

ГОЛОСОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ У НИЗШИХ И ВЫСШИХ ОБЕЗЬЯН

Л. А. ФИРСОВ

(Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград)

Среди разнообразных форм коммуникаций, выработанных в животном мире, голосовые реакции привлекали, пожалуй, наиболее пристальное внимание исследователей. Первые попытки изучения голосовых проявлений у обезьян были недвусмысленно антропоморфичными, так как система голосовых реакций рассматривалась в аспекте «языка», принципиально не отличающегося от человеческого (Гарнер, 1900; Грабовский, 1905 и др.). Насколько эти заблуждения еще сильны и в настоящее время достаточно ясно из монографии Дж. Лилли, вышедшей в русском переводе в 1965 г.

Оживление исследовательской работы в этом направлении связано с описанием у обезьян различных форм стадной жизни. Результаты этих первых работ были получены при наблюдении за общим поведением обезьян в условиях клеточного содержания в зоопарках, лабораториях и питомниках (Цукерман, 1932; Войтонис, 1949; Тих, 1950; Чейнс, 1956; Болвиг, 1957 и др.). Интересные наблюдения проведены в природных условиях Африки и Индокитайского полуострова (Ниссен, 1931; Карпенер, 1940; Вагнер, 1956; Нольте, 1955).

К сожалению, наши знания относительно голосовой сигнализации у приматов и в настоящее время весьма неполны и противоречивы (Темброк, 1963). Мы все еще, как и многие годы тому назад, находимся в периоде собирания сведений о числе, сигнальном значении и механизмах возникновения голосовых реакций. Вместе с тем, нет нужды говорить о важности исследования животных форм сигнализации, проливающих свет на одну из сложнейших проблем антропогенеза — происхождение языка. Можно только согласиться с мнением антрополога В. В. Бунака (1951), что ближайший предок человека должен был обладать исключительными способностями к издаванию звуков. Отвлекаясь от смыслового значения речи перволудей, нетрудно представить, какую исключительную роль мог играть голосовой компонент ее как средство связи особей в различных условиях, исключающих видимость. Это свойство речи как древнего, так и современного человека сходно с тем, что имеется в голосовом проявлении обезьян и любого другого животного.

Мы далеки от мысли проводить параллель между степенью эволюционного совершенства и мерой развития средств сигнализации у животных. Для этого еще нет достаточно надежных критериев. Можно только предполагать, что ортодоксальной прямолинейности, очевидно, нет. Достаточно сослаться на обширную работу, изданную под редакцией

Буснеля (1963), чтобы убедиться в исключительном развитии голосовых реакций у различных животных от насекомых до млекопитающих. Здесь же будет уместно отметить, что известные голосовые компоненты являются надежными критериями в современной таксономической практике. По-видимому, в истории развития вида животного, голосовой механизм поведения по сравнению с другими, оказался более консервативным. В последнее время высказывается мнение, что единые закономерности имеются в голосовой сигнализации таких отдаленных представителей, как насекомые и приматы (Гершуни, 1964).

Переходя к конкретным вопросам разбираемой проблемы, необходимо отметить крайне незначительную разработанность ее относительно деятельности «голосового механизма»: побудительных причин его включения и блокирования, а также о воздействии его на другие функциональные системы. В сущности, все это должно составлять предмет физиологического исследования голосовых реакций обезьян как средства адаптации.

К исследованию в этом направлении мы приступили в связи с изучением некоторых вопросов экспериментального поведения низших и высших обезьян. Уже с первых шагов мы убедились в сложности взаимоотношений голосовой реакции с другими компонентами общего или экспериментально организованного поведения. В самом деле, хорошо известно, что голосовой «аккомпанемент» не всегда сопровождает ту или иную активность обезьян; голосовые рефлексы могут возникать одновременно с определенными локомоторными актами, но не менее часто они предваряют их или проявляются только в изолированном виде.

Наша работа осложнялась также тем обстоятельством, что в известной нам литературе не было надежных отправных точек для классификации голосовых проявлений обезьян. Излишне также останавливаться на дефектах буквенного и нотного изображения голосовых реакций этих животных (Йеркс, 1945; Йеркс и Лернд, 1925; Войтонис, 1949; Тих, 1950).

Голосовые реакции обезьян мы регистрировали на комплексе магнитофон-осциллограф. Полученные записи позволили нам сделать необходимые сопоставления даже без тонкого анализа амплитудной и частотной характеристик. В такого рода регистрации имеется некоторое преимущество перед методиками, дающими непосредственную чернильную запись, так как магнитограмма является своеобразным «фондом», позволяющим многократное его использование. Указанным способом были получены записи на капуцинах (цепкохвостые, Южная Америка) и шимпанзе (африканские антропиды).

Сопоставление характера раздражения, т. е. известной ситуации, с тем голосовым проявлением, которое являлось результатом этого раздражения, выявило две особенности голосового поведения. Во-первых, характер голосовой реакции стереотипен при повторных раздражениях в одной и той же ситуации. Во-вторых, все известные нам голосовые проявления обезьян можно было разбить на несколько групп.

Исходным основанием для такого деления можно считать врожденность голосовых реакций, т. е. возможность проявления их у особи, выросшей в изоляции от себе подобных (Тих, 1950; Воронин, 1957). Это позволяет рассматривать сам голосовой рефлекс как компонент безусловной рефлекторной системы, что согласуется с известными положениями павловской нейрофизиологии, получившими экспериментальное подтверждение в работах Н. А. Рожанского (1957) и его сотрудников.

Исходя из указанных принципов, мы разделили голосовые проявления на пищевые, ориентировочные, защитные, агрессивные, контакт-

ные, половые, детские и др. (Фирсов, 1954, 1960, 1964). Разумеется, не все голосовые рефлексы, обнаруженные нами у шимпанзе, имелись у капуцинов и наоборот. Так, мы не смогли найти каких-либо особых звуков, которые предваряли бы контакт у капуцинов или проявлялись во время самого контакта. Наоборот, у шимпанзе они достигали исключительного развития. С другой стороны, у шимпанзе, по всей видимости, нет половых голосовых реакций. Во всяком случае, они не проявлялись у шимпанзе в лабораторных условиях. Ничего о них не сообщают также Ниссен (1931) и Йеркс (1945). У капуцинов же эти голосовые реакции проявляются очень ярко во время брачного периода дважды в год. Приятное тихое «щебетание», принимавшееся многими авторами за особый прием для привлечения птиц, есть ничто иное, как половые голосовые реакции. Что они являются действительно половыми, а не контактными, говорит то обстоятельство, что они отсутствуют у детенышей и подростков.

Не может вызвать особого удивления факт некоторого расхождения в формах вокализации у шимпанзе и капуцинов. Последние относятся к широконосным обезьянам и являются типичными представителями древесных приматов Нового Света, тогда как представитель крупных антропоморфных обезьян африканского материка — шимпанзе — имеет в своем поведении черты как древесных, так и наземных обезьян. Кроме этого последние живут целыми «семьями», тогда как капуцины менее связаны друг с другом. В связи с этим можно полагать, что характер «голосового диапазона» обезьян в значительной степени определяется экологическими особенностями этих животных.

Касаясь общих вопросов дискуссии о голосовых средствах общения у приматов, нельзя не упомянуть о многочисленных попытках исследователей подсчитать общее количество голосовых рефлексов для каждого вида. Такие попытки можно встретить в работах Йеркса (1945), Тих (1950) и др. В них улавливается идея сопоставления уровня развития вокализации от степени эволюционного развития вида. Однако можно только сожалеть, что при этом не учитывались ни высота организации нервной системы обезьян, ни экологические особенности их поведения, не говоря уже о недостатках методов регистрации голосовых реакций, которыми пользовались авторы.

Несостоятельность подобного «статистического» подхода к оценке голосовых реакций обезьян может быть показана на следующем примере. Как известно, у шимпанзе, имеющего достаточно высокий аппетит, показ и поедание пищи вызывает пищевой голосовой рефлекс. Основной элемент этой реакции («АХ») может быть повторен несколько раз. При несколько редуцированном аппетите звук «АХ» сокращается до «А». Наоборот, после значительной голодовки «АХ» произносится с экспрессией с визгом и напоминает скорее «ЯГ». Далее, основной компонент («АХ») может произноситься при закрытом или наполненном рте, что трансформирует это звучание в «ЫГМ», «УГМ», «ГГМ» и т. д. Мною не указаны все варианты основного компонента, но и без того отчетливо видно, насколько число звуковых реакций увеличилось. По-нятно, что подобный метод определения диапазона голосовой сигнализации дает возможности для самых широких спекуляций.

В настоящей статье в целях упрощения задачи, излагается только одна сторона обширной коммуникативной системы обезьян, в которую входят еще мимические и жестикуляторные реакции. Они могут проявляться как отдельно, так и комплексно, потенцируя свое воздействие в последнем случае. Если обезьян раздражать их же голосовыми реакциями, записанными на магнитную ленту, то всегда наблюдается соответствующая голосовая деятельность, хотя и несколько ослабленная по

сравнению с «натуральным» раздражением. То же получается, если такое раздражение делается человеком, хорошо имитирующим обезьяньи звуки и скрытым за непрозрачным экраном. Достаточно, однако, ему появиться из-за экрана и произнести такое же раздражение, как ответная реакция резко возрастает. Многочисленные пробы в этом плане были произведены на самке шимпанзе Рица, которая каждый раз впадала в «истерику», как только слышала угрожающий звук «у». Положение губ при произнесении этого звука совершенно одинаково как у человека, так и у обезьяны: они резко выпячиваются в виде хоботка. Любопытно, что если такой «хоботок» показать Рице, не произнося звука, то обезьяна все равно впадает в «истерику» (кричит истошным голосом, бьет себя по голове руками, катается по полу и т. д.). Следовательно, не только сам звук «у», но и его мимическое оформление являются носителями стимуляции для шимпанзе.

Голосовые реакции обезьян приведены в табл. 1 (стр. 118) в буквенном выражении. Сделано это традиции ради для показа приблизительного их звучания. Надо думать, что, изображая их таким образом, мы не избежали ошибок чисто субъективного характера, как и другие авторы, применившие этот метод как основной. Необходимо сказать, что у обоих видов обезьян некоторые голосовые реакции могут быть довольно точно обозначены буквами русского алфавита. Другие же представлены очень сложными звучаниями с горловым или носовым оттенками. На рис. 1 и 2 представлены некоторые звуковые реакции капуцинов и шимпанзе в виде осциллограмм. (стр. 117).

В табл. 1 указаны только элементы голосовых реакций. В действительности же голосовая реакция может состоять из цепи элементов, хотя это вовсе не обязательно.

Некоторые из приведенных нами голосовых реакций проверены экспериментальным путем. Так, во время условного пищевого раздражения, кроме двигательного условного рефлекса, капуцины зачастую издавали пищевую голосовую реакцию (Ю-Ю-Ю), а шимпанзе — звук «АХ-АХ». Напротив, при действии дифференцировочного сигнала возникали негативные голосовые реакции (у капуцинов — агрессивные и защитные, у шимпанзе — защитные или «истерика»). В случае подкрепления ориентировочного двигательного рефлекса какой-нибудь занятой «игрушкой» шимпанзе, прежде чем начать ее обследование, зачастую издавали ориентировочную голосовую реакцию.

Как показано в работе Праздниковой и Фирсова (1953), переделка сигнального значения одного из компонентов цепного пищевого раздражителя приводила к диссоциации его от общей и локальной двигательных реакций. Получалось своеобразное «отставание» голосовой реакции от локомоторной. Консервативность голосовой реакции, о которой упоминалось выше в общебиологическом плане, находит, таким образом, свое некоторое подтверждение в физиологическом эксперименте.

Разбирая вопросы классификации голосовых рефлексов, необходимо также сказать о своеобразной «полисемантической» некоторых голосовых рефлексов обезьян. Так, капуцины издают звук «ИКРР» как во время ориентировочной реакции, так и в ситуациях, имеющих явно отрицательное значение. Правда, в первом случае этот звук мягкий, спокойный, а во втором громкий и напряженный. Еще более генерализованным оказался пищевой звук у шимпанзе («АХ»). По нашим записям он вызывался иногда видом «игрушки», т. е. предмета, с которым обезьяна длительно манипулировала. Часто такая же реакция реализовалась во время контакта с человеком. Как понимать этот «полисемантизм»? Есть ли он закономерное явление в деятельности механизмов сигнальной вокализации обезьян или это своего рода артефакт?

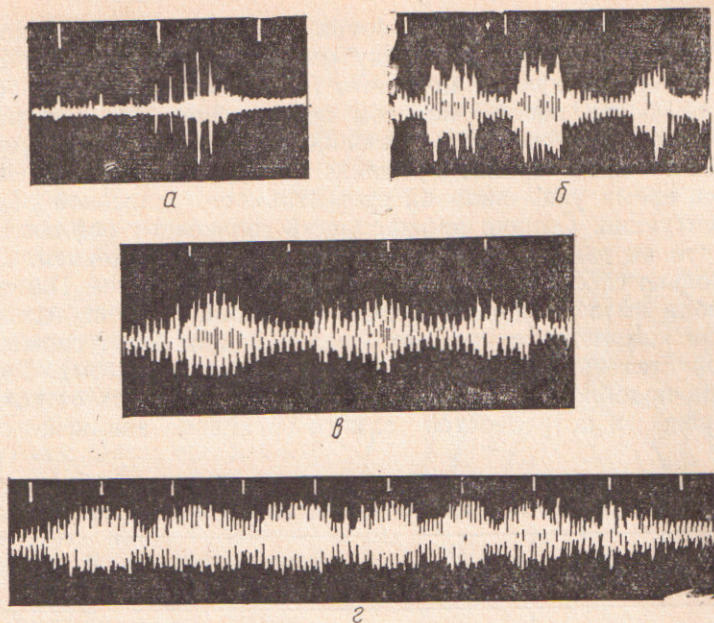


Рис. 1. Осциллограммы голосовых реакций у капуцинов.
а — защитный звук; б — агрессивный; в — пищевой; г — позывной.

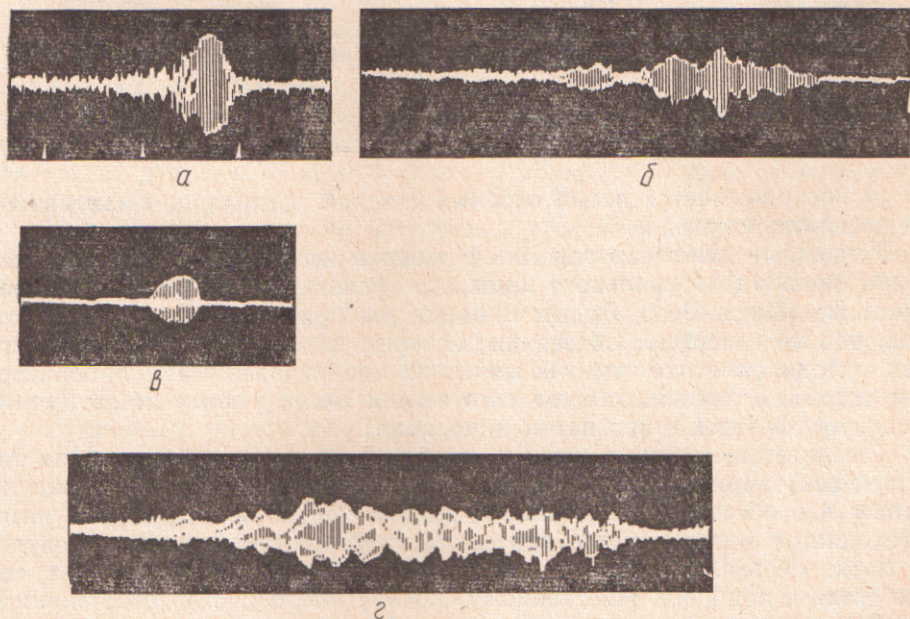


Рис. 2. Осциллограммы голосовых реакций у шимпанзе.
а — пищевой звук; б — ориентировочный; в — защитный; г — позывной;

Нам представляется, что более реально первое предположение, хотя экспериментальными данными для доказательства этого предположения мы не располагаем. В самом деле, в каждой ситуации, вызывающей ориентировочную реакцию, могут возбуждаться также механизмы безусловного оборонительного рефлекса, и это тем более вероятно, чем животное менее одомашнено. Актуализация одинакового голосового

рефлекса у шимпанзе в пищевой, ориентировочной и контактной ситуациях могла иметь место по признаку «положительности» всех трех сигналов. Возможно, механизм пищевого голосового рефлекса обладает относительно более низким порогом возбуждения. Можно также полагать, что «положительность» указанных ситуаций реализует одинаковый, т. е. пищевой звуковой рефлекс по механизму облегчения.

Мы все время указывали на стереотипность голосовой реакции от условной ситуации. Однако врожденность голосового рефлекса еще не означает, что он может быть вызван любым раздражением. Дело обстоит несколько сложнее и, по-видимому, целесообразнее. Пища, например, способна вызвать специфический голосовой рефлекс только в том случае, если комплекс натурального раздражения будет гармонизировать с известной степенью пищевой возбудимости (аппетитом). Биологическая выгода подобной зависимости голосового рефлекса от воздействия внешней среды и потребностей самого организма заключается в том,

Таблица 1
КЛАССИФИКАЦИЯ ГОЛОСОВЫХ РЕАКЦИЙ ОБЕЗЬЯН

Голосовой рефлекс	Капуцины	Шимпанзе
Пищевой Игровой Ориентировочный Позывной Контактный Защитный Агрессивный Половой «Детские»	Ю (скорее немецк. И) Тихое ИКРР ИУ Громкое ИКРР, ГРР Э «Щебетание» УЮ (наблюд. 1-го дня)	АХ, А, УГМ, ЫГМ ГЫ, ГРР, АХ ХМ, ХЫ, Э ХОУ Х, МЦА, И, О У, ХЕ, ГИИ АГ (резко)

что он воспринимается всеми особями стадной организации как наиболее адекватный сигнал.

Указанный динамизм голосовой реакции исследован нами на модели образования натурального пищевого условного рефлекса у трех шимпанзе (Нева, Роза, Бодо). В опыте мы применяли виды пищи, совершенно не известные обезьянам, которые их поэтому вначале отвергали. (Надо заметить, что обезьяны, не адаптированные к лабораторным условиям питания, имеют тяготение к очень узкому ассортименту продуктов: фрукты, трава, ветки, яйцо, вода).

Ежедневные опыты с такими «отвергаемыми» продуктами, как томат, вафли, молоко, зефир, огурец, зеленый лук и пр. обычно приводили к тому, что обезьяны после длительного обследования и игры с ними переходили к пробам пищи, наконец активно ее съедали. В тех случаях, когда обезьяна упорно отказывалась от какого-либо продукта, мы прибегали к наиболее действенному способу: научению по подражанию.

Вид и поедание нового продукта обычно не вызывали у обезьян голосовых реакций. Лишь по мере того, как интенсивность поедания нового продукта увеличивалась, начинали проявляться очень тихие голосовые реакции пищевого характера. Наконец, наступал такой момент, когда отчетливые пищевые голосовые реакции проявлялись у обезьян не только во время еды, но и на натуральное пищевое раздражение. Мы смогли, таким образом, убедиться, что возникновение голосовой пищевой реакции значительно отставало от самого акта еды. В дальнейшем, при регулярном назначении такого продукта в рацион обезьяны, наступало отчетливое угасание голосового рефлекса: сначала на натуральное

пищевое раздражение, а затем и на безусловное. Динамика проявления пищевого голосового рефлекса в зависимости от уровня возбуждения в пищевой системе показана на рис. 3.

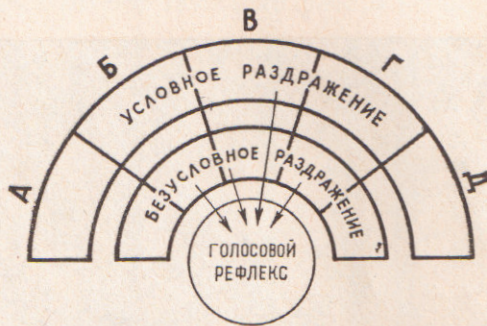
На приведенной схеме видно, что реализация голосового рефлекса строго зависит от состояния «аппетита» животного. Поэтому условный голосовой рефлекс проявляется только в фазе В, тогда как безусловный — в фазах Б, В, Г. Подобная относительность порога голосовой реакции обезьян является в высшей степени целесообразной, так как она будет ставить реагирование каждой особи в полное соответствие от потребностей всего стада. Здесь отсутствует та автоматичность, о которой можно было бы думать. Обезьяна, в одном случае, может видеть пищу и даже ее поедать, не издавая при этом никаких голосовых реакций. В другом — при должном уровне пищевой возбужденности, — звуковая сигнализация реализуется уже только видом пищевого продукта.

Отвлекаясь от модуляционной характеристики отдельных голосовых реакций, необходимо сказать, что каждая из них в зависимости от вида раздражения может издаваться обезьяной то с большей, то с меньшей силой. Суть этих различий еще неясна; не исключено, что сила звуковой реакции обладает особой биологической значимостью.

В процессе выполнения настоящего исследования нас интересовали вопросы функциональной адресованности натурального голосового раздражения. Мы исходили из многолетней практики собственных наблюдений, что голосовая реакция, подобно материальному рычагу, может управлять (активизировать или тормозить) индивидуальным поведением особи, являясь для нее, очевидно, носителем специальной информации. При этом поражает исключительная подвижность в переключении обезьяны с одного вида поведения на другой в зависимости от подаваемого голосового сигнала. Один из таких опытов был проведен нами в присутствии московского антрополога В. В. Бунака. Рича, половозрелая самка шимпанзе, услышав угрожающий звук «у», адресованный к ней, впадала в тяжелую «истеричку». Еще до того, как «истерика» заканчивалась, подавался тихий контактный звук («Х-Х»), который моментально перестраивал поведение обезьяны: оборвав «истеричку», обезьяна быстро подходила к решетке клетки и тесно прижималась головой или боком к протянутой руке человека. Эти пробы с небольшими интервалами можно было повторять по нескольку раз без каких-либо вредных последствий для животного.

Указанные наблюдения и эксперименты говорили, как нам представляется, о различных точках функционального приложения самого голосового сигнала, а также о сложных функциональных отношениях между механизмами разнородных голосовых реакций.

Для начала исследования в этом аспекте были проведены следующие опыты. На четырех шимпанзе (Лада, Нева, Роза и Бодо) мы оп-



К МЕХАНИЗМУ ГОЛОСОВОГО РЕФЛЕКСА
/ СХЕМА /

Рис. 3. Динамика пищевой голосовой реакции у шимпанзе.

А — ориентировочно-пищевая фаза; Б — фаза адаптации к новому сорту пищи; В — фаза максимального аппетита; Г — фаза угасания аппетита; Д — торможение аппетита.

ределяли функциональный сдвиг содержания количества лейкоцитов и сахара в крови после голосового раздражения с помощью магнитофона. В различных опытах для такого раздражения применялись пищевые, агрессивные или ориентировочные голосовые реакции. Методически опыт проводился следующим образом: у обезьян бралась кровь из мякоти пальца руки для определения концентрации сахара крови и количества лейкоцитов. Это первое определение, как и все последующие, делалось натощак. Ради выяснения роли самой процедуры исследова-



Рис. 4. Взятие крови для анализов у подростка шимпанзе Бодо.

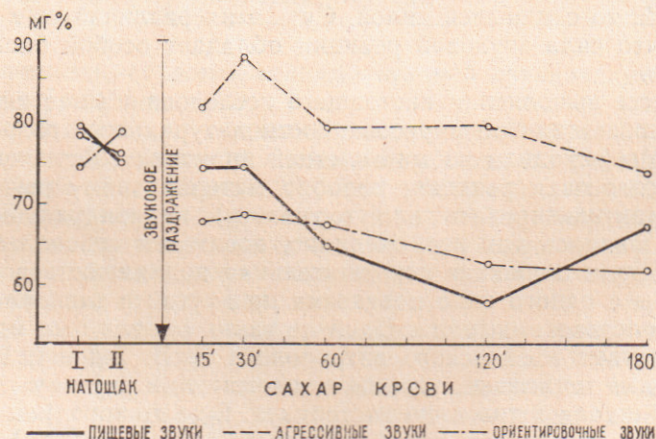


Рис. 5. Концентрация сахара крови у шимпанзе натощак и после голосового раздражения.

Условные обозначения: по оси ординат — концентрация сахара в мг%, по оси абсцисс — время в мин. Сплошная линия — раздражение пищевыми звуками, прерывистая линия — то же агрессивными звуками, штрих-пунктирная линия — то же ориентировочными звуками.

ния кровь в первой пробе бралась дважды с 15-минутным интервалом.

После 1-й пробы на фоне спокойного состояния обезьян включался магнитофон и обезьяны раздражались в течение 10 минут каким-нибудь голосовым сигналом (пищевым, ориентировочным или агрессивным). Голосовые сигналы с ленты магнитофона подавались прерывисто:

15-секундные раздражения чередовались 10-секундными паузами. Последующие пробы крови брались через 15, 30, 60, 120 и 180 мин. после раздражения. Сахар крови определялся по методике Хагедрон-Йенсена. Такого рода опыты ставились нами один раз в неделю с 8 часов утра. Для взятия крови обезьян усаживали за стол и они находились в непосредственной близости с экспериментатором (рис. 4). Укол в палец переносился обезьянами спокойно. Необходимо также отметить, что обезьяны были спокойны и во время самого звукового раздражения.

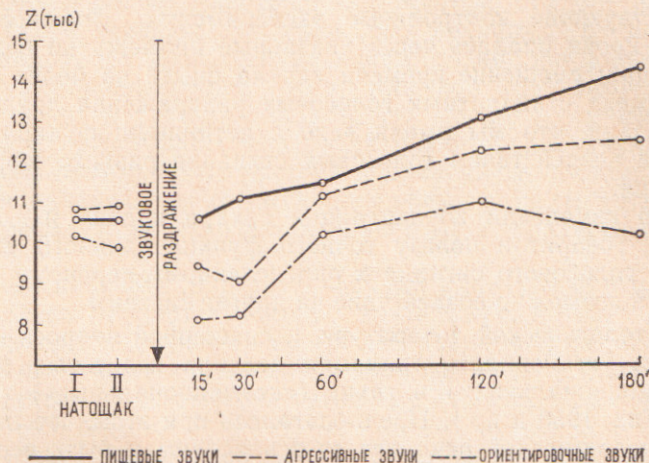


Рис. 6. Количество лейкоцитов в периферической крови у шимпанзе натошак и после голосового раздражения.

Условные обозначения: по оси ординат — количество лейкоцитов в тыс., по оси абсцисс — время в мин. Обозначения линий те же, что на рис. 5.

На кривых рис. 5 и 6 видно, что натошаковый уровень сахара крови и количества лейкоцитов в обеих пробах колебался в очень малой степени. Это должно говорить о том, что сама процедура взятия крови не оказывала существенного влияния на изучавшиеся функции. Основные результаты, полученные в этих экспериментах, можно сформулировать следующим образом:

Сахар крови

I. *Пищевые голосовые реакции.* В конце первого часа после голосового раздражения имелась отчетливая гипогликемия, которая углублялась на протяжении второго часа. Затем уровень сахара крови повышался и почти достигал натошакового.

II. *Агрессивные голосовые реакции.* Отчетливое увеличение концентрации сахара крови имелось уже в первой пробе, т. е. через 15 мин, максимум через полчаса. В последующих пробах уровень сахара крови нормализовался до исходных величин.

III. *Ориентировочные голосовые реакции.* С первой пробы до конца 3-го часа отмечалась стойкая гипогликемия. Разница в уровне концентрации сахара после голосового раздражения в сравнении с натошаковым составила 12,15 мг %.

Лейкоциты крови

I. *Пищевые голосовые реакции.* Через 30 мин после голосового раздражения проявлялись первые признаки медленно нарастающего

лейкоцитоза. К концу 3-го часа количество лейкоцитов увеличивалось в полтора раза.

II. *Агрессивные голосовые реакции.* Вызвали быстро наступающий лейкопенический эффект (15—30 мин) с последующим переходом в незначительный лейкоцитоз.

III. *Ориентировочные голосовые реакции.* Вызывали еще большую лейкопению, чем агрессивные звуки (15—30 мин). Нормализация до натошакового уровня — к концу первого часа.

Соответствующие контрольные эксперименты («фоновый опыт», когда проба крови бралась через указанные промежутки без голосового раздражения; смещение времени начала опыта на более ранние часы суток; замена стандартных голосовых раздражений другими звучаниями) показали, что мы имели дело с истинными функциональными сдвигами под воздействием голосовых сигналов разного информационного значения.

Характер изменений концентрации сахара крови и лейкоцитов, по-видимому, говорит в пользу точного функционального адресования врожденного голосового сигнала к определенному нервному механизму, через который возможно воздействие на другие системы.

В приматологической литературе, посвященной вопросам голосовой сигнализации, установилась традиция деления голосовых реакций на громкие («эмоциональные») и тихие («неэмоциональные») (Ладыгина-Котс, 1935; Тих, 1950 и др.). Предполагалось при этом, что на заре возникновения человеческой речи для ее основы могли быть использованы *только тихие*, неэмоциональные звуко-сигналы. (Тих, 1950). Нам представляется, что упомянутое деление голосовых реакций является в высшей степени умозрительным. Полагать, что более громкие голосовые реакции должны сопровождаться и более интенсивными функциональными сдвигами в системных регуляциях организма, нет никакого серьезного основания. Наши экспериментальные данные позволяют утверждать, что может быть совершенно обратное. Так, судя по показателям крови (сахар, лейкоциты), наиболее глубокие и устойчивые изменения, как видно из рис. 5 и 6, возникали вслед за раздражением ориентировочными голосовыми реакциями. Но они как раз и являются примером тихих звуковых проявлений. Следовательно, кроме физической характеристики, голосовой сигнал обезьяны несет специальную биологическую (точнее, экологическую) информацию. Здесь мы стоим на пороге, очевидно, очень интересных исследований.

Нам думается, что необходимо также уяснить, в какой степени так называемые «органические звуки» или «жизненные шумы» (Ладыгина-Котс, Тих) могут быть отнесены к голосовым рефлексам, врожденным по своей природе и в значительной степени стереотипным по механизму возникновения. Условная голосовая сигнализация, основанная только на жизненных шумах, является своеобразным лабораторным артефактом обезьян, так как они за эти звукопроизводства получают соответствующее подкрепление. Для других особей стада такие звуки, разумеется, не имеют никакой биологической ценности. Достаточно к этому добавить, что голосовой рефлекс как средство адаптации необходим не той обезьяне, у которой он возникает, а другой, которая его воспринимает в качестве сигнала.

Мы не можем также согласиться с мнением Тих (1950), что «эмоциональные звуки» настолько фиксированы, что они лишь с трудом отцепляются от врожденной основы в виде условнорефлекторного компонента. Наблюдения и эксперименты на павианах гамадрилах, капуцинах и шимпанзе, а также соответствующие работы, выполненные на со-

баках, заставляют утверждать обратное (Шустин, 1949; Праздникова и Фирсов, 1953; Фирсов, 1954; Воронин, 1957 и др.).

Переходя к вопросу образования условных голосовых рефлексов у обезьян, необходимо отметить как значительную его актуальность, так и трудности, связанные с его решением. Известно, что при исследовании двигательных условных рефлексов, с помощью традиционных методик (подход животного к месту подкрепления, определенное оперантное действие и пр.) условная реакция иногда проявляется даже в том случае, если подкрепление животным отвергается. Такого положения не может быть при исследовании голосовых реакций. Как мы указывали выше на примере пищевой сигнализации обезьян, она проявляется только при строго определенном уровне пищевой возбудимости. Сохранение этого уровня в течение опыта и, тем более, на протяжении всего исследования, представляется задачей значительной трудности. Необходимо также отметить, что частота проявлений голосовых реакций зависит от индивидуальных особенностей обезьян. Более устойчивыми голосовыми рефлексами отличались животные с уравновешенным поведением.

Условные пищевые голосовые реакции у шимпанзе в наших опытах вырабатывались на зрительные и зрительно-слуховые раздражения (цветные круги диаметром 15 см на нейтральном фоне; пульсирующий или постоянный свет в комплексе с тоном 600 гц и пр.). Время изолированного действия и совпадения сигнала с пищевым подкреплением составляло 10—15 сек.

В процессе исследования мы довольно часто сталкивались с отсутствием голосовых реакций обезьян при наличии достаточно выраженного аппетита, но мы никогда не наблюдали обратного. Вероятно, это и невозможно, коль скоро голосовой рефлекс, по-видимому, требует высокого возбуждения функциональной системы. Ниже приводятся основные результаты по исследованию условных голосовых реакций у человекообразных обезьян.

Таблица 2
УСЛОВНЫЕ ГОЛОСОВЫЕ РЕАКЦИИ У ШИМПАНЗЕ

Кличка обезьяны	Пол	Вид подкрепления	Скорость выработки (количество сочетаний)	
			условного рефлекса	дифференцировки
Лада	f	Пищевое	12/63 ¹	27/94
Бодо	m	То же	9/32	20/41
Нева	f	Игровое ²	5/77	18/53

Примечание: 1) В числителе показано начало, а в знаменателе — полное укрепление условного рефлекса. 2) Игровое подкрепление — длительное манипулирование с предметом

Полученные материалы показали, что, во-первых, скорость образования условных голосовых реакций у обезьян имеет незначительные индивидуальные колебания; во-вторых, характер подкрепления условных реакций существенным образом не отражался на скорости их образования.

Представленный материал (наблюдения и эксперимент), полученный на капуцинах и шимпанзе, позволяет решить лишь некоторые стороны обширной проблемы голосовой сигнализации у приматов: дифференцированность голосовых реакций по их сигнальному значению; динамичность условного голосового рефлекса на натуральное пищевое

раздражение; скорость образования условных голосовых рефлексов; изменения в некоторых вегетативных системах под воздействием голосового раздражения.

Остаются неясными вопросы тонкой дифференциации голосовых средств сигнализации у обезьян, а также диапазон их вокализации. До сих пор не выработана надежная основа для дешифровки сигнального значения голосовых проявлений, «эмоциональности» голосовых реакций и многое другое.

Таким образом, исследование физиологических параметров голосовых реакций обезьян неизбежно заставляет обратиться к проблемам общепсихологического и экологического характера. Без этого проникновения не могут быть правильно поняты физиологические закономерности механизмов голосового взаимодействия обезьян.

Голосовая реакция как средство сигнализации, является мощным фактором «биологического объединения» животных. Она императивна для каждой особи стада или семьи, так как адресуется к врожденным механизмам поведения. Вместе с тем она не является автоматической, ибо ее проявление диктуется не только условиями ситуации, но и потребностью самой обезьяны. В связи с этим все формы коммуникации и среди них голосовая (в широком смысле — звуковая) могут быть поняты как «органы» биологического объединения. Звуковой компонент поведения возник в истории развития вида, по-видимому, на какой-то фазе становления стадного образа жизни животных. Следовательно, голосовой рефлекс одного животного воспринимается другим как голосовой сигнал. В наличии тонко дифференцированной голосовой сигнализации у обезьян необходимо усматривать одну из форм группового адаптирования этих животных в окружающей среде через индивидуальное поведение каждой особи. Иначе говоря, в известных условиях ситуации обезьяна (особь) не может не реагировать голосовым сигналом. В этом, по-видимому, заключается основная биологическая ценность голосовой реакции, играющей существенную роль в сохранении вида.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бунак В. В. «Труды Института этнографии им. Н. Н. Миклухо-Маклая. Новая серия», т. 16, 1951.
2. Войтонис Н. Ю. Предыстория интеллекта. М.-Л., 1949.
3. Воронин Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. М., 1957.
4. Гершуни Г. В. Исследование нейрофизиологических механизмов процесса различения внешнего сигнала. М., 1964.
5. Грюнер М. и Козаровицкий Л. Б. «Материалы конференции по биологии и патологии обезьян». Сухуми, 1961.
6. Ладыгина-Котс Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека. М., 1935.
7. Лилли Дж. Человек и дельфин. М., «Мир», 1965.
8. Праздникова Н. В. и Фирсов Л. А. «Труды института физиологии им. И. П. Павлова», т. 11, 1953.
9. Рожанский Н. А. Очерки по физиологии нервной системы. М., 1957.
10. Тих Н. А. Стадная жизнь обезьян и средства их общения в свете проблемы антропогенеза. Автореф. докт. дисс., Л., 1950.
11. Фирсов Л. А. «Физиологический журнал СССР», т. 40, № 1, 1954.
12. Фирсов Л. А. «Советская антропология», вып. 2, 1960.
13. Фирсов Л. А. Физиологическое изучение голосовых реакций у высших и низших обезьян. Реферат доклада на VII Международном конгрессе антропологических и этнографических наук. М., 1964.
14. Шустин Н. А. «Труды физиологических лабораторий им. акад. И. М. Павлова», т. 16, 1949.
15. Bolwig N. "S. African J. Sci.", 53 (10), 255, 1957.
16. Carpenter C. R. "Comp. Psychol. Monogr.", 16, 1940.
17. Chance M. R. A. "Brit. J. Anim. behav.", 4, 1, 1956.
18. Garner K. L. Apes and monkeys: their life and language, Boston, 1900.
19. Grabowsky P. "Verhandl. Deutsch. Naturforsch. u. Arste", 255, 1905.

20. Nissen H. W. "Compar. psychol. Monogr.", v. 8, No. 1, 1, 1931.
21. Nolte A. "Zeitschr. f. Tierpsychol.", 12, 77, 1955.
22. Tembrock G. In: "Acoustic behavior of animals", ed. by R. G. Busnel. Chapth. 25, p. 751, Amsterdam-London-New York, 1963.
23. Wagner H. O. "Zeitschr. f. Tierpsychol.", 13, 302, 1956.
24. Yerkes R. M. Chimpanzees. A laboratory colony. New Haven, 1945.
25. Yerkes R. M. a. B. W. Learned. Chimpanzee intelligence and its vocal expressions. Baltimore, 1925.
26. Zuckerman S. The social life of monkeys and apes. London, 1932.

VOCAL BEHAVIOR IN LOWER AND HIGHER MONKEYS

L. A. FIRSOV

Summary

Vocal components of the communicative system of lower and higher monkeys were studied in conditions of unrestrained behavior as well as in experiments. Tape and oscillographic recordings were used for the identification of vocal reactions. The investigation showed that an attempt to consider vocal reactions as static phenomena may lead into errors and to unlogical constructions. These reactions are, in fact, very dynamic and, therefore, are of biological importance as a means of gregarious adaptation. In this aspect the term «vocal intercourse» must be considered as incorrect one, since there is no active transmission of information in monkeys (as in other animals). In vocal reactions of monkeys there manifest itself the unintentional vocal production of some individuals which serves as a system of signals for the others. The inclusion of the vocal component into this or that scheme of behavior is connected with the selective increase of excitation in a dominating conditioned — unconditioned system.

