

УДК. 591.582

ИНДИКАТОРЫ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ В ЗВУКАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЧЕЛОВЕКА

© 2009 г. И. А. Володин^{1,2}, Е. В. Володина², С. С. Гоголева¹, Л. О. Доронина¹

¹ *Московский государственный ун-т им М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных
119991 Москва, Ленинские горы*

² *Отдел научных исследований Московского зоопарка
123242 Москва, ул. Б. Грузинская, 1
e-mail: volodinsvoc@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.01.2008 г.

Речь человека не гомологична звуковой коммуникации животных, однако есть область, в которой наблюдается общность между этими двумя коммуникативными системами. Она связана с эмоциональным возбуждением, которое может проявляться в любых звуках млекопитающих: как в речи людей и плаче младенцев, так и в криках животных. В свою очередь животные могут "считывать" эмоциональное возбуждение из речи людей, а люди способны оценивать эмоциональное возбуждение животных по их крикам. Многочисленные исследования на разных видах млекопитающих подтверждают существование общих для животных и человека признаков звуков, которые отражают эмоциональное возбуждение. В этом обзоре мы приводим параметры, используемые для описания структуры звуков, представляем работы, заложившие основу для понимания связей между структурой звуков и уровнем эмоционального возбуждения у млекопитающих, а также на основе синтеза современных данных описываем наиболее универсальные индикаторы уровня эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека.

Язык и речь человека тесно взаимосвязаны, и эти слова часто используют как синонимы, однако их важно различать. Язык - это система символов, применяющаяся для обозначения предметов и понятий и оперирования ими. Примерами языков являются язык жестов, язык танца, язык программирования, звуковая коммуникация животных. В отличие от языка, речь - это специфическое голосовое средство, используемое людьми, и только людьми, для передачи языка (Fitch, 2000). Речь людей не гомологична звуковой коммуникации животных, поскольку существуют по меньшей мере два принципиальных отличия речевого языка человека от коммуникативных систем животных (Hauser et al., 2002; Пинкер, 2004).

Во-первых, это произвольное соответствие знака (слова) смыслу. Любой предмет или понятие могут быть названы как угодно, к примеру, собака может называться и "dog" по-английски, и "chien" по-французски, и "ава" - на своеобразном языке маленьких детей, недавно научившихся говорить. Напротив, в коммуникации животных и неречевых звуках людей структура и функция гораздо более тесно связаны между собой (Owren, Rendall, 1997, 2001). Так, крики тревоги представителей одного вида всегда очень похожи по своей структуре (Никольский, 1984; Матросова и др., 2006).

Во-вторых, речь - это дискретная комбинаторная система, в которой конечное число дискрет-

ных элементов (в данном случае - слов) объединяется для создания больших структур (предложений) со свойствами, отличными от свойств составляющих их элементов. Даже простое изменение порядка элементов может менять свойства целого, придавая сочетаниям слов совершенно другой смысл. Простым и ярким примером такого изменения смысла при перестановке слов могут служить словосочетания "ты пошел" и "пошел ты", значение которых для русскоязычного читателя будет принципиально различным.

В отличие от речи, множество других сложных систем являются контаминирующими, т.е. такими, в которых свойства целого определяются свойствами составляющих его элементов (Hauser et al., 2002; Пинкер, 2004). К таким системам относится большинство звуковых "языков" животных. В этих коммуникативных системах структурные особенности звуков постепенно меняются при переходе от одного типа вокализаций к другому, при этом каждый звук представляет собой не комбинацию, а сумму отдельных структурных элементов (Kiley, 1972; Володин и др., 2001).

Однако есть одна область, которая роднит звуковое поведение животных и человека. Она связана с проявлением эмоций, или точнее - эмоционального возбуждения. В определении эмоций до сих пор нет единодушия между представителями разных областей знания, поскольку, несмотря на

физиологическую основу, эмоции несут также сильную психологическую составляющую, проявляющуюся в виде субъективных переживаний (Аронсон, 1999). Это затрудняет анализ проявления эмоций у животных, однако при любом определении эмоций можно с достаточной определенностью говорить об их знаке (позитивные либо негативные эмоции) и об их силе проявления (т.е. об уровне или степени эмоционального возбуждения). При этом эмоции определенного знака можно вызывать, экспериментально моделируя ситуации, которые с высокой вероятностью будут вызывать у животных комфортное или дискомфортное состояние, а уровень эмоционального возбуждения можно менять, варьируя силу стимула, который вызывает положительные или отрицательные эмоции.

Эмоциональное возбуждение может проявляться в любых звуках, независимо от их принадлежности к той или иной коммуникативной системе - речи людей, плачу младенцев и звукам 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", изданной в 1872 г. (по: Дарвин, 1953). 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 изменяться при изменении 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 (см. обзор - Володина, Володин, 2001). 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). Кроме этого, было показано, что речевые звуки человека и звуки всех остальных млекопитающих имеют представительство в различных отделах головного мозга (Jurgens, 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).

Кроме этого, в последние годы в связи с появлением мощных компьютерных технологий цифровой обработки звука, позволяющих унифицировать изучаемые параметры вне зависимости от структуры звука, возможности анализа звукового поведения значительно расширились. Однако объективная регистрация изменений эмоционального возбуждения животного при его естественном поведении чрезвычайно сложна. Это заставляет исследователей, изучающих взаимосвязи между структурой звуков и эмоциями у животных, отдавать предпочтение экспериментальным подходам.

Другая сложность состоит в том, что, как было показано в ряде исследований, у млекопитающих большинство звуков связано с отрицательным эмоциональным состоянием, а в тех случаях, когда животное испытывает положительные или нейтральные эмоции, оно вокализирует гораздо реже (Jurgens, 1976a,б, 1979; Blumstein et al., 2006). Поэтому, как правило, исследователи оценивают изменение структуры звуков в зависимости от степени негативного эмоционального возбуждения животного (к примеру, Weary et al., 1998; Watts, Stookey, 1999; Fichtel et al., 2001; Kirchhof et al., 2001; Чаадаева, 2005; Pongracz et al., 2006). В то же время связь между структурой звуков и положительным эмоциональным возбуждением изучена гораздо слабее; как правило, исследователи лишь оценивают встречаемость определенных типов звуков в эмоционально положительном контексте (Peters, 2002; Гоголева и др., 2007б; Scheumann et al., 2007).

В целом исследования, проведенные на разных видах млекопитающих, позволяют предположить, что существуют универсальные, т.е. общие для разных видов млекопитающих и человека признаки звуков, отражающие изменения эмоционального возбуждения (Володин и др., 2005а). В начале этого обзора мы кратко опишем те группы параметров, которые используются для оценки структурных характеристик звуков. Затем мы представим наиболее важные работы, заложившие основу для современного понимания связей между структурой звуков и уровнем эмоционального возбуждения у млекопитающих. Далее мы проведем синтез имеющихся на настоящий момент данных с целью выявить наиболее универсальные индикаторы эмоционального возбуждения в структуре звуков млекопитающих и человека.

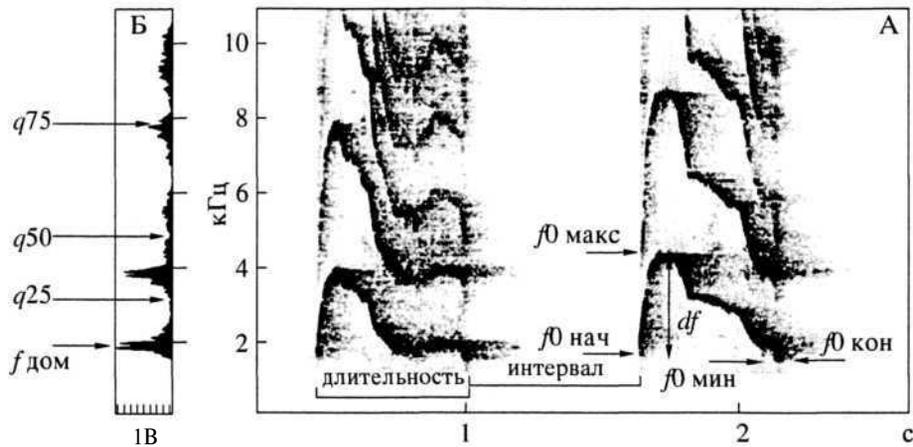


Рис. 1. Спектрограмма (А) двух оборонительных звуков большой песчанки и энергетический спектр (Б) левого из них показывают структурные параметры, применяемые для описания звука: длительность - длительность звука; интервал - интервал между звуками; f_0 нач, f_0 кон, f_0 макс, f_0 мин - начальная, конечная, максимальная и минимальная основные частоты соответственно; df - глубина частотной модуляции звука; $f_{дом}$ - доминантная частота; q_{25} , q_{50} , q_{75} - нижняя, средняя и верхняя энергетические квантили соответственно.

ПАРАМЕТРЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДЛЯ ОПИСАНИЯ СТРУКТУРЫ ЗВУКОВ

Поскольку звуковые колебания представляют собой волновой процесс, компьютерный спектрографический анализ позволяет визуализировать звуки и проводить измерения их физических характеристик. Для оценки связи между структурой звуков и эмоциональным возбуждением используют параметры звуков, которые можно условно подразделить на три группы - временные, частотные и энергетические (см. также Володин, Володина, 2008).

Временные параметры (рис. 1) описывают длительность звука, интервалы между звуками, частоту следования звуков (число звуков в единицу времени) и долю вокальной активности (time spent calling), которую рассчитывают как отношение суммы длительностей всех звуков к длительности временного промежутка, в течение которого они были изданы.

Частотные параметры описывают изменения основной частоты звука (f_0) в течение вокализации (рис. 1). В звуках млекопитающих основная частота соответствует частоте колебаний голосовых связок. На спектрограмме (визуальном изображении звука, представляющем развертку частоты во времени) основной частоте обычно соответствует самая нижняя полоса спектра звука, над которой располагаются кратные ей полосы гармоник. Измеряют, как правило, значения основной частоты в начале и конце звука, а также ее максимальное и минимальное значения, разность между которыми составляет глубину частотной модуляции звука.

Энергетические параметры используют для описания распределения энергии в спектре звука (рис. 1). Обычно измеряют доминантную частоту звука (частоту, на которой сосредоточен макси-

мум энергии звука) и три квантили энергетического спектра, на которые приходится 25% (нижняя квантиль), 50% (средняя квантиль) и 75% (верхняя квантиль) энергии звука.

Временные и энергетические параметры могут быть измерены в звуках любой структуры, тогда как измерение частотных параметров возможно только в тональных звуках, в которых присутствует основная частота (рис. 2).

ИССЛЕДОВАНИЯ, ЗАЛОЖИВШИЕ ОСНОВУ ДЛЯ ПОИСКА СВЯЗЕЙ МЕЖДУ СТРУКТУРОЙ ЗВУКА И ЭМОЦИЯМИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Связь между структурой звуков и субъективной приятностью или неприятностью испытываемого животным состояния в момент издавания этих звуков была экспериментально показана в нейротологических экспериментах Юргенса (Jurgens, 1976а,б, 1979). Он применял электрическую стимуляцию контролирующих вокализации структур мозга у белых саймири *Saimiri sciureus*, которых помещали в двухкамерную клетку. Стимуляция определенных зон мозга заставляла животное издавать определенные типы звуков, контролируемые этими зонами. Поскольку у саймири, как и у других млекопитающих, большинство контролирующих вокализацию зон мозга одновременно контролирует какие-либо эмоции, продукция данного типа звука означала, что животное испытывает соответствующую этим звукам эмоцию. Во время экспериментов животное могло свободно перемещаться из одного отделения клетки в другое. Присутствие животного в одном отделении включало электрическую стимуляцию в течение всего времени, пока оно там находилось; другое

отделение клетки было свободно от стимуляции. Каждые несколько минут первоначально свободное от стимуляции отделение становилось стимулируемым и наоборот. Если испытываемое во время стимуляции эмоциональное состояние было для животного неприятным, то оно могло выключить стимуляцию, перейдя в другое отделение. Наоборот, если вызванное стимуляцией эмоциональное состояние было приятным, животное могло сохранять его, оставаясь в стимулируемом отделении клетки. Таким образом, подопытное животное могло само контролировать продолжительность стимуляции на основании приятности или неприятности эмоций, испытываемых им во время вынужденной вокализации. Оценка данных о степени приятности была сделана путем подсчета процента времени, в течение которого животное получало стимуляцию, от полного времени его нахождения в клетке.

Эти эксперименты показали, что большинство звуков у саймири было связано с испытываемыми животными эмоциями, причем прежде всего с отрицательными, тогда как положительное эмоциональное состояние очень редко сопровождалось звуками (Jurgens, 1979). Кроме того, результаты нейроэтологических экспериментов на саймири и анализы нарушений речи у людей с черепно-мозговыми травмами позволили установить, что речевые звуки человека имеют другое представительство в головном мозге по сравнению со звуками всех прочих млекопитающих. Речь человека контролируется корой больших полушарий головного мозга, тогда как звуки млекопитающих, в том числе и приматов, связаны с лимбической системой, включающей вокальные зоны переднего и промежуточного мозга (Jurgens, Ploog, 1970, 1981; Jurgens, 1988; Ploog, 1988, 1992).

Захави (Zahavi, 1977, 1982) разработал теоретическую модель, которая определяла условия для развития "честных сигналов", в том числе и звуковых. Эта модель связывает между собой потребность животного в ресурсах, которая влияет на его эмоциональное состояние и то, каким образом это проявляется в структуре коммуникативных сигналов. Сигнал является "честным", когда его параметры меняются в соответствии с потребностью в ресурсах. Согласно этой модели, эволюционному развитию "честного сигнала" способствует выполнение трех условий. Во-первых, сигнал должен быть связан с определенными энергетическими затратами, иначе животное будет издавать звуки независимо от потребности. Во-вторых, потребность в ресурсах должна быть различной для разных особей, и большая потребность в ресурсах должна выражаться в более затратных сигналах. В-третьих, должны существовать особи, которым эти сигналы адресованы и которые получают эволюционную выгоду от удовлетворения потребности кричащего в соответствующем ресурсе, как, например,

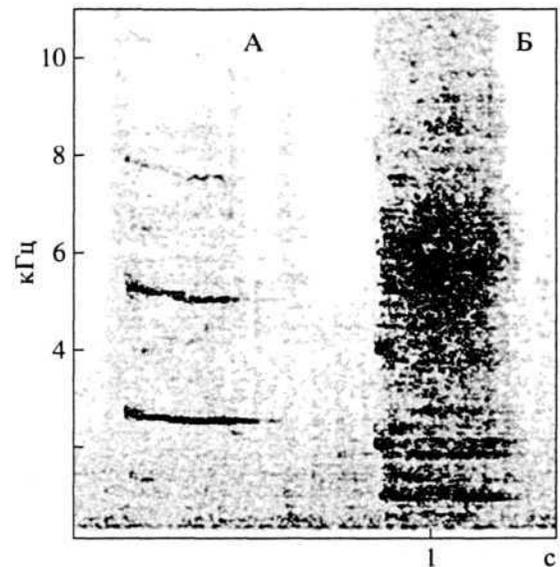


Рис. 2. Спектрограмма оборонительных звуков светлой песчанки тональной (А) и шумовой (Б) структуры.

родители или другие генетические родственники, выступающие в роли слушателей (Weary, Fraser, 1995a).

Обобщив все доступные в то время эмпирические данные по 28 видам млекопитающих и птиц, Мортон (Morton, 1977) предложил "мотивационно-структурные правила", устанавливающие общие закономерности между структурой звука и проявлением агрессии или страха. Согласно этим правилам, широкополосные низкочастотные вокализации преимущественно используются во враждебных и агрессивных контекстах, в то время как тональные высокочастотные звуки, наоборот, в умиротворяющих или дружеских взаимодействиях. Низкочастотные звуки связаны с угрозой, поскольку более крупные животные способны издавать звуки с более низкой основной частотой, и у многих видов исход агрессивного столкновения зависит от размеров тела. Высокочастотные звуки, наоборот, связаны с низкой агрессивностью, так как характерны для меньших по размеру животных или для детенышей. Звуки при страхе и умиротворении имеют сходную структуру, поскольку и те и другие демонстрируют отсутствие агрессивных намерений (Morton, 1977). Однако помимо этого в состоянии комфорта многие виды млекопитающих издают низкочастотные звуки с ритмической пульсацией, такие, как мурлыканье у кошачьих или гамминг у медвежьих (Володина, 2000; Peters, 2002; Peters et al., 2007; Scheumann et al., 2007). Звуки такой структуры можно рассматривать как третью категорию вокализаций, связанную с дружелюбным поведением животных в спокойной ситуации (Ehret, 2006; Scheumann et al., 2007).

Таким образом, в конце 1970-х годов в трех независимых исследованиях было показано, что эмоциональное возбуждение проявляется в структуре звуков млекопитающих. Это следовало из теоретической модели, результатов нейроэтологических экспериментов и анализа эмпирических данных. Эти исследования заложили основу для последующего 30-летнего поиска зависимостей между структурой звуков и эмоциями у млекопитающих.

СВЯЗЬ СТРУКТУРЫ ЗВУКОВ С УРОВНЕМ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ

Вокальные проявления эмоционального возбуждения были исследованы преимущественно на представителях нескольких таксонов млекопитающих: грызунах, хищных, парнокопытных, тупайях и приматах. В этом разделе мы сначала представим общий обзор этих исследований, а затем рассмотрим роль каждого из акустических параметров в кодировании эмоционального возбуждения, чтобы выявить наиболее универсальные, общие для разных видов млекопитающих структурные признаки звуков. Во всех этих исследованиях моделировали ситуации, которые были неприятны для животного, и оценивали уровень эмоционального возбуждения в зависимости от степени воздействия вызывающего дискомфорт фактора.

Грызуны. В полевых экспериментах по приближению наблюдателя к кричащему животному, проведенных с несколькими видами сусликов и пищух, было установлено, что сокращение дистанции приводит к увеличению частоты следования криков тревоги (Никольский, 1984). В похожих экспериментах, проведенных с полевкой Брандта *Microtus brandti* и большой песчанкой *Rhombomys opimus*, сокращение дистанции до наблюдателя вызывало увеличение основной частоты и глубины частотной модуляции криков тревоги (Никольский, Суханова, 1992).

Аналогично, для желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris* было показано, что увеличение степени угрозы для кричащего животного (приближение собаки) вызывает увеличение частоты следования криков тревоги (Blumstein, Armitage, 1997). Проигрывание записей криков с короткими интервалами между ними вызывало у сурков более сильные ответы по сравнению с записями с более продолжительными интервалами. Аналогичные данные были получены для суслика Ричардсона *Spermophilus richardsonii* - сокращение дистанции до модели хищника вызывало увеличение частоты следования криков тревоги, и суслики воспринимали частоту повторения криков тревоги как индикацию степени угрозы (Warkentin et al., 2001).

При исследовании морских свинок *Cavia porcellus* детенышей изолировали от матери на 15 мин и анализировали первые и последние 30 криков изоляции (Monticelli et al., 2004). По мере охлаждения детеныша от первой к последней серии криков и связанного с этим усиления дискомфорта основная частота возрастала, а длительность звуков сокращалась.

В наших экспериментах по изучению изменений структуры оборонительных звуков у больших и светлых *Gerbillus perpallidus* песчанок двух конкретных незнакомых половозрелых самцов ссаживали на нейтральной территории. После короткого периода взаимных угроз один из партнеров признавал себя побежденным и в дальнейшем только защищался и кричал. Второй, победитель, продолжал угрожать. 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 (Володин, 1999). Мы считали, что увеличение дистанции ведет к снижению, а сокращение - к повышению эмоционального возбуждения кричащего животного. 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 (Володин и др., 1994, 2005а; Доронина, Володин, 2007). Длительность криков светлых песчанок увеличивалась (Володин и др., 2005а), а для больших песчанок в двух разных сериях экспериментов были получены противоречивые данные: в первом из них длительность звуков возрастала при сокращении дистанции (Володин и др., 1994), во втором сокращалась (Доронина, Володин, 2007).

Хищные. При изучении криков тревоги сурикат *Suricata suricata* в природных условиях было обнаружено, что при возрастании угрозы длительность криков увеличивалась вне зависимости от типа хищника, наземного или воздушного (Manser, 2001).

Сравнение угрожающих криков самцов евразийской рыси *Lynx lynx* на наблюдателя в неволе показало, что при сокращении дистанции до животного доминантная частота звуков возрастала, а длительность увеличивалась (Чаадаева, 2005).

В ситуации облаивания чужака у домашних собак *Canis familiaris* число лаев в единицу времени, а также основная и доминантная частоты были выше по сравнению с ситуациями, когда хозяин привязывал собаку на улице и медленно удалялся или при выпрашивании игрушки (Pongracz et al., 2005).

Вокальное поведение лисиц *Vulpes vulpes* изучали на звероферме в экспериментах по медленному

приближению и последующему удалению исследователя к сидящим поодиночке взрослым самкам (Гоголева и др., 2007а). Лисицы на звероферме боятся человека и при его приближении стремятся максимально отдалиться от него. Поэтому тестовая процедура приближения-удаления человека должна была, по нашему мнению, вызывать у лисиц соответствующее усиление и последующее ослабление эмоционального возбуждения. Было обнаружено, что при сокращении дистанции увеличивались число звуков в единицу времени и доля вокальной активности, а также возрастали доминантная частота и значения энергетических квантилей. При увеличении дистанции все эти параметры звуков изменялись в противоположную сторону. Длительность звуков не зависела от приближения или удаления экспериментатора.

Парнокопытные. Большой вклад в изучение проявления эмоций в звуках млекопитающих внесли работы, проведенные на сельскохозяйственных животных, поскольку некоторые процедуры (такие, как клеймение и кастрация), производимые с ними, оказываются болезненными, и животные испытывают сильное отрицательное эмоциональное возбуждение. К примеру, у домашних коров *Bos taurus* сравнивали структуру криков при клеймении раскаленным железом и ложном клеймении холодным железом (Watts, Stookey, 1999). Крики животных, испытывающих больший дискомфорт (при истинном клеймении), отличались более высокой основной частотой, большей глубиной частотной модуляции и большей интенсивностью.

В нескольких исследованиях по сравнению криков поросят домашних свиней *Sus scrofa*, подвергавшихся истинной кастрации или ее имитации (во время которой животных удерживали таким же образом и столько же времени, как при кастрации), надежным акустическим индикатором боли оказалось возрастание доминантной частоты и числа звуков в единицу времени (Weary et al., 1998; Taylor, Weary, 2000). Возраст поросят при кастрации не оказывал влияния на эти параметры (Taylor et al., 2001). Длительность звуков не различалась у кастрированных и ложно кастрированных поросят (Weary et al., 1998).

В других экспериментах исследовали крики поросят, разлученных с матерью до и сразу после кормления (Weary, Frazer, 1995б). У голодных поросят число звуков в единицу времени, их длительность и доминантная частота были выше, чем у недавно покормленных. Такие же различия были обнаружены в криках поросят с малым весом тела и медленным приростом по сравнению с их более упитанными сибсами (Weary, Frazer, 1995б). Свиноматки проявляли более сильные двигательные и вокальные реакции в ответ на крики неродственных им голодных поросят, чем на крики покормленных (Weary et al., 1996).

Тупайи и приматы. В экспериментах по изучению изменений структуры звуков при агонистическом поведении у северных тупай *Tupaia belangeri* к половозрелому самцу-резиденту подсаживали взрослого незнакомого самца. Поскольку тупайи строго территориальны, резидент начинал преследовать чужака, который проявлял только защитное поведение. Агрессивные взаимодействия сопровождались своеобразным скрипом (squeak) - типом звука, издаваемым как резидентом, так и чужаком. Однако скрипы резидентов и чужаков различались по структурным параметрам: основная частота звуков у обороняющихся чужаков была выше, чем у нападающих резидентов (Kirchhof et al., 2001).

Аналогичные данные были получены в другом исследовании северных тупай (Schehka et al., 2007), в котором к самке, уже сформировавшей брачную связь с самцом, подсаживали чужого самца. Поскольку самка не была заинтересована в спаривании, приближение чужого самца вызывало у нее угрожающие защитные демонстрации, сопровождающиеся криками. Уровень возбуждения самки оценивали по величине дистанции между животными, полагая, что возбуждение было тем выше, чем короче дистанция. При приближении самца основная и доминантная частоты слогов издаваемой самкой последовательности скрипов были выше, а интервалы между слогами короче, чем когда самец находился на дальней дистанции.

При сильном возбуждении бурые лемуры *Eulemur fulvus* издают своеобразные тьяканья (Fichtel, Hammerschmidt, 2002). Были рассмотрены две ситуации - тьяканье при межгрупповом конфликте и тьяканье в ответ на проигрывание лая собаки, полагая, что в первом случае возбуждение животных сильнее, чем во втором. Звуки во время межгрупповых конфликтов были выше по частоте, по сравнению со звуками в ответ на проигрывание лая собак. Проигрывания высокочастотных тьяканий вызывали у лемуров более продолжительные ориентировочные реакции, свидетельствуя о том, что различные уровни возбуждения проявляются в структуре звуков.

Изменение в структуре контактных криков (phee calls) у обыкновенных игрунок *Callithrix jacchus* изучали при поэтапной изоляции животного от партнера пары (потеря тактильного контакта при отделении партнера в сетчатую клетку; затем потеря тактильного и визуального контактов; затем потеря тактильного, визуального и акустического контактов). Было обнаружено, что при увеличении степени изоляции возрастала длительность, амплитуда, основная и доминантные частоты криков (Schradler, Todt, 1993). В другом исследовании, проведенном на том же виде, было обнаружено, что длительность изоляции от конспецификов положительно коррелирует с основной и доми-

нантной частотами контактных криков, однако длительность звуков уменьшается (Newman, Goedeking, 1992).

У павианов гамадрилов *Papio hamadrayas* было обнаружено две ситуации, в которых они издавали последовательности ворчаний (grunt): подход кричащего к паре мать-детеныш и момент непосредственно перед началом движения группы (Rendall, 2003). В обеих ситуациях выделили два дискретных состояния животных: высокий и низкий уровень возбуждения. Последовательности ворчаний при высоком уровне возбуждения характеризовались большим числом звуков, большей длительностью отдельных ворчаний и более короткими интервалами между ними, а также более высокой основной частотой звуков.

Основная частота криков свинохвостых макак *Macaca nemestrina*, атакованных более высокоранговыми членами группы, была выше, если животные вступали в тактильный контакт, по сравнению с атаками без тактильного контакта (Gouzoules, Gouzoules, 1989).

Исследование серий криков барбарийских макак *Macaca sylvanus* в ответ на беспокойство во время сна показало, что сразу после пробуждения звуки имели более высокие доминантные частоты, чем изданные в конце серии (Fischer et al., 1995).

При исследовании беличьих саймири было обнаружено, что в более неприятном эмоциональном состоянии доминантная частота издаваемых ими криков была выше (Fichtel et al., 2001).

Человек. Как и для других млекопитающих, для людей большая часть данных по вокальному выражению эмоционального возбуждения была получена в исследованиях ситуаций, связанных с дискомфортом и стрессом. Так, расшифровка записей черных ящиков потерпевших аварию вертолетов показала, что основная частота гласных звуков при высоком эмоциональном возбуждении пилотов (при приближении катастрофы и осознании этого факта) была значительно выше, чем в тех же гласных при рутинном общении с диспетчером (Protopapas, Lieberman, 1995, 1997). Сходные данные были получены при анализе переговоров военных пилотов, залетевших в воздушное пространство чужого государства - в результате стресса у них возрастали основная и доминантная частоты гласных звуков (Ruiz et al., 1996).

Также было обнаружено, что после хирургических процедур плачи испытывающих боль младенцев становятся более высокочастотными и их приступы следуют с большей частотой (Porter et al., 1986). Взрослые слушатели оценивали такие плачи как требующие безотлагательной помощи. Сходные данные приведены в обзоре Фарлоу (Furlow, 1997) - самые разнообразные болезни новорожденных младенцев вызывают увеличение основной частоты их плача, а более высокочастот-

ные плачи более неприятны для взрослых слушателей как женщин, так и мужчин.

В отличие от других млекопитающих, для людей возможно изучение связи структуры звуков при усилении как отрицательного, так и положительного эмоционального возбуждения. Однако в большом числе исследований было показано, что усиление возбуждения приводит к сходным изменениям структуры звуков людей вне зависимости от знака эмоций. Для новорожденных детей было установлено, что длительность, основная частота и интенсивность криков увеличиваются с ростом как положительного, так и отрицательного эмоционального возбуждения (Papousek, 1992). На основе анализа собственных и литературных данных Шейнер с соавторами (Scheiner et al., 2002) предположили, что усиление возбуждения как при позитивном, так и при негативном эмоциональном состоянии сопровождается увеличением основной частоты плача младенцев.

В ответах взрослых людей как на словесное одобрение, так и на порицание увеличивалась основная частота гласных звуков (Bachorowski, Owren, 1995). Это также позволило сделать вывод, что структура речевых звуков в первую очередь предоставляет ключи к уровню неспецифического эмоционального возбуждения человека и в меньшей степени приятности или неприятности испытываемых эмоций (Bachorowski, 1999). Это было подтверждено в исследовании, показавшем, что интенсивность речи, основная и доминантная частоты и частота следования звуков в речи возрастают как при страхе и гневе, так и при радости, по сравнению с нейтральным состоянием говорящего (Scherer, 2003).

ГОРМОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯТЫ ВОКАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СИТУАЦИИ ДИСКОМФОРТА

Существует всего несколько исследований, в которых изучали связь между уровнем гормонов стресса и характеристиками вокального поведения животных. У домашних свиней была обнаружена положительная корреляция между уровнем адреналина в плазме крови и частотой издавания пронзительных визгов, а также отрицательная корреляция между концентрацией кортизола в плазме крови и частотой издавания нормальных визгов (Schrader, Todt, 1998). Пронзительные визги отличались от нормальных визгов более высокой доминантной частотой. Однако в пределах каждого из этих типов звуков корреляции между уровнями гормонов и длительностью, основной и доминантной частотами были недостоверными (Schrader, Todt, 1998).

У бурых капуцинов *Cebus apella* в неволе была найдена положительная корреляция между частотой издавания криков тревоги на человека и уровнем кортизола (Boinski et al., 1999). В исследовании, проведенном в природной популяции желтобрюхого сурка, были получены сходные данные: когда сидящие в живоловках сурки издавали крики тревоги на приближение человека, уровни метаболитов глюкокортикоидов в фекалиях у них были выше, чем в случае, когда они молчали (Blumstein et al., 2006).

Таким образом, более высокие уровни гормонов стресса были связаны с повышением вокальной активности у приматов и грызунов и переносом энергии в высокочастотную область спектра криков у домашних свиней.

РАСПОЗНАВАНИЕ ЛЮДЬМИ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО ИХ КРИКАМ

В нескольких исследованиях людям предъявляли записи звуков животных для того, чтобы установить, способны ли испытуемые оценить их эмоциональное состояние, и если способны, то выявить параметры звуков, наиболее значимые для такого распознавания. Были проведены эксперименты по определению эмоционального состояния бурых макак *Macaca arctoides* на основе прослушивания людьми их криков, записанных в разных поведенческих контекстах (Linnankoski et al., 1994). Звуки макак просили отнести к одному из пяти состояний: радость, злость, страх, подчинение, доминирование. Люди правильно определяли контекст большинства вокализаций независимо от предшествующего опыта общения с домашними или сельскохозяйственными животными. Кроме того, способность верного распознавания эмоционального состояния макак возрастала с возрастом испытуемых (дети 5-7 лет определяли эмоциональное состояние хуже взрослых людей, а результаты 9-10-летних детей не отличались от результатов взрослых) и, по-видимому, была связана с развитием у детей способности к определению человеческих эмоций.

Похожие работы проводили, предъявляя людям последовательности лая домашних собак венгерской аборигенной породы муди, записанные в различных поведенческих контекстах (Pongracz et al., 2005, 2006). Испытуемые должны были определить одну из шести ситуаций, в которых был записан лай, а также оценить выраженность в лае одного из пяти состояний: агрессивности, боязливости, отчаяния, игривости и счастья. Определение правильного поведенческого контекста слушателями было достоверно выше случайного для большинства ситуаций и не зависело от предшествующего опыта общения слушателя с собаками. Ключевыми параметрами для оценки эмоционального со-

стояния собак были доминантная частота лая и интервалы между лаями в последовательности. Лай с низкой доминантной частотой и короткими интервалами были определены как агрессивные, тогда как лай с высокой доминантной частотой и следующие через большие интервалы - как боязливые или безнадежные. Авторы сделали вывод, что лай может служить эффективным инструментом для коммуникации между человеком и собакой.

Интересно, что мяуканье домашних кошек *Felis catus* испытуемые классифицировали менее успешно, чем звуки макак и собак. Классификация записей мяуканий по разным поведенческим контекстам лишь немного отличалась от случайной, и результаты сильно зависели от предшествующего опыта общения человека с кошками (Nicastro, Owren, 2003).

УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ В ЗВУКАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЧЕЛОВЕКА

В этом разделе мы делаем синтез имеющихся на настоящий момент эмпирических данных по отражению эмоционального возбуждения в структуре звуков, сопоставляя данные об изменении временных, частотных и энергетических параметров звуков у разных видов млекопитающих.

Временные параметры звуков. Данные по направлению изменения длительности звуков млекопитающих при изменении их эмоционального возбуждения противоречивы. В некоторых исследованиях было показано, что длительность увеличивается с нарастанием возбуждения животного (таблица). 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 эмоционального возбуждения (таблица). Таким образом, длительность звука не является надежным показателем для оценки уровня эмоционального возбуждения кричащего.

Вместе с тем для нескольких видов грызунов, а также домашних собак, павиана гамадрила и домашних свиней было показано, что нарастание эмоционального возбуждения приводит к увеличению частоты следования звуков (таблица, рис. 3). 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), является более универсальным пока-

Направление изменений величин временных, частотных и энергетических параметров звуков при увеличении эмоционального возбуждения у млекопитающих и человека

Параметры звуков	Направление изменения	Вид	Источник	
Длительность	Возрастает	Гамадрил	Rendall, 2003	
		Обыкновенная игрунка	Schrader, Todt, 1993	
		Домашняя свинья	Weary, Frazer, 19956	
	Снижается	Суриката	Manser, 2001	
		Евразийская рысь	Чаадаева, 2005	
		Большая песчанка	Володин и др., 1994	
		Светлая песчанка	Володин и др., 2005a	
		Обыкновенная игрунка	Newman, Goedecking, 1992	
		Большая песчанка	Доронина, Володин, 2007	
Не меняется	Морская свинка	Monticelli et al., 2004		
	Домашняя свинья	Weary et al., 1998		
	Северная тупайя	Schekha et al., 2007		
Частота следования звуков	Возрастает	Обыкновенная лисица	Гоголева и др., 20076	
		Гамадрил	Rendall, 2003	
		Домашняя свинья	Weary, Frazer, 19956	
		Домашняя собака	Pongracz et al., 2005	
		Суслики и пищухи	Никольский, 1984	
		Полевка Брандта	Никольский, Суханова, 1992	
		Большая песчанка	Никольский, Суханова, 1992; Володин и др., 1994	
		Светлая песчанка	Володин и др., 2005a	
		Желтобрюхий сурок	Blumstein, Armitage, 1997	
	Возрастает	Обыкновенная лисица	Гоголева и др., 20076	
		Большая песчанка	Володин и др., 1994	
		Гамадрил	Rendall, 2003	
		Свинохвостый макак	Gouzoules, Gouzoules, 1989	
		Обыкновенная игрунка	Newman, Goedecking, 1992; Schrader, Todt, 1993	
		Северная тупайя	Kirchhof et al., 2001; Schekha et al., 2007	
Доля вокальной активности	Возрастает	Бурый лемур	Fichtel, Hammerschmidt, 2002	
		Домашняя корова	Watts, Stookey, 1999	
		Домашняя собака	Pongracz et al., 2005	
		Полевка Брандта	Никольский, Суханова, 1992	
		Большая песчанка	Никольский, Суханова, 1992; Володин и др., 1994; Доронина, Володин, 2007	
		Светлая песчанка	Володин и др., 2005a	
		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	
	Основная частота и глубина частотной модуляции	Возрастает	Обыкновенная игрунка	Newman, Goedecking, 1992; Schrader, Todt, 1993
			Барбарийский макак	Fischer et al., 1995
			Беличья саймири	Fichtel et al., 2001
			Северная тупайя	Schekha et al., 2007
			Домашняя свинья	Weary, Fraser, 19956; Weary et al., 1998; Taylor, Weary, 2000
			Евразийская рысь	Чаадаева, 2005
Доминантная частота и энергетические кватили	Возрастает	Домашняя собака	Pongracz et al., 2005	
		Обыкновенная лисица	Гоголева и др., 20076	
		Большая песчанка	Доронина, Володин, 2007	
		Светлая песчанка	Володин и др., 2005a	
		Человек (речь)	Ruiz et al., 1996; Scherer, 2003	

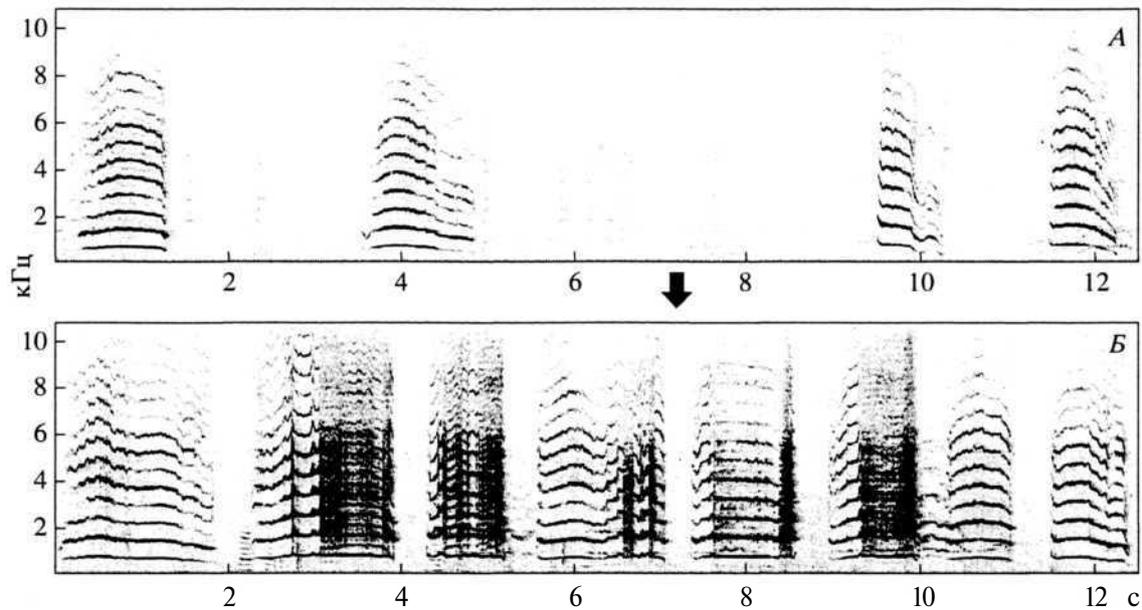


Рис. 3. Спектрограммы скулений обыкновенной лисицы с низкой (А) и высокой (Б) частотой следования звуков.

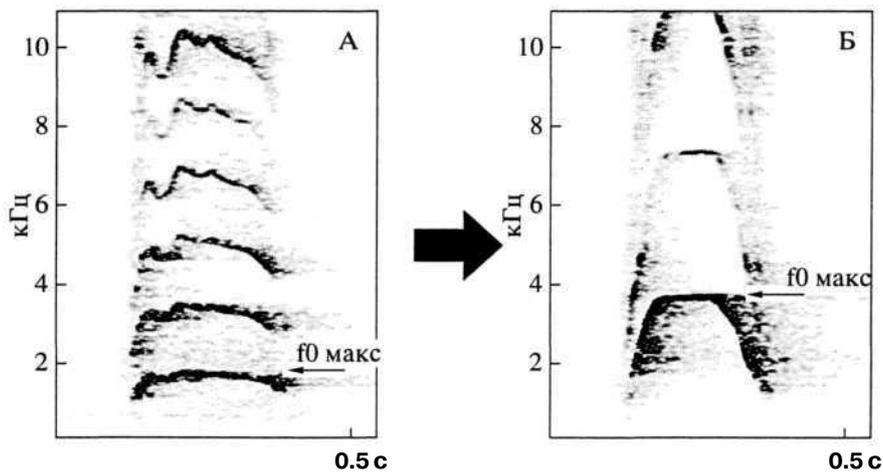


Рис. 4. Спектрограммы оборонительных звуков большой песчанки с низкой (А) и высокой (Б) максимальной основной частотой (f_0 макс) и глубиной частотной модуляции.

затем уровнем эмоционального возбуждения по сравнению с длительностью или частотой следования звуков (Володин и др., 1994; Гоголева и др., 2007а).

Частотные параметры звуков. Во многих исследованиях было показано, что значения основной частоты и глубины частотной модуляции возрастают с увеличением эмоционального возбуждения у самых разных видов млекопитающих (таблица, рис. 4). Для людей аналогичные данные были получены при анализе плача младенцев и при сравнении основной частоты гласных речи взрослых в ситуациях разной степени напряженности (таблица). 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 присутствует только в тональных звуках и не может быть измерена в шумовых (рис. 2), поэтому параметры основной частоты не могут служить в качестве универсальных критериев эмоционального возбуждения для звуков любой структуры.

Энергетические параметры звуков. Измерение параметров энергетического спектра (доминантной частоты и энергетических квартилей) для больших выборок звуков стало возможно относи-

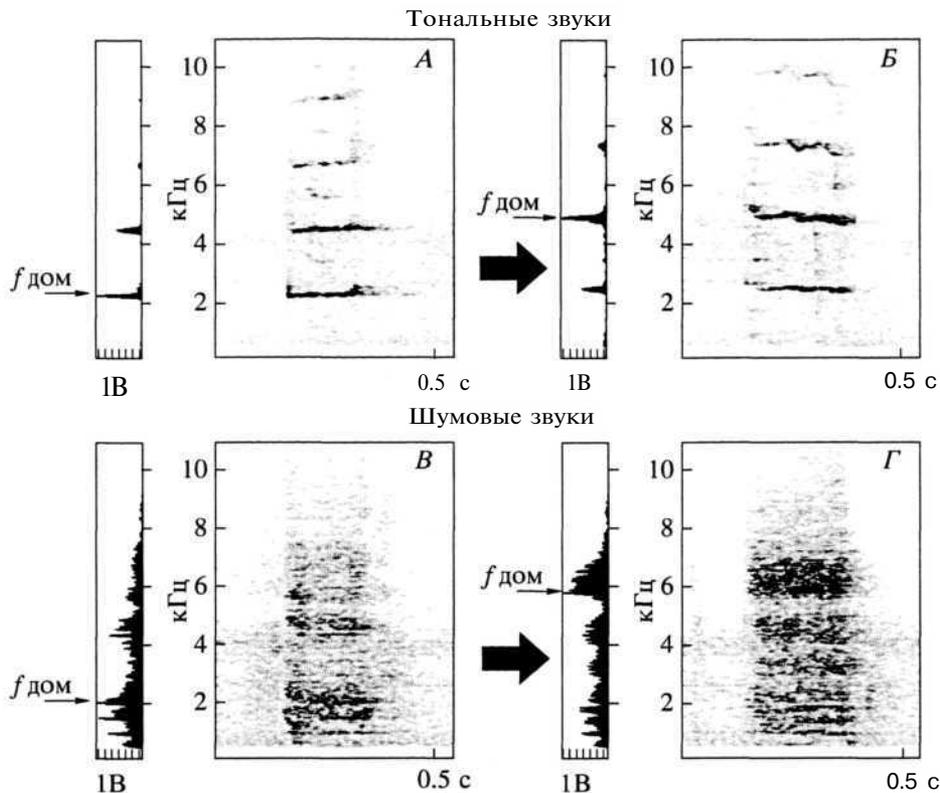


Рис 5. Спектрограммы и энергетические спектры тональных (А, Б) и шумовых (В, Г) оборонительных звуков светлой песчанки с низкими (А, В) и высокими (Б, Г) значениями доминантной частоты ($f_{\text{ДОМ}}$).

тельно недавно, поэтому число исследований с использованием этих параметров еще сравнительно невелико. Эти исследования показывают, что значения энергетических параметров увеличиваются при возрастании эмоционального возбуждения, иначе говоря, энергия звуков смещается в высокочастотную область спектра (рис. 5). Такие данные получены для нескольких видов приматов, копытных, хищных и грызунов, а также для людей (таблица). Кроме этого, именно энергетические параметры являются ключевыми для распознавания людьми эмоционального возбуждения в лае домашних собак (Pongracz et al., 2006).

Более того, изменение значений основной частоты в тональных звуках можно рассматривать как частный случай перераспределения энергии, что позволяет сопоставить исследования, в которых измеряли только параметры основной частоты, с теми, в которых измеряли энергетические параметры звуков. К примеру, как у светлых, так и у больших песчанок при увеличении эмоционального возбуждения энергия звуков смещается в высокочастотную область спектра (Володин и др., 2005а; Доронина, Володин, 2007). Однако звуки с частотной модуляцией у светлых песчанок встречаются достоверно реже, и их доля составляет только 47.0% по сравнению с 66.3% у больших. В то же время перераспределение энергии на гармо-

ники выше основной частоты в криках светлых песчанок встречается достоверно чаще, чем у больших (в 21.7 и 4.2% звуков соответственно) (Володин и др., 2003). Кроме того, в оборонительных криках светлых песчанок, по сравнению с большими, достоверно чаще встречаются два вида нелинейных феноменов (Wilden et al., 1998; Володин и др., 2005б): субгармоники (в 29.3 и 16.4% звуков соответственно) и детерминированный хаос (в 35.9 и 22.2% звуков соответственно) (Володин и др., 2003).

Каждый из этих двух видов песчанок использует два механизма переноса энергии звуков в область более высоких частот. 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. 5, 6). Большая песчанка чаще использует первый механизм переноса энергии, и лишь изредка - второй. Наоборот, для светлой песчанки второй механизм более обычен.

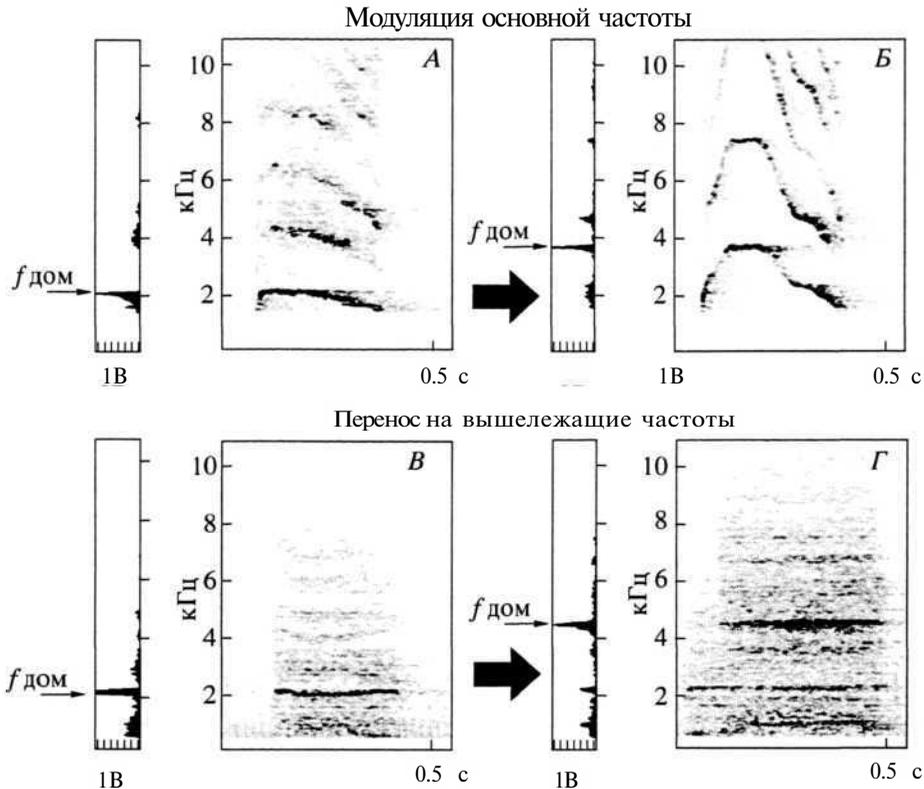


Рис. 6. Спектрограммы и энергетические спектры оборонительных звуков большой (А, Б) и светлой (В, Г) песчанок, иллюстрирующие два механизма перераспределения энергии звуков на более высокие частоты: на основе модуляции основной частоты (А, Б) и на основе скачкообразного переноса энергии на вышележащие частотные полосы (В, Г), $f_{\text{дом}}$ - доминантная частота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, энергетические параметры являются наиболее универсальными индикаторами эмоционального возбуждения в звуках человека и других млекопитающих. Смещение энергии в высокочастотную область спектра может быть измерено в звуках любой структуры как тональной, так и шумовой. Люди, как и другие млекопитающие, способны воспринимать перераспределение энергии в звуках, причем эта способность осталась у людей и после возникновения новой, свойственной только человеку коммуникативной системы - речи. Вероятно, на восприятии смещения энергии в спектре звуков не только своего, но и других видов основана межвидовая акустическая коммуникация, в том числе между людьми и другими млекопитающими.

В ближайшее время можно ожидать появления новых данных, позволяющих протестировать эту гипотезу. Это обусловлено тем, что энергетические параметры, в отличие от параметров основной частоты, могут быть измерены в звуках любой структуры у любого вида животных. Кроме того, современные компьютерные программы позволяют делать такие измерения в полуавтоматическом

режиме, что значительно ускоряет процесс накопления данных и снижает вероятность ошибки.

Авторы благодарны К.А. Роговину и О.Г. Ильченко за предоставление песчанок для проведения экспериментов; Л.Н. Трут и А.В. Харламовой за предоставленную возможность и сотрудничество в работе с лисицами на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН (Новосибирск); Т.В. Боголеповой за помощь при проведении экспериментов с песчанками; П.В. Липаеву за создание программы для автоматического анализа дистанций по видеоизображению. Авторы искренне признательны А.А. Захарову, С.В. Попову, В.А. Матросовой, И.П. Вошановой и Е.С. Непринцевой за просмотр рукописи и ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 06-04-48400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аронсон Э., 1999. Общественное животное. Введение в социальную психологию. М.: Аспект Пресс. 517с.
 Володин И.А., 1999. Видовые особенности поведения песчанок в условиях неволи. Автореф. канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. 24 с.
 Володин И.А., Володина Е.В., 2008. Методические рекомендации по изучению звукового поведения жи-

- вотных // Руководство по исследованиям в зоопарках. М.: Московский зоопарк. С. 67-83.
- Володин И.А., Голыцин М.Е., Борисова Н.Г., 1994. Ситуативные изменения звуков больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) при оборонительном поведении // Докл. РАН. Т. 334. № 4. С. 529-532.
- Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В., 2001. Вокальный репертуар красного волка, *Canis alpinus* (Carnivora, Canidae) в неволе // Зоол. журн. Т. 80. № 10. С. 1252-1267.
- Володин И.А., Володина Е.В., Войнилович М.В., 2005а. Отражение дискомфорта в оборонительных криках светлых песчанок (*Gerbillus perpallidus*) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 179-181.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А., 2005б. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 4. С. 346-362.
- Володин И.А., Володина Е.В., Войнилович М.В., Филатова О.А., 2003. Структурные особенности оборонительных криков больших (*Rhombomys opimus*) и светлых (*Gerbillus perpallidus*) песчанок // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологич. о-ва). М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. С. 81.
- Володина Е.В., 2000. Вокальный репертуар гепарда *Acinonyx jubatus* (Carnivora, Felidae) в неволе: структура звуков и поиск возможностей для оценки внутреннего состояния у взрослых животных // Зоол. журн. Т. 79. № 7. С. 833-844.
- Володина Е.В., Володин И.А., 2001. Вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих // Успехи соврем. биологии. Т. 121. № 2. С. 180-189.
- Гоголева С.С., Володина Е.В., Трут Л.Н., 2007а. Вокальные реакции обыкновенных лисиц (*Vulpes vulpes*) зависят от принадлежности к селекционной группе // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сб. тез. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 161-162.
- Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Трут Л.Н., 2007б. Влияние domestikации на вокализации обыкновенной лисицы, *Vulpes vulpes* // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. Междунар. совещ. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 97.
- Дарвин Ч., 1953. Выражение эмоций у человека и животных. Сочинения. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР. С. 681-920.
- Доронина Л.О., Володин И.А., 2007. Индикаторы эмоционального возбуждения в структуре оборонительных криков большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // IV Всерос. конф. по поведению животных. Сб. тез. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 165-166.
- Матросова В.А., Володин И.А., Володина Е.В., 2007. Разнообразие криков, издаваемых пойманными в живоловки крапчатыми сусликами *Spermophilus suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 111. Вып. 5. С. 84-87.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 197 с.
- Никольский А.А., Суханова М.В., 1992. Ситуативные изменения крика ухода в нору большой песчанки (*Rhombomys opimus*) и полевки Брандта (*Microtus brandti*) // Зоол. журн. Т. 71. № 12. С. 125-132.
- Пинкер С., 2004. Язык как инстинкт. М.: УРСС. 456 с.
- Чаадаева Е.В., 2005. Отражение мотивационного состояния в спектральных характеристиках сигналов агрессивно-оборонительного поведения у обыкновенной рыси (*Lynx lynx*) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 221-223.
- Bachorowski J.-A., 1999. Vocal expression and perception of emotion // Current Direct. Psychol. Science. V. 8. № 2. P. 53-57.
- Bachorowski J.-A., Owren M.J., 1995. Vocal expression of emotion: Acoustic properties of speech are associated with emotional intensity and context // Psychol. Science. V. 6. P. 219-224.
- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1997. Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally specific calls // Anim. Behav. V. 53. P. 143-171.
- Blumstein D.T., Patton M.L., Saltzman W., 2006. Faecal glucocorticoid metabolites and alarm calling in free-living yellow-bellied marmots // Biol. Letters. V. 2. P. 29-32.
- Boinski S., Gross T.S., Davis J.K., 1999. Terrestrial predator alarm vocalizations are a valid monitor of stress in captive brown capuchins (*Cebus apella*) // Zoo Biol. V. 18. № 4. P. 295-312.
- Ehret G., 2006. Common rules of communication sound perception / Eds Kanwal J., Ehret G. Behaviour and neurodynamics for auditory communication. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 85-114.
- Fichtel C., Hammerschmidt K., 2002. Responses of redfronted lemurs to experimentally modified calls evidence for urgency-based changes in call structure // Ethology. V. 108. № 9. P. 763-777.
- Fichtel C., Hammerschmidt K., Jurgens U., 2001. On the vocal expression of emotion, a multi-parametric analysis of different states of aversion in the squirrel monkey // Behaviour. V. 97. P. 97-116.
- Fischer J., Hammerschmidt K., Todt D., 1995. Factors affecting acoustic variation in Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) disturbance calls // Ethology. V. 101. P. 51-66.
- Fitch W.T., 2000. The evolution of speech: a comparative review // Trends Cogn. Sciences. V. 4. № 7. P. 258-267.
- Furlow F.B., 1997. Human neonatal cry quality as an honest signal of fitness // Evol. Human Behav. V. 18. P. 175-193.
- Gouzoules H., Gouzoules S., 1989. Design features and developmental modification of pigtail macaque, *Macaca nemestrina*, agonistic screams // Anim. Behav. V. 37. P. 383-401.
- Hauser M., Chomsky N., Fitch W.T., 2002. The language faculty: what is it, who has it, and how did it evolve? // Science. V. 298. P. 1569-1579.
- Jurgens U., 1976a. Reinforcing concomitants of electrically elicited vocalizations // Exp. Brain Res. V. 26. P. 203-214.
- Jurgens U., 1976b. Positive and negative reinforcing properties of electrically elicitable vocalizations in the squirrel monkey / Eds Wauquier A., Rolls E.T. Brain stimulation reward. Amsterdam: Elsevier North Holland. P. 397-402.
- Jurgens U., 1979. Vocalization as an emotional indicator: a neuroethological study in the squirrel monkey // Behaviour. V. 69. № 1-2. P. 88-117.
- Jurgens U., 1988. Central control of monkey calls / Eds Todt D., Goedeking P., Symmens D. Primate vocal communication. B.: Springer Verlag. P. 162-167.

- Jurgens U., Ploog D.*, 1970. Cerebral representations of vocalization in squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* V. 10. № 5. P. 532-554.
- Jurgens U., Ploog D.*, 1981. On the neural control of mammalian vocalization // *Trends NeuroSciences.* V. 4. № 6. P. 135-137.
- Kiley M.*, 1972. The vocalizations of Ungulates, their causation and function // *Z. Tierpsychol.* V. 31. № 2. P. 171-222.
- Kirchhof J., Hammerschmidt K., Fuchs E.*, 2001. Aggression and dominance in tree shrews (*Tupaia belangeri*). Agonistic behaviour is reflected in vocal patterns / Ed. Martinez M. Prevention and control of aggression and the impact on its victims. N.Y.: Kluwer Acad. Publ. P. 409-414.
- Linnankoski I., Laakso M., Aulanko R., Leinonen L.*, 1994. Recognition of emotions in macaque vocalization by children and adults // *Lang. Commun.* V. 14. № 2. P. 183-192.
- Manser M.B.*, 2001. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency // *Proc. R. Soc. B.* V. 268. № 1483. P. 2315-2324.
- Monticelli P.F., Tokumaru R.S., Ades C.*, 2004. Isolation induced changes in Guinea Pig *Cavia porcellus* pup distress whistles // *An. Brazil. Acad. Sciences.* V. 76. № 2. P. 368-372.
- Morton E.S.*, 1977. On the occurrence and significance of motivation - structural rules in some bird and mammal sounds // *Amer. Natur.* V. 111. № 981. P. 855-869.
- Newman J.D., Goedeking P.*, 1992. Noncategorical vocal communication in primates: the example of common marmoset phee calls / Eds Papousek H., Jurgens U., Papousek M. Nonverbal vocal communication. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 87-101.
- Nicastro N., Owren M.J.*, 2003. Classification of domestic cat (*Felis catus*) vocalizations by naive and experienced human listeners // *J. Comp. Psychol.* V. 117. № 1. P. 44-52.
- Owren M.J., Rendall D.*, 1997. An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signals / Eds Owings D.H., Beecher M.D., Thompson N.S. Perspectives in Ethology. V. 12. N.Y.: Plenum Press. P. 299-346.
- Owren M.J., Rendall D.*, 2001. Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signalling // *Evol. Anthropol.* V. 10. P. 58-71.
- Papousek M.*, 1992. Early ontogeny of vocal communication in parent-infant interactions / Eds Papousek H., Jurgens U., Papousek M. Nonverbal vocal communication. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 230-261.
- Peters G.*, 2002. Purring and similar vocalizations in mammals // *Mammal Rev.* V. 32. № 4. P. 245-271.
- Peters G., Owen M., Rogers L.*, 2007. Humming in bears: a peculiar sustained mammalian vocalization // *Acta Theriol.* V. 52. № 4. P. 379-389.
- Ploog D.*, 1988. Neurobiology and pathology of subhuman vocal communication and human speech / Eds Todt D., Goedeking P., Symmens D. Primate vocal communication. B.: Springer Verlag. P. 195-212.
- Ploog D.*, 1992. The evolution of vocal communication / Eds Papousek H., Jurgens U., Papousek M. Nonverbal vocal communication. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 6-30.
- Pongracz P., Molnar C., Miklosi A.*, 2006. Acoustic parameters of dog barks carry emotional information for humans // *Appl. Anim. Behav. Science.* V. 100. № 3-4. P. 228-240.
- Pongracz P., Miklosi A., Molnar C., Csanyi V.*, 2005. Human listeners are able to classify dog (*Canis familiaris*) barks recorded in different situations // *J. Comp. Psychol.* V. 119. P. 136-144.
- Porter F.L., Miller R.H., Marshall R.E.*, 1986. Neonatal pain cries: effect of circumcision on acoustic features and perceived urgency // *Child Develop.* V. 57. P. 790-802.
- Protopapas A., Lieberman P.*, 1995. Effects of vocal F0 manipulations on perceived emotional stress / Proceedings of the ESCA / NATO tutorial and research workshop on speech under stress. V. 14. P. 1-4.
- Protopapas A., Lieberman P.*, 1997. Fundamental frequency of phonation and perceived emotional stress // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 101. № 4. P. 2267-2277.
- Rendall D.*, 2003. Acoustic correlates of caller identity and affect intensity in the vowel-like grunt vocalizations of baboons // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 113. № 6. P. 3390-3402.
- Ruiz R., Absil E., Harmegnies B., Legros C., Poch D.*, 1996. Time- and spectrum-related variabilities in stressed speech under laboratory and real conditions // *Speech Commun.* V. 20. P. 111-130.
- Schekha S., Esser K.-H., Zimmermann E.*, 2007. Acoustical expression of arousal in conflict situations in tree shrews (*Tupaia belangeri*) // *J. Comp. Physiol. A.* V. 193. P. 845-852.
- Scheiner E., Hammerschmidt K., Jurgens U., Zwirner P.*, 2002. Acoustic analyses of developmental changes and emotional expression in the preverbal vocalizations of infants // *J. Voice.* V. 16. № 4. P. 509-529.
- Scherer K.R.*, 2003. Vocal communication of emotion: A review of research paradigms // *Speech Commun.* V. 40. P. 227-256.
- Scheumann M., Zimmermann E., Deichsel G.*, 2007. Context-specific calls signal infants' needs in a strepsirrhine primate, the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) // *Develop. Psychobiol.* V. 49, № 7. P. 708-718.
- Schrader L., Todt D.*, 1993. Contact call parameters covary with social context in common marmosets, *Callithrix j. jacchus* // *Anim. Behav.* V. 46. P. 1026-1028.
- Schrader L., Todt D.*, 1998. Vocal quality is correlated with levels of stress hormones in domestic pigs // *Ethology.* V. 104. P. 859-876.
- Taylor A.A., Weary D.M.*, 2000. Vocal responses of piglets to castration: identifying procedural sources of pain // *Appl. Anim. Behav. Science.* V. 70. № 1. P. 17-26.
- Taylor A.A., Weary D.M., Lessard M., Braithwaite L.*, 2001. Behavioural responses of piglets to castration: the effect of piglet age // *Appl. Anim. Behav. Science.* V. 73. № 1. P. 35-43.
- Warkentin K.J., Keeley A.T.H., Hare J.F.*, 2001. Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency // *Can. J Zool.* V. 79. P. 569-573.
- Watts J.M., Stookey J.M.*, 1999. Effects of restraint and branding on rates and acoustic parameters of vocalization in beef cattle // *Appl. Anim. Behav. Science.* V. 62. № 2-3. P. 125-135.
- Weary D.M., Frazer D.*, 1995a. Signaling need: costly signals and animal welfare assessment // *Appl. Anim. Behav. Science.* V. 44. № 2-4. P. 159-169.

- Weary D.M., Frazer D.*, 19956. Calling by domestic piglets: reliable signals of need? // *Anim. Behav.* V. 50. P. 1047-1055.
- Weary D.M., Lawson G.L., Thompson B.K.*, 1996. Sows show stronger responses to isolation calls of piglets associated with greater levels of piglet need // *Anim. Behav.* V. 52. P. 1247-1253.
- Weary D.M., Braithwaite L.A., Fraser D.*, 1998. Vocal response to pain in piglets // *Appl. Anim. Behav. Science.* V. 56. № 2-4. P. 161-172.
- Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G.*, 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // *Bioacoustics.* V. 9. P. 171-196.
- Zahavi A.*, 1977. Reliability in communication systems and the evolution of altruism / Eds Stonehouse B., Perrins C. *Evolutionary ecology.* L.: MacMillan Press. P. 253-260.
- Zahavi A.*, 1982. The pattern of vocal signals and the information they convey // *Behaviour.* V. 80. № 1-2. P. 1-8.

Indicators of emotional arousal in vocal emissions of the humans and nonhuman mammals

I. A. Volodin^{1,2}, E. V. Volodina², S. S. Gogoleva¹, L. O. Doronina¹

¹ *Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology
Moscow Lomonosov State University
119991 Moscow, Leninskie Gory*

² *Scientific Research Department, Moscow Zoo
123242 Moscow, Bolshaya Gruzinskaya, 1
e-mail: volodinsvoc@mail.ru*

Human speech is not homologous to animal vocalizations, but these two different communication systems overlap in the area of expression of emotional arousal. The latter can be revealed in any mammalian vocal emissions: in human speech, in infant crying, and in calls of animals. Animals are able to perceive information about emotional arousal from human speech emissions and, in their turn, the humans are able to estimate emotional arousal from vocalizations of animals. Numerous studies conducted with many mammal species suggest the presence of vocal indicators of emotional arousal shared by the humans and nonhuman mammals. Here we appraise parameters used for description of call structures, overview fundamental studies constituting a framework for understanding the relationships between call structures and degrees of emotional arousal in mammals, and provide a synthesis of the available data allowing to establish the most universal vocal indicators of emotional arousal in the humans and nonhuman mammals.