, так и мяуканье/чириканье, но трещание значительно и достоверно преобладает у самца, а мяуканье/чириканье - у самки. Наоборот, при совместном содержании матерей и детенышей доля трещаний достоверно и значительно выше у самок-матерей, а мяуканье/чириканье значительно и достоверно преобладает у детенышей.

Поскольку социальная асимметрия взаимоотношений связана с различиями в субъективном эмоциональном состоянии животных, можно предположить, что используемые звуки несут различную эмоциональную нагрузку. Эти различия можно охарактеризовать как субъективную силу или слабость одного животного по сравнению с другим, либо как его уверенность или неуверенность. В большинстве случаев более уверенным будет более сильное животное, которое определяет ход текущих событий.

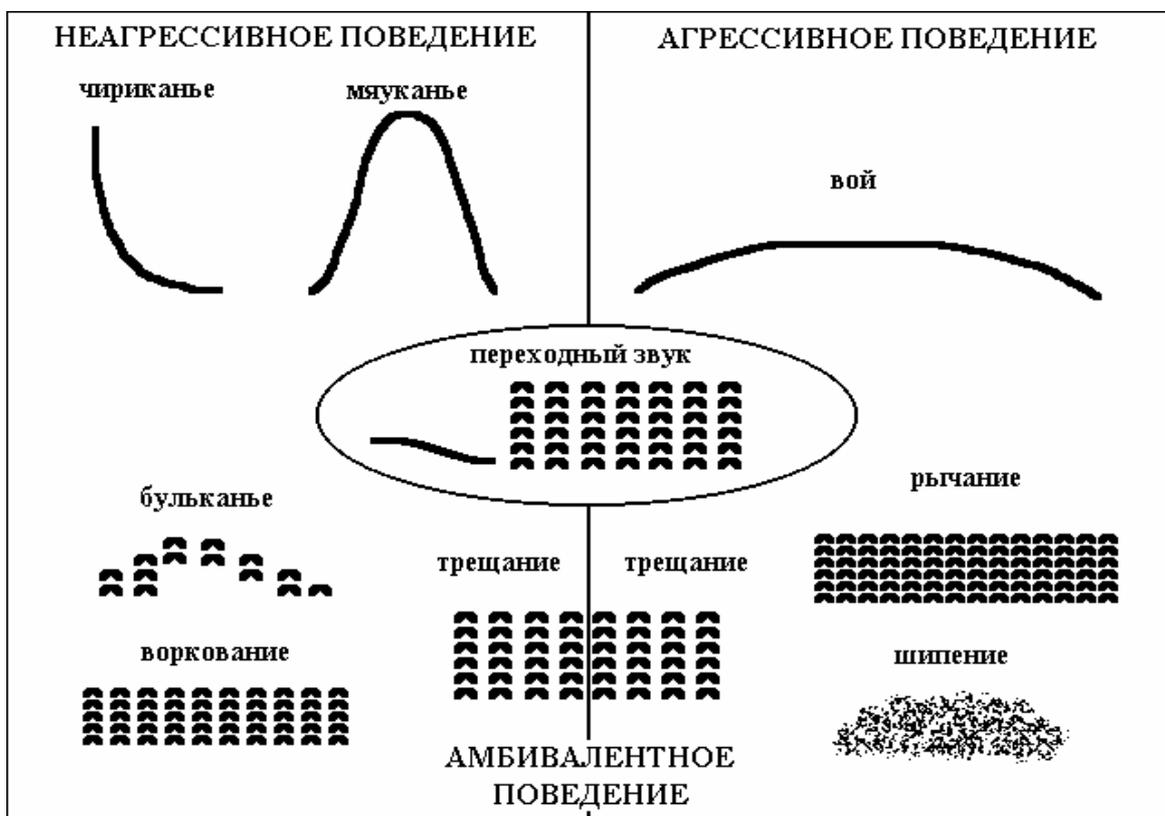
Наличие у гепардов переходных вокализаций, где тональный компонент сменяется участком с пульсацией звука или наоборот, позволяет наблюдать, как внешние обстоятельства, воздействующие на животное, вызывают изменение его состояния и соответственно структуры звуков. Так, потревоженная наблюдателем во время игры с детенышами самка сменяет трещание на трещание с тональным компонентом. По-видимому, эмоциональные состояния, которым соответствуют переходные звуки, можно определить как амбивалентные, конфликтные, либо быстро меняющиеся.

Воркование связано у гепарда с комфортным, дружелюбным поведением у довольных, расслабленных животных в спокойной обстановке, где события вполне предсказуемы. Следовательно, внутреннее состояние гепардов при издавании воркования можно трактовать как уверенное. Имеются литературные данные, подтверждающие, что внутреннее состояние, испытываемое млекопитающими при издавании звуков такой структуры, как воркование, для них субъективно приятно, а тональных звуков такой структуры, как чириканье - неприятно (Jürgens, 1976a,б).

Бульканье сопровождает дружеские встречи в привычной обстановке между хорошо знакомыми друг с другом гепардами одинакового или разного пола после их кратковременного разъединения, вне связи с сексуальной активностью. Такие обстоятельства вполне предсказуемы для обоих животных,



**Рис. 1.** Схема связи между структурой звуков и эмоциональным состоянием уверенности и неуверенности у гепарда.



**Рис. 2.** Схема связи между структурой звуков и агрессивным и неагрессивным поведением у гепарда.

следовательно, этот тип звука с ритмической пульсацией также связан с эмоциональным состоянием уверенности.

Рычание и вой довольно затруднительно интерпретировать в терминах уверенности и неуверенности. У гепарда вой функционально, по-видимому, связан с заявлением хозяином его права на территорию и производится при разного рода вторжениях или угрозах вторжений на нее (таких как подсадка самки в группу самок-резидентов, подсадка самца на территорию самок во время течки, приближение группы людей к гепарду-самцу в полувольных условиях). В этих ситуациях животное, с одной стороны, уверено в своих правах, но в ходе событий для него присутствует доля непредсказуемости. Исходя из этих соображений, на схеме я достаточно условно поместила вой среди "неуверенных" вокализаций.

При рычании гепард угрожает, находясь на короткой дистанции от объекта угрозы. Во время издавания этой вокализации низка вероятность бегства (см. также Jürgens, 1979), т.е., в этом смысле высока предсказуемость поведения животного как для него самого, так и для окружающих. В ряде случаев, когда были сделаны записи реакции детенышей гепардов на подход служителей и на взятие их в руки, наблюдалась следующая последовательность смены типов вокализаций по мере сокращения дистанции: агрессивная демонстрация с шипением и ударом лапы об пол сменялась рычанием, а затем мяуканьем. Поэтому можно предположить, что рычание производится более уверенным животным, чем мяуканье.

Таким образом, звуки с ритмической пульсацией выражают большую уверенность животного, чем тональные звуки.

На рис. 2 показана схема связей между типами вокализаций у гепарда и агрессивным и неагрессивным поведением. Термин "агрессивное поведение" использован здесь в смысле готовности животного атаковать или активно себя защищать; термин "неагрессивное поведение" охватывает дружественные и умиротворяющие формы поведения.

И рычание, и шипение издаются гепардами при невозможности избежать близкого контакта при нарушении индивидуальной дистанции и сопровождаются угрожающими позами. Следовательно, обе эти вокализации были отнесены к агрессивным, и, по всей видимости, функционально они близки. Шипение также часто следует за рычанием в вокальных последовательностях, которые сопровождают яростную демонстрацию с мощным ударом лапами о субстрат.

Вой также сопровождался агрессивными поведенческими демонстрациями и издавался хозяевами территорий, что обычно было ассоциировано с низкой вероятностью бегства. Например, при подсадке самки в группу одна из резидентных самок издавала вой, а вводимая - мяуканье. Эта вокализация также была определена как агрессивная.

Воркование, бульканье, мяуканье и чириканье никогда не отмечали в связи с агрессивным поведением. Трещание, как правило, не сопровождается

открытыми агрессивными демонстрациями, поэтому эту вокализацию можно считать неагрессивной. При этом у детенышей гепардов трещание часто используется во время игровой возни, где его можно трактовать как выражение боевого задора или возмущения.

Таким образом, не прослеживается четкой связи между структурными признаками звуков и агрессивным поведением у гепарда. Эти данные только отчасти согласуются с мотивационно-структурными правилами Мортонна (Morton, 1977).

#### **ГЛАВА 4. Признаки инфантильности в структуре звуков гепарда в неволе: ключи к психологической оценке себя слабым или сильным**

Поскольку детеныши гепарда менее способны к самозащите по сравнению со взрослыми, а повседневные события их жизни в зоопарке для них менее привычны и предсказуемы в силу ограниченности опыта, то, по всей вероятности, они будут также и психологически чаще оценивать себя более слабыми и чаще чувствовать себя неуверенно. Аналогично, взрослые физически сильнее и опытнее детенышей, и это также может отражаться в их самооценке. Следует ожидать, что эти физические и эмоциональные различия гепарда должны отражаться в вокальных репертуарах взрослых и детенышей и могут быть выявлены в результате структурного анализа звуков. В этой главе рассмотрены эмоциональные признаки “слабости” и “силы” как характеристики целостных вокальных репертуаров детенышей и взрослых гепардов.

Записи звуков 14 детенышей гепардов из пяти выводков, от трех матерей и двух отцов, без различения пола, были сделаны за период с июня 1984 г по декабрь 1992 г. Возраст детенышей во время сбора материала составлял от 1,5 до 3 месяцев. Все звуки были записаны от детенышей, содержащихся вместе со своими матерями на экспозиции Московского зоопарка. Звуки новорожденного детеныша были записаны от самца двухдневного возраста, отвергнутого матерью и выкармливаемого искусственно. Сбор и приборная обработка записей звуков детенышей проводились теми же методами, что и звуков взрослых гепардов.

В репертуаре детенышей гепарда присутствовали звуки всех трех структурных классов, характерных для взрослых животных. Однако, среди звуков с ритмической пульсацией не были обнаружены воркования и бульканья. У двухдневного самца гепарда было найдено пять из восьми основных типов звуков, характерных для взрослых гепардов: трещание, рычание, мяуканье, чириканье и воркование.

В таблице 1 приведены значения основных параметров разных типов звуков детенышей гепарда, а также результаты сравнения значений параметров звуков детенышей и взрослых по критерию Манн-Уитни. Достоверные различия между возрастными категориями были найдены для всех измеренных параметров, за исключением длительности чириканья.

Трещание, рычание и вой были достоверно более длинными у взрослых животных, наоборот, мяуканье было длиннее у детенышей. Значения всех частотных параметров были выше у детенышей, чем у взрослых.

Данные о том, что вокальный репертуар у гепарда представлен в сформированном виде к моменту рождения, согласуются с результатами других исследований, сделанных на млекопитающих (Talmage-Riggs et al., 1972; Peters, 1978; Newman, Symmes, 1982 и др.). Полученные результаты о снижении с возрастом всех значений частотных параметров тональных звуков также согласуются с литературными данными по ряду видов млекопитающих (Noirot, Pye, 1969; Peters, 1978; Elowson et al., 1992 и др.). Такие возрастные различия объясняются увеличением размеров вокального тракта и другими анатомическими и гормональными изменениями в процессе роста, но могут быть также связаны и с эмоциональными факторами.

В отличие от однонаправленных изменений частоты, характер возрастных изменений длительностей разных типов звуков был различным. Длительности трещания, воя и рычания гепардов с возрастом увеличивались, длительность мяуканья уменьшалась, а длительность чириканья оставалась неизменной. Результаты других исследований, выполненных на различных видах млекопитающих, также разноречивы: длительность конкретных звуков с возрастом может либо увеличиваться, либо уменьшаться, либо оставаться неизменной (Noirot, Pye, 1969; Lieblich et al., 1980; Seyfarth, Cheney, 1986; Esser, Schmidt, 1989; Elowson et al., 1992). Такая неоднозначность свидетельствует о том, что характер изменчивости длительностей звуков не обусловлен исключительно возрастными анатомическими изменениями.

Так как продукция звуков определенной структуры связана с конкретными эмоциональными состояниями (Jürgens, 1979), частота и длительность производимых звуков может отражать различия в эмоциональных состояниях животных разного возраста. Если “инфантильные” признаки в структуре звуков действительно отражают субъективную слабость животного, то следует ожидать, что детеныши, как менее способные к самозащите, будут издавать больше высокочастотных тональных звуков, связанных с фрустрацией, аверсивностью, неуверенностью или умиротворением по сравнению со взрослыми, и что эти вокализации будут более выразительными, чем у взрослых животных (Hammerschmidt, Fischer, 1998). Действительно, большая длительность и структура с локальными максимумами усиливает выразительность мяуканья детенышей гепарда, что может отражать в целом большую выраженность этих эмоций у детенышей по сравнению с взрослыми животными. Наоборот, рычание, которое связано с уверенностью и агрессивностью (Morton, 1977; Jürgens, 1979), достоверно более длительно у взрослых гепардов.

Не меняющаяся с возрастом длительность чириканья, возможно, является результатом процесса ритуализации. Поскольку чириканье функционирует в качестве звука, с помощью которого поддерживается

пространственная близость в ассоциациях мать-детеныши, восприятие и опознавание этого звука имеет важное значение для выживания животных в природе. Возможно также, что стереотипность длительности определяется самим характером продукции чирикания, который налагает ограничения на возможности изменений длительности.

Обнаруженные достоверные различия в длительности и частоте звуков взрослых и детенышей могут представлять собой ключевые признаки самооценки у гепарда, в частности, таких показателей, как субъективная сила и слабость. Вероятно, что выявленные “инфантильные” и “взрослые” признаки не обязательно связаны исключительно с возрастом. Внутри возрастных категорий эти признаки могут отражать асимметрии в самооценках животных: оценивают ли они себя слабее или сильнее своих социальных партнеров. Такие структурные различия могут служить полезными индикаторами для тонкой оценки ролевых отношений между животными.

## **ГЛАВА 5. Связь между социальной асимметрией и продукцией звуков у гепарда**

Как упоминалось в Главе 3, в качестве “призывных криков” гепарды используют две совершенно различные по структуре вокализации: мяуканья и чирикания (короткие тональные крики) и трещания (крики с ритмической пульсацией звука). В этой главе количественно показано, что трещание преобладает у самцов при ухаживании и у самок-матерей, а мяуканье - у самок в течке и у детенышей. Это подтверждает, что доля продукции криков трещания или мяуканья/чирикания у гепарда связана с их социальной ролью, и, как следствие, с соответствующим этой роли эмоциональным состоянием.

Сравнивали процентные соотношения звуков разных типов, издаваемых гепардами в двух социально-асимметричных ситуациях: при совместном содержании самца и самки в период ухаживания и при совместном содержании матери с детенышами. Крики 3 самцов и 3 самок были записаны в течение совместного содержания самцов и самок гепардов (двух или большего числа партнеров) в период ухаживания в Московском зоопарке в 1985, 1990 и 1992 гг. Крики 3 самок-матерей и 14 детенышей из 5 выводков (возраст детенышей варьировал от 1,5 до 3 мес) были записаны в Московском зоопарке в 1984, 1986 и 1991 гг. во время повседневных событий, включающих кормление, отдых, прогулки, игровую борьбу и т.п. Во время записи матери находились вместе со своими детенышами, по одной или по две семьи в вольере. Учитывали все крики всех сидящих совместно гепардов, без различия их адресации и вызывающих причин.

Процентные соотношения продукции шести категорий типов криков гепардов и результаты их сравнения по критерию Уайта приведены в таблицах 2 и 3. В обеих ситуациях были обнаружены достоверные различия в

**Таблица 2.** Доли различных категорий криков у содержащихся вместе самцов и самок гепарда в период ухаживания и их сравнение по критерию Уайта.

Категории криков	Самцы		Самки		<i>p</i>
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
Короткие тональные	39	10,83	49	60,49	0
Трещание	210	58,33	1	1,23	0
Рычание	72	20,00	19	23,46	0,49
Шипение	5	1,39	1	1,23	0.91
Переходные	17	4,72	4	4,94	0.93
Промежуточные	17	4,72	7	8,64	0.16
Всего	360	100	81	100	

**Таблица 3.** Доли различных категорий криков у содержащихся вместе матерей и детенышей гепарда и их сравнение по критерию Уайта.

Категории криков	Матери		Детеныши		<i>p</i>
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
Короткие тональные	446	22.37	1513	67.36	0
Трещание	1044	52,36	66	2,94	0
Рычание	263	13,19	357	15,89	0,013
Шипение	109	5.47	35	1.56	0
Переходные	47	2.36	57	2.54	0.71
Промежуточные	85	4.26	218	9.71	0
Всего	1994	100	2246	100	

продукции коротких тональных криков и трещания. При совместном содержании самцов и самок доля трещаний была значительно и достоверно выше у самцов по сравнению с самками, тогда как доля тональных криков была достоверно более высокой у самок, чем у самцов. При совместном содержании самок с детенышами доля тональных криков была значительно и достоверно выше у детенышей, чем у матерей, и наоборот, доля трещаний была значительно и достоверно выше у матерей, чем у детенышей.

Полученные данные подтверждают, что из всех издаваемых вокализаций трещание преобладает у самцов при ухаживании и у самок-матерей, а короткие тональные крики - у самок в течке и у детенышей. Связь обнаруженной асимметрии в вокальном поведении с состояниями уверенности и неуверенности подробно обсуждается в Главе 3.

Трещание представляет собой яркий пример звука, который “выпадает” из дихотомии мотивационно-структурных правил Мортон (Morton, 1977). Несмотря на то, что трещание, так же как и рычание, представляет собой относительно шумную и низкочастотную вокализацию, и, следовательно, в

соответствии с концепцией Мортонa, должно выражать агрессивность, на самом деле этот звук не связан с агрессивным поведением. Это подтверждается различиями в использовании гепардами рычания, которое безусловно носит агрессивный характер, и трещания: при том что доли трещания резко различны между партнерами изученных ассоциаций, доли рычания у них очень близки (табл. 2, 3).

## **ГЛАВА 6. Вокализации гепардов в ситуации вызывающего фрустрацию ограничения свободы перемещения**

В этой главе описаны особенности вокального поведения и разнообразие криков, издаваемых гепардами в ситуациях ограничения свободы передвижения, спонтанно возникающих в практике повседневного ухода при отгораживании гепардов шибером в одной из частей вольера. Для всех этих ситуаций было характерно то, что животное стремилось пройти туда, куда его не пускал шибер. Поэтому можно предположить, что каждый из гепардов в такой ситуации находился в состоянии фрустрации. На качественном уровне были проанализированы записи звуков двух взрослых самцов, одной взрослой самки, а также двух годовалых самцов и одного шестинедельного детеныша неизвестного пола.

Поскольку для взрослых животных изучаемая ситуация была рутинной и они из собственного опыта знали, что для них она не имеет сколько-нибудь значительных неприятных последствий, то они скорее всего не испытывали страха. Для годовалых гепардов и шестинедельного детеныша ситуация была менее предсказуемой, и эти животные, по-видимому, находились в эмоциональном состоянии, представляющем смесь фрустрации и страха.

Вокальное поведение гепардов разного пола и возраста имело ряд характерных различий. Крики взрослых самцов представляли собой различные варианты чириканья и мяуканья, издаваемых с относительно регулярными интервалами. Для этих звуков была характерна небольшая глубина частотной модуляции (не более 0,3 кГц) и довольно стереотипная ее форма, за счет чего на слух такое вокальное поведение воспринималось как монотонное повторение одного и того же звука с небольшими вариациями. Звуки взрослых самцов гепардов носили отчетливый индивидуальный характер.

У годовалых гепардов, которые вели себя гораздо спокойнее, чем взрослые самцы, регистрировали более глубоко модулированные по частоте (до 2 Гц) мяуканья.

У детеныша гепарда были отмечены глубоко модулированные по частоте мяуканья с неустойчивой, различной по форме модуляцией частоты и чириканья с большой глубиной частотной модуляции. Были отмечены также промежуточные вокализации с ритмичной пульсацией звука, наложенной на тональный спектр и с шумовым спектром без пульсации, звучащие на слух как рычания; встречались также трещания. Несомненно, что во время

издавания этих криков детеныш испытывал значительное эмоциональное возбуждение.

Чрезвычайно разнообразные по структуре последовательности криков, названные “песней”, издавала одна из взрослых самок. В эти “песни” входили трещания с меньшей чем обычно дифференцированностью звуковых импульсов внутри крика, разнообразные мяуканья, а также мяуканья с элементом трещания.

В целом прослеживаются две тенденции в характере издавания криков гепардами в состоянии фрустрации в изучаемой ситуации: в виде последовательностей из относительно стереотипных вокализаций, относящихся к одному структурному типу (как у взрослых самцов), и в виде последовательностей, включающих разнообразные вокализации, принадлежащие к различным структурным типам (как у детеныша и самки).

Одно из объяснений структурных различий звуков разных животных в исследованной ситуации - различия в уровне возбуждения, испытываемого при издавании звуков. Большая глубина частотной модуляции мяуканий и неустойчивость формы частотной модуляции у годовалых гепардов по сравнению со взрослыми самцами может быть обусловлена наряду с еще относительно ювенильными чертами анатомии вокального аппарата и гормонального статуса, также и большей взволнованностью этих животных. Это согласуется с данными по зависимости глубины и формы частотной модуляции от уровня возбуждения у других видов млекопитающих (Kiley, 1972; Jürgens, 1979).

Крики взрослых самцов и годовалых гепардов относятся к функциональной группе так называемых “криков изоляции”, которая привлекает внимание из-за своего особого места в системе вокальной коммуникации млекопитающих. Поскольку крики изоляции производятся в очевидно неприятных для животных ситуациях, казалось бы следует ожидать, что такие крики непосредственно выражают испытываемое животными эмоциональное состояние. Следовательно, логично предположить, что нервными субстратами этих криков служат области вторичной вокальной системы, где эмоциональная реакция первична по отношению к продукции звука (Глава 2). Действительно, в экспериментах по электрической стимуляции мозга было показано, что вокализация изоляции вызывается из пяти различных областей мозга, одной из которых является срединный таламус - область вторичной вокальной системы (Jürgens, Ploog, 1970). Однако, помимо срединного таламуса одним из мест локализации невральнoго субстрата, отвечающего за крик изоляции, является также передний лимбический кортекс, который представляет собой первичный вокальный субстрат, связанный с волевой продукцией звука (Newman, 1988).

По-видимому, становление криков изоляции в онтогенезе связано с активным волевым контролем продукции этих звуков наряду с оперантным научением в связи с определенным ситуативным контекстом. Ярko

выраженная индивидуальность этих криков также говорит в пользу участия волевого контроля в их продукции. Из-за частого повторения ситуации отгораживания шибером из криков изоляции у гепардов по механизму оперантного обусловливания может формироваться вокальная реакция “выпрашивания”, которая содержит признаки семантического сигнального сообщения (стереотипность, индивидуальность, вероятная адресованность служителю, приуроченность к специфическому контексту).

Последовательности вокализаций детеныша, включавшие чередование звуков различных структурных типов, по всей видимости, отражают незрелость механизмов волевого контроля эмоциональных состояний, свойственную молодому животному. Однако, сходные по своей гетерогенности последовательности криков, издаваемые взрослой самкой гепарда, скорее несут признаки, характерные для игрового поведения: смешение функционально различных типов звуков, неточность выполнения, отсутствие реакций других особей (Хайнд, 1975). Возможно, такое вокальное поведение является приспособительным для животного в условиях зоопарка, позволяя ему структурировать время и создавать иллюзию контроля над ситуацией. С этой точки зрения, “песни” взрослой самки гепарда можно рассматривать как вокальный вариант навязанного двигательного стереотипа, который позволяет хотя бы частично скомпенсировать негативное воздействие состояния фрустрации (Попов, Ильченко, 1985; Mason, 1991; Володин, Володина, 1997).

## **ГЛАВА 7. Эксперименты по проигрыванию гепардам звуков видового репертуара**

В этой главе описаны результаты экспериментальных проигрываний последовательностей звуков из видового репертуара гепардам с целью оценки перспективы применения трансляции звуков для мониторинга состояния животных и обогащения среды в неволе.

Девять экспериментов, в которых участвовало 12 взрослых гепардов (5 самцов, 7 самок), были проведены с сентября 1989 по март 1992 года. Для проигрывания были использованы записи естественных вокальных последовательностей длительностью от 21 до 41 с, сопровождающих поведение гепардов в различных ситуациях: 1 - звуки ухаживания успешно размножавшегося самца - трещание и мяуканье; 2 - крики чирикания и мяуканья двух самок-матерей, зовущих детенышей; 3 - крики детенышей в возрасте 2,5 мес во время драки из-за пищи; 4 - агрессивные вокализации самки-резидента в ответ на подсадку самки-чужака; 5 - крики чирикания детенышей в возрасте 2,5 мес; 6 - монотонные мяуканья самца, запертого во внутреннем помещении; 7 - контрольная последовательность (шум мотора холодильника).

**Таблица 4.** Поведенческие ответы гепардов на трансляцию вокальных последовательностей (в скобках - % от числа трансляций).

Номер последовательности		1	2	3	4	5	6	7
Число трансляций		25	34	27	33	23	35	21
Зарегистрированные поведенческие ответы (в баллах)	2	7 (28)	5 (15)	5 (19)	0 (0)	0 (0)	1 (3)	0 (0)
	1	14 (56)	17 (50)	14 (52)	25 (76)	11 (48)	15 (43)	14 (67)
	0	4 (16)	12 (35)	8 (30)	8 (24)	12 (52)	19 (54)	7 (33)

Все семь звуковых последовательностей были выровнены по интенсивности по самым громким крикам с помощью осциллографа и соединены в единую подборку с интервалами между ними 5, 6, 7, 8, 9 и 10 минут. Порядок следования последовательностей вокализаций и интервалов изменяли в каждом опыте. В течение одного опыта всю последовательность проигрывали животным целиком один раз. Проигрывание криков производили с катушечного магнитофона "Юпитер-203-стерео", подающего сигнал на две колонки, ориентированные под углом  $180^{\circ}$  друг к другу, которые транслировали сигнал каждая на свою половину вольера.

Регистрацию поведенческого ответа осуществляли параллельно два наблюдателя из двух разных точек, что позволяло держать в поле зрения большинство животных в вольере. Поведенческие ответы оценивали в баллах: 0 - отсутствие видимых изменений в поведении; 1 - изменение статичной позы, направления движения без увеличения его скорости, скорости движения без смены аллюра, движение шагом к источнику звука; 2 - ярко выраженная ориентировочная реакция, резкий переход к движению из статичной позы, смена аллюра на более быстрый, метание по вольеру в поисках источника звука, направленное движение к источнику звука, вокальные ответы. Всего было зарегистрировано 198 ответов гепардов на трансляцию звуков.

Наиболее сильные поведенческие ответы вызывали звуки трещания самца во время ухаживания (последовательность 1); крики чириканья и мяуканья самок (последовательность 2); звуки детенышей во время драки за пищу (последовательность 3) (табл. 4). Звуки при посадке в группу чужой самки (последовательность 4) были менее эффективны в вызывании ответа. Вокальные последовательности 5 и 6 вызывали наиболее слабые ответы даже по сравнению с контрольным звуком.

Более молодые животные реагировали на проигрываемые звуки активнее, чем старые. В ряде случаев имел место очевидный для наблюдателя групповой эффект: некоторые гепарды реагировали в значительной степени на спровоцированное звуками поведение других гепардов, т.е. проигрываемые вокализации действовали на них опосредованно. Во время трансляций между гепардами иногда возникали кратковременные агрессивные контакты из-за более активного, по сравнению с обычным, передвижения по вольеру. Серьезных драк, однако, не наблюдалось.

Снижение двигательной активности до исходного состояния происходило практически сразу же после окончания проигрываемой последовательности.

По мере трансляции подборки записей отмечали значительное ослабление поведенческих ответов в целом. Этот же эффект наблюдался и от эксперимента к эксперименту, что заставило проводить трансляции не чаще одного раза в месяц. Ослабление ответов, по-видимому, не объяснялось одним только привыканием животных к условиям проигрывания. Вероятно, обнаружив, что ситуация при проигрывании неадекватна раздающимся звукам, животные начинали воспринимать их как относящиеся к другой функциональной категории. Механизм такого перенесения может быть аналогичным задействованному при переводе под оперантный вокальный контроль криков изоляции (Newman, 1988; Глава 6). Обнаруженный эффект ослабления реакций животных с каждой последующей трансляцией ограничивает применение проигрывания видовых звуков для мониторинга состояния животных, в частности для оценки состояния эструса у самок гепарда.

В зарубежных зоопарках привнесение новых для животного стимулов широко используется для возбуждения гепардов с целью стимуляции их полового поведения (D. Winstel, личное сообщение) и для обогащения среды у других крупных кошачьих (Markowitz et al., 1995). Исходя из наших данных, проигрывание естественных видовых звуков гепардов имеет отчетливый эффект в виде стимуляции двигательной активности, повышения интереса к окружающему, разнообразия ежедневной рутины.

Таким образом, привнесение акустических стимулов может применяться в целях обогащения среды и стимуляции активности гепардов наряду с обычно используемыми пересадками животных, ссаживаниями на короткое время, кормлением живой пищей и т.п. Чтобы избежать привыкания, трансляции желательно осуществлять не чаще одного раза в месяц и/или разнообразить предъявляемые звуковые последовательности. Рекомендуются для проигрывания звуки - трещания, мяуканья и чириканья, издаваемые эмоционально возбужденными взрослыми животными в контексте призыва.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Структурные признаки вокализаций гепарда во многом сходны с таковыми других крупных кошачьих. Однако, методические расхождения и ограниченное число исследований, рассматривающих связи между структурой вокализаций и внутренним состоянием крупных кошачьих, не позволяют провести сравнения ситуативного использования разных звуков или частоты издавания определенных категорий звуков.

Мои данные подтвердили, что в качестве надежных индикаторов состояния эструса у гепарда могут служить крики трещания самца на запах самки. Трещание у самцов специфически связано с поведением ухаживания и, как правило, не встречается ни в каких других поведенческих контекстах.

В Московском зоопарке используют предъявление пробы мочи самки сидящим отдельно от самок самцам (И.В. Егоров, личное сообщение). В том случае, если самка находится в состоянии эструса, самец начинает издавать трещание. Такой тест возможен только с размножающимся самцом. Для самцов с неизвестным репродуктивным статусом этот же тест может использоваться для оценки плодовитости, поскольку у репродуктивно неактивных самцов трещание в ответ на запах эстральной самки отсутствует.

Из-за сложности прямых измерений параметров внутреннего состояния животного для выявления связей между структурой звуков и внутренним состоянием традиционно используется ситуативный подход, т.е. сопоставление структуры звуков в различных “ситуациях”, под которыми понимается комплекс внешних факторов, действующих на животное. Предполагается, что изменение ситуации (внешней стимуляции) вызывает изменение внутреннего состояния животного и такие изменения можно сопоставить со структурой издаваемых им звуков.

Несмотря на общность подхода, отдельные исследования значительно отличаются друг от друга в определении объемности ситуации и уровня (количественного или качественного) анализируемых изменений. В одной группе исследований ситуация трактуется очень узко, как количественное изменение одного или нескольких быстро изменяющихся факторов в пределах одного аспекта поведенческих проявлений (к примеру, предупреждающего об опасности или оборонительного поведения) (Waring, 1966, 1970; Никольский, 1974, 1979; Никольский, Суханова, 1992; Володин и др., 1994). Такие исследования часто бывают экспериментальными, поскольку необходимо контролировать большое число переменных. Несмотря на точность и непредвзятость проводимых измерений, интерпретация данных таких исследований, как правило, ограничена рамками моделируемого поведенческого контекста.

В других исследованиях ситуация трактуется обобщенно и включает в себя целые поведенческие категории, такие как агрессивное или дружелюбное поведение (Kiley, 1972; Eisenberg et al., 1975; Morton, 1977; обзоры - Никольский, 1983, 1984; Hauser, 1996). Это позволяет оценивать ситуативные изменения звуков всего вокального репертуара вида, однако только на качественном уровне. Такой подход был использован в моем исследовании.

При применении ситуативного подхода ситуация традиционно рассматривается как единая для всех участвующих в ней животных. В отличие от этого, в моем исследовании удалось проследить особенности вокального поведения гепардов в сходных условиях в зависимости от их пола и возраста, что позволило решить вопрос о неоднозначности оценки ситуации разными животными. Это дало возможность сравнить структуру звуков животных разного социального статуса и разной степени знакомства с ситуацией в одинаковых ситуациях (Глава 6); структуру звуков у одних и тех

же животных при смене ситуации (Глава 5); оценить структурные различия одинаковых типов звуков взрослых и детенышей для выявления признаков инфантильности (Глава 4).

Такой подход позволил перейти с уровня анализа “степени возбуждения” или “напряженности взаимоотношений”, характеризующих ситуацию в целом, на уровень оценки таких индивидуализированных параметров как уверенность-неуверенность и субъективная сила или слабость. Эти параметры позволяют более точно описывать оттенки эмоционального состояния животных и могут быть использованы в качестве критериев психологической самооценки и благополучия животных в неволе.

Акустические индикаторы уверенности-неуверенности, агрессивности-неагрессивности и субъективной слабости-силы у гепарда среди других поведенческих критериев обладают несомненным достоинством благодаря четкой выраженности и альтернативности структурных признаков, характеризующих разные состояния животных. Эти признаки могут непосредственно применяться для поведенческого мониторинга гепардов в неволе и природе.

## **ВЫВОДЫ**

1. В вокальном репертуаре гепарда выделены звуки трех структурных классов: тональные (четыре типа), с внутренней ритмической пульсацией (три типа) и шумовые (один тип). При издавании этих звуков используются по меньшей мере три способа звукопродукции - фонация, вибрация и шипение. Все типы звуков присутствуют у детенышей с момента рождения.

2. Показана связь между ритмической импульсной структурой звука и состоянием уверенности и между тональной структурой звука и состоянием неуверенности у гепарда. Связь между структурой звуков и агрессивностью или неагрессивностью у гепардов носит более сложный характер: в обоих контекстах используются звуки и тональной и ритмической импульсной структуры, но каждый из них связан с определенным контекстом.

3. На основании сравнения структуры звуков, издаваемых взрослыми гепардами и детенышами, выявлены различия, которые не могут быть объяснены морфологическими изменениями вокального тракта в процессе взросления. Предположительно, эти различия связаны с субъективной оценкой животными собственной слабости или силы.

4. Обнаружено, что в условиях частичного ограничения свободы передвижения гепарды издают крики, принадлежащие к разным функциональным категориям - крикам изоляции и игровым вокализациям. Из криков изоляции могут формироваться крики выпрашивания, которые несут признаки семантических сообщений.

5. Трансляция звуков видового репертуара может применяться в целях стимуляции активности и обогащения среды гепардов, особенно сидящих

одиночно. Наибольший ответ вызывают звуки, издаваемые эмоционально возбужденными животными.

6. В качестве вокальных индикаторов состояния эструса у самки гепарда могут служить крики трещания самца на ее запах. Для самцов с неизвестным репродуктивным статусом этот же тест может использоваться как показатель репродуктивной активности.

7. Вокальные индикаторы уверенности-неуверенности, агрессивности-неагрессивности и субъективной слабости-силы у гепарда могут использоваться для оценки психологического благополучия животных в неволе.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Я искренне благодарна проф. Геннадию Николаевичу Симкину, который открыл мне прекрасный мир биоакустики, своему руководителю, проф. Александру Александровичу Никольскому за руководство моей диссертацией, А.В. Пантелееву, с которым мы вместе начинали работу с гепардами, Б.В. Новиковой, И.В. Егорову, Е.В. Алискеровой и Н.В. Солдатовой за помощь в сборе материала, В.В. Корбуту и Е.В. Чаадаевой за помощь в обработке данных, и моему мужу И.А. Володину за помощь и поддержку на всех этапах работы.

### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Володина Е.В. Использование акустических методов при содержании и разведении гепардов (*Acinonyx jubatus*) в неволе. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1994, вып. 4, с. 92-100.

2. Володина Е.В. Вокализации гепардов (*Acinonyx jubatus*) в ситуации вызывающего фрустрацию ограничения свободы передвижения в условиях зоопарка. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1994, вып. 4, с. 70-77.

3. Володина Е.В., Володин И.А. Биоакустические исследования в зоологических парках - возможности и перспективы. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1995, вып. 5, с. 222-246.

4. Володина Е.В., Володин И.А. Вокализации, сопровождающие репродуктивное поведение у редких видов кошачьих (Felidae). В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1996, вып. 6, с. 142-184.

5. Володин И.А., Володина Е.В. Стресс, приспособительное поведение и благополучие животных в неволе. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1997, вып. 9, с. 56-94.

6. Володина Е.В. Вокализация как эмоциональный индикатор у гепарда *Acinonyx jubatus* в неволе. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1997, вып. 9, с. 149-162.

7. Володина Е.В. Признаки инфантильности в структуре звуков гепарда в неволе: ключи к психологической оценке себя слабым или сильным. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1998, вып. 10, с. 143-159.
8. Володина Е.В., Володин И.А. Суммация данных при анализе звуков гепарда в неволе. В сб.: “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1998, вып. 10, с. 262-264.
9. Volodina E.V., Volodin I.A. Noninvasive approaches in zoo practice based on bioacoustics. *Advances in Ethology*, 1998, v. 33, p. 46.
10. Володина Е.В. Организация вокального репертуара у гепарда в неволе. В сб.: “VI съезд Териологического общества”, М., 1999, с. 53.
11. Volodina E.V., Volodin I.A. Bioacoustic in Zoos: a review of applications and perspectives. *International Zoo News*, 1999, v. 46, N 4, p. 208-213.
12. Володина Е.В. Вокальный репертуар гепарда *Acinonyx jubatus* (Carnivora, Felidae) в неволе: структура звуков и поиск возможностей для оценки внутреннего состояния у взрослых животных. *Зоол. журнал*, 2000, т. 79, N 7, с. 833-844.
13. Володин И.А., Володина Е.В. Благополучие животных в неволе - современный взгляд на проблему. В сб.: “Животные в городе”, М., 2000, с. 161-163.
14. Volodin I.A., Volodina E.V. Estimation of psychological welfare: Let's ask animal viewpoint. *Advances in Ethology*, 2000, в печати.
15. Volodina E.V., Volodin I.A. Bioacoustical features of self-esteem in the cheetah. *Advances in Ethology*, 2000, в печати.
16. Володина Е.В., Володин И.А. Вокальные индикаторы внутреннего состояния у млекопитающих. *Успехи совр. биол.*, в печати.