ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2001, том 80, № 10, с. 1252-1267

УДК 591.582+599.74

ВОКАЛЬНЫЙ РЕПЕРТУАР КРАСНОГО ВОЛКА, *CUON ALPINUS* (CARNIVORA, CANIDAE), В НЕВОЛЕ

© 2001 г. И. А. Володин, Е. В. Володина, И. В. Исаева

Московский зоопарк, Москва 123242

Поступила в редакцию 26.06.2000 г.

В вокализациях красных волков были выявлены три независимо проявляющиеся структурные составляющие: низкочастотная тональная, высокочастотная тональная и ритмическая. На основании наличия или отсутствия этих составляющих звуки красных волков были разделены на три вокальных класса и 11 типов сигналов. Два типа широкополосных сигналов, состоящих из быстро следующих один за другим пульсов, были отнесены к классу сигналов с ритмической составляющей. Два типа сигналов, имеющих в частотном спектре высокочастотную составляющую в области 6-9 кГц, были отнесены к классу сигналов с высокочастотной составляющей. Остальные семь типов сигналов, имеющих хорошо выраженную низкочастотную гармоническую составляющую, были объединены в класс тональных сигналов. Вокальные составляющие различались по вкладу в структурную изменчивость репертуара в целом: изменчивость тональной низкочастотной составляющей была высокой и проявлялась в образовании нескольких типов сигналов, в то время как изменчивость высокочастотной и ритмической составляющих проявлялась по принципу "все или ничего", т.е. либо составляющая была, либо она отсутствовала. На основании того, что разные составляющие могут издаваться одновременно, было предположено, что их продукция осуществляется различными вокальными источниками. На основании структурного анализа и ситуативной приуроченности сигналов была построена общая схема структурных переходов между различными типами вокальных сигналов у красного волка.

Красный волк является одним из наиболее слабо изученных представителей семейства псовых (Canidae). Численность этого вида в природе неуклонно сокращается (Johnsingh, 1985), в России последние достоверные встречи красных волков приходятся на начало 70-х г. (Абрамов, Пикунов, 1976). За последние 30-40 лет вид исчез на больших участках своего прежнего ареала в Тибете (G.B. Schaller, личное сообщение), на Алтае и в Туве (А.Д. Поярков, личное сообщение). Поэтому получение любых сведений о биологии и поведении этого угрожаемого вида, в том числе и в неволе, представляется очень важным.

И в природе, и в неволе красные волки проявляют очень высокую акустическую активность (Sosnovskii, 1967; Davidar, 1973, 1975; Cohen, 1977, 1985; Johnsingh, 1982). Однако исследования вокального репертуара красных волков в природе до сих пор не проводились, имеются только звукоподражательные описания криков, не дающие представления об их структурных признаках. Спектрографический анализ был использован только при изучении индивидуальной изменчивости единственного типа звуков красных волков в неволе (Durbin, 1998).

Высокая акустическая активность красного волка в течение всего года значительно облегчает сбор материала и позволяет рассматривать этот вид как удобный объект для целого ряда биоакустических исследований. Первым этапом этих исследований и целью данной работы было описание акустического репертуара красного волка в неволе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран от 9 рожденных в неволе красных волков. Восемь животных были взрослыми (старше 1.5 лет) с различным опытом участия в размножении, девятый красный волк был 9-10 месячного возраста. Четверо взрослых животных (две гетеросексуальные пары) содержались на экспозиции Московского зоопарка, а пятеро других (гетеросексуальная пара и тройка) - в зоопитомнике Московского зоопарка (Волоколамский р-н Московской обл.). В зоопарке пары были сформированы несколько лет назад и каждая из них как минимум один раз уже приносила щенков. Пара зоопитомника была сформирована летом 1998 г. из животных полуторагодовалого возраста, не имевших опыта размножения. Тройка состояла из ранее размножавшихся взрослых самца и самки, объединенных в ноябре 1998 г., и неродственного им молодого самца, подсаженного к ним 30 декабря 1998 г., за день до начала сбора материала. И в зоопарке, и в зоопитомнике животных содержали в смежных, разделенных сеткой уличных вольерах площадью 20-30 м^2, так

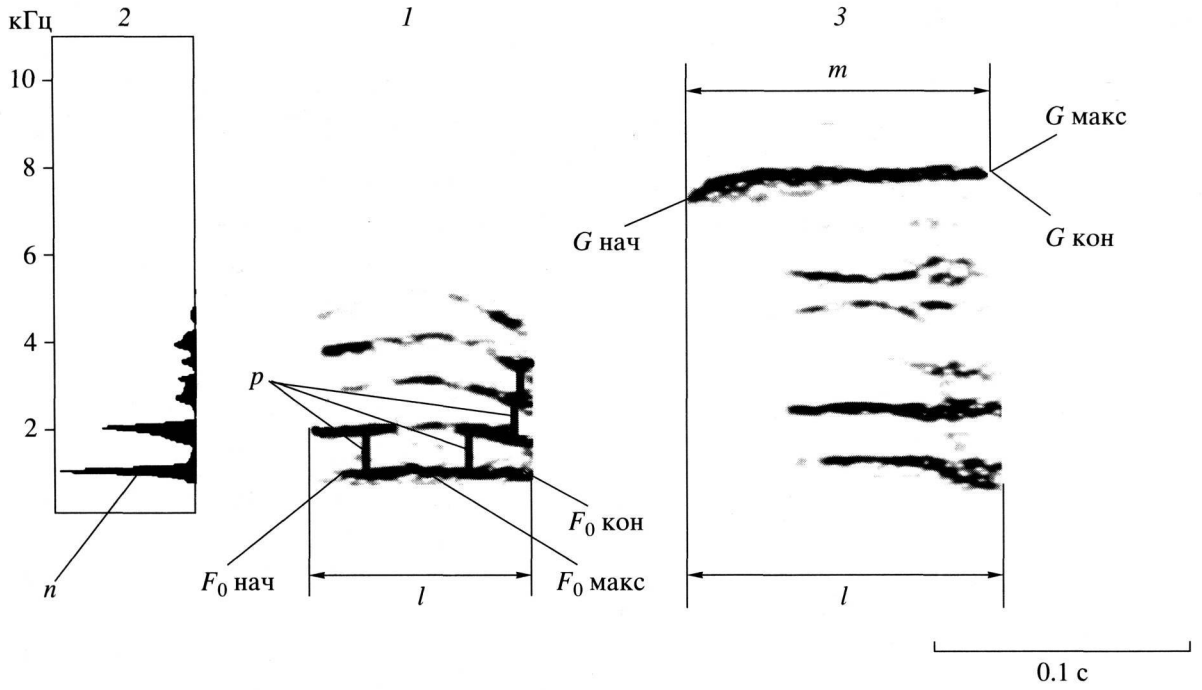

Рис. 1. Измеряемые параметры в тональных криках красного волка. Представлены сонограмма *(1)* и суммарный энергетический спектр (2) тонального звука, сонограмма *(3)* тонального звука с высокочастотной составляющей. Показаны точки измерений: F_0 нач, F_0 макс, F_0 кон - соответственно начального, максимального и конечного значений основной частоты; *G* нач, *G* макс, *G* кон - соответственно начального, максимального и конечного значений частоты высокочастотной составляющей. Буквами обозначены: *l* - общая длительность звука, *m* - длительность высокочастотной составляющей, *n* - гармоника доминантной интенсивности (здесь F_0), *p* - ход максимальной энергии на протяжении звука (здесь U-образной формы).

что партнеры соседних групп имели возможность контактировать друг с другом.

Сбор материала проводили в зоопарке с марта по декабрь 1998 г., не реже одного раза в две недели, и в зоопитомнике с 31 декабря 1998 г. по 8 января 1999 г. ежедневно в течение светлого времени суток в периоды активности животных. Параллельную запись двигательного и акустического поведения проводили на видеокамеру Panasonic-RX10 и ленточный магнитофон Репортер-5П с микрофоном МКЭ-100 (диапазон частот от 50 до 15000 Гц). Объем записей составил 15 ч для зоопарка и 8 ч для зоопитомника.

Для спектрографического анализа выбирали записи звуков высокого качества только известной принадлежности. Для анализа звуков использовали компьютерную программу Avisoft-SASLab Pro версия 3.4e (© R. Specht). Анализ звуков был проведен с частотой дискредитации 22 кГц, а для высокочастотных сигналов - также с частотой дискредитации 44 кГц. Для расчета спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга; длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрывание по частотной оси (frame) 50%; перекрывание по временной оси (overlap) 87.5%. Соответственно, ширина частотного фильтра составляла 111 Гц, временное разрешение 2.9 мс, частотное - 43 Гц. Всего было проанализировано 983 звука.

Для всех звуков измеряли длительность и отмечали наличие шумовой составляющей в спектре сигнала. Для тональных звуков также измеряли начальное, максимальное и конечное значения основной частоты (F_0), отмечали номер гармоники доминирующей интенсивности, наличие акустической энергии в области основной частоты и характер перераспределения энергии между гармониками (хода максимальной энергии на протяжении звука) (рис. 1). Если в спектре звука присутствовала высокочастотная составляющая (*G*), то дополнительно измеряли ее длительность, а также начальное, максимальное и конечное значения частоты. Для ритмически-импульсных звуков по пяти случайным образом выбранным периодам между пульсами рассчитывали среднее значение периода пульсации. Глубину частотной модуляции рассчитывали как разность между максимальным и минимальным значением основной частоты или высокочастотной составляющей.

По видеозаписи для кричащего животного описывали ситуацию во время вокализации, причисляя ее к одной из семи групп: спонтанная вокализация - во время повседневной активности, без видимых причин; при стереотипии - при стерео-

Таблица 1. Основные частотно-временные параметры сигналов разных типов красных волков

Тип сигнала	$\frac{N}{n}$	Параметры сигнала				
		F_0 нач, кГц	F_0 макс, кГц	F_0 кон, кГц	Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, мс
Вяканье	$\frac{9}{449}$	0.768	0.906	0.781	0.174	85
		0.139	0.156	0.152	0.100	38
Растянутое вяканье	$\frac{6}{58}$	0.813	0.994	0.841	0.216	181
		0.157	0.169	0.175	0.125	84
Лай	$\frac{7}{150}$	0.722	0.879	0.714	0.203	57
		0.204	0.252	0.197	0.139	15
Вой	$\frac{6}{33}$	0.718	0.801	0.670	0.162	804
		0.333	0.315	0.278	0.130	748
Вскрик	$\frac{3}{54}$	1.548	1.826	1.606	0.321	80
		0.291	0.270	0.307	0.217	46
Вопль	$\frac{2}{32}$	1.468	2.037	1.643	0.645	332
		0.313	0.384	0.374	0.336	181
Плач	$\frac{1}{32}$	1.314	1.408	1.171	0.247	493
		0.199	0.221	0.220	0.149	270
Писк-вяканье (низкочастотная составляющая)	$\frac{5}{44}$	0.965	1.010	0.712	0.300	61
		0.166	0.197	0.141	0.182	29

Примечания. Для каждого параметра приведены среднее значение (вверху) и стандартное отклонение (внизу). N- число особей, n - число измеренных сигналов, F_0 - основная частота.

типном перемещении по определенному маршруту; при контакте между парами - во время взаимодействия с партнерами соседней пары, контекст взаимодействия почти всегда агрессивный; при неагрессивном контакте внутри пары - при непосредственном тактильном контакте или при перекличке с партнером своей пары; при агрессивном контакте внутри пары, крик инициатора агрессии; при агрессивном контакте внутри пары, крик реципиента агрессии; при половых взаимодействиях внутри пары - подставлениях самки, попытках садок и копуляциях.

Статистическую обработку проводили с помощью непараметрических критериев Манн-Уитни для попарного сравнения генеральных совокупностей и Уайта для сравнения вероятностей из пакета статистических программ STATISTICA, версия 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание акустического репертуара красного волка

В вокализациях красных волков были выявлены три независимо проявляющиеся составляющие: низкочастотная тональная, высокочастотная тональная и ритмическая. На основании наличия или отсутствия этих структурных частей мы разделили акустический репертуар красных волков на три вокальных класса и 11 типов сигналов. Два типа широкополосных сигналов, которые имели хорошо выраженную ритмическую структуру и состояли из ряда быстро следующих один за другим пульсов, были отнесены к классу сигналов с ритмической составляющей. Два типа сигналов, имеющих в частотном спектре высокочастотную составляющую в области 6-9 кГц, были отнесены к классу сигналов с высокочастотной составляющей. Остальные семь типов сигналов, имеющих хорошо выраженную низкочастотную гармоническую составляющую, были объединены в класс тональных сигналов. Все типы сигналов красного волка получили звукоподражательные названия.

Класс тональных сигналов

В этот класс мы включили 7 типов сигналов, имеющих только хорошо выраженную низкочастотную гармоническую составляющую. Основная частота сигналов этого класса обычно хорошо заметна и лежит в диапазоне 0.6-2.0 кГц. Все типы тональных сигналов через промежуточные формы могут быть представлены в виде единого континуума. Частотно-временные параметры тональных типов сигналов приведены в табл. 1, 2, 3.

Таблица 2. Распределение гармоник доминантной интенсивности в сигналах разных типов красных волков

Тип сигнала	Гармоники доминантной интенсивности						Всего
	F_0	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5	
Вяканье	350	43	30	17	8	1	449
	78.0	9.6	6.7	3.8	1.8	0.2	100
Растянутое вяканье	53	3	2	0	0	0	58
	91.4	5.2	3.4				100
Лай	25	53	55	14	2	1	150
	16.7	35.3	36.7	9.3	1.3	0.7	100
Вой	21	7	4	1	0	0	33
	63.6	21.2	12.1	3.0			100
Вскрик	28	26	0	0	0	0	54
	51.9	48.1					100
Вопль	17	14	1	0	0	0	32
	53.1	43.8	3.1				100
Плач	7	24	1	0	0	0	32
	21.9	75.0	3.1				100
Писк-вяканье (низкочастотная составляющая)	37	3	1	0	0	0	41
	90.2	7.3	2.4				100
Бренчание	20	2	3	2	0	1	28
	71.4	7.1	10.7	7.1		3.6	100

Примечания. Для каждого параметра приведены абсолютное значение (вверху) и проценты (внизу). F_0 - основная частота, F_1, F_2 и т.д. - гармоники основной частоты.

Таблица 3. Перераспределение энергии между гармониками основной частоты на протяжении звука в сигналах тональных типов красных волков

Тип сигнала	Перераспределение энергии						Всего
	отсутствует	возрастание	убывание	П-образное	U-образное	более сложное	
Вяканье	171	33	40	102	22	81	449
	38.1	7.3	8.9	22.7	4.9	18.0	100
Растянутое	30	5	2	15	1	5	58
вяканье	51.7	8.6	3.4	25.9	1.7	8.6	100
Лай	45	14	17	25	12	37	150
	30.0	9.3	11.3	16.7	8.0	24.7	100
Вой	9	0	0	2	1	21	33
	27.3			6.1	3.0	63.6	100
Вскрик	17	9	5	6	8	9	54
	31.5	16.7	9.3	11.1	14.8	16.7	100
Вопль	3	5	2	4	0	18	32
	9.4	15.6	6.3	12.5		56.3	100
Плач	10	1	4	3	1	13	32
	31.3	3.1	12.5	9.4	3.1	40.6	100

Примечание. Для каждого параметра приведены абсолютное значение (вверху) и проценты (внизу).

Вяканье (рис. *2а*). Максимум основной частоты вяканья варьирует от 0.5 до 1.4 кГц, но обычно не превышает 1 кГц (табл. 1). Основная частота выражена в 98.2% измеренных сигналов. Основная частота обычно (в 78% случаев) является гармоникой, несущей максимальную энергию сигнала, значительно реже доминантными гармониками являются F_1 F_2 и F_3 (табл. 2). Характеристика частотной модуляции вяканья аркообразной формы, глубина частотной модуляции может дости-

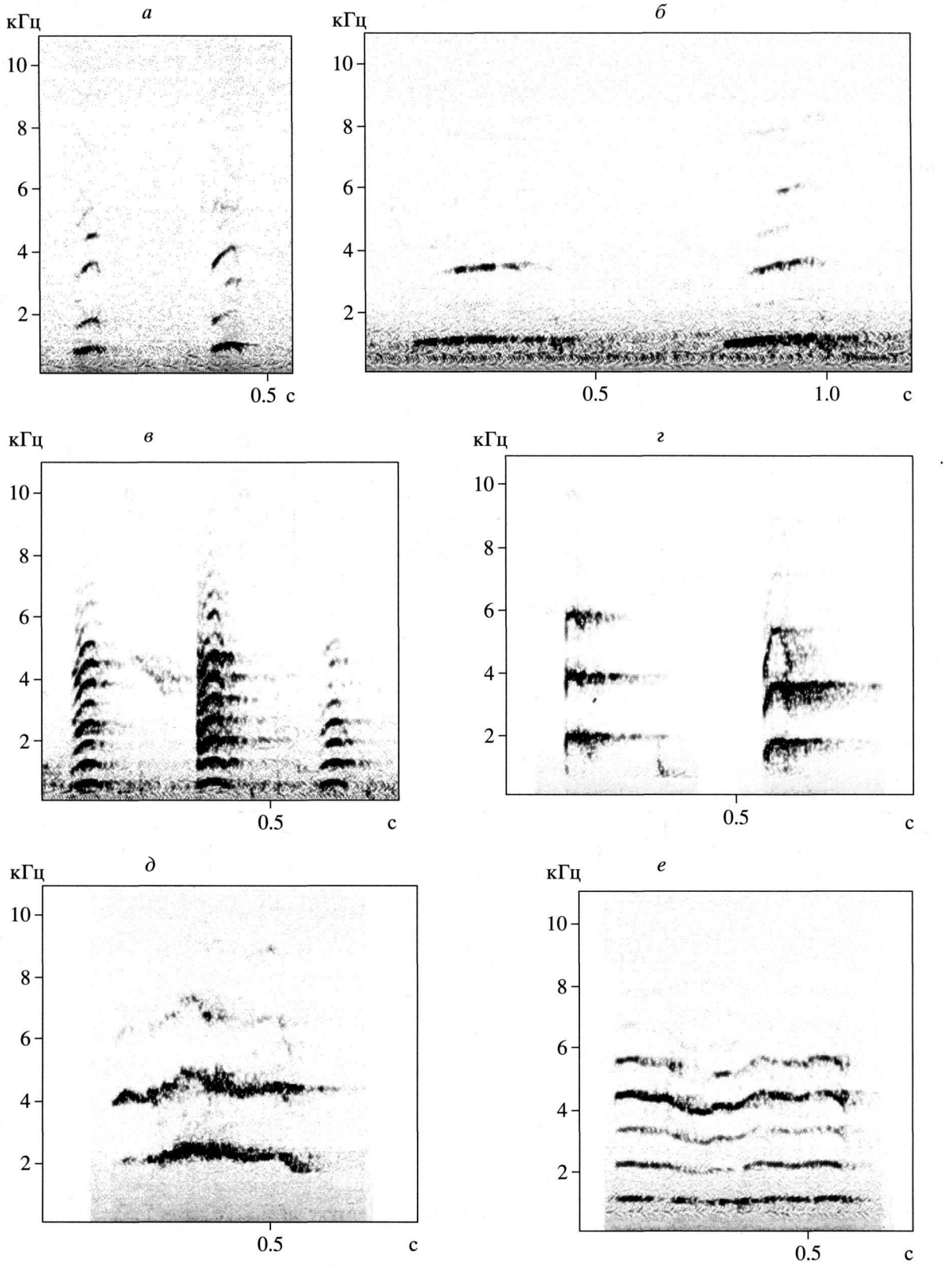

Рис. 2. Сонограммы тональных типов сигналов красного волка: *а* - вяканье, б- растянутое вяканье, *в* - лай, *г* - вскрик, *д* - вопль, *е* - плач.

гать 0.56 кГц, но обычно не превышает 0.2 кГц (табл. 1). Длительность варьирует от 23 до 540 мс. В подавляющем большинстве проанализированных вяканий (98.7%) шумовая составляющая отсутствует. В более чем 60% вяканий наблюдалось перераспределение максимальной энергии между гармониками на протяжении звука (табл. 3).

Растянутое вяканье (рис. *2б)* по общему рисунку частотного спектра напоминает вяканье, но отличается рядом структурных особенностей. Максимум основной частоты и глубина частотной модуляции растянутых вяканий несколько больше, чем у вяканий, а длительность первых более чем в два раза превышает таковую у вторых и составляет в среднем 180 мс (максимально до 650 мс) (табл. 1). Основная частота выражена в 96.5% растянутых вяканий. Отличительной особенностью этого типа является энергетическое акцентирование основной частоты (в более чем 90% случаев), что наряду с большей длительностью придает сигналу специфическое звучание (табл. 2). Шумовой составляющей в растянутом вяканье не наблюдали ни разу. Перераспределение энергии между гармониками встречается реже, чем в других типах тональных сигналов (менее в чем 50% случаев), но обычно имеет довольно сложную форму (табл. 3).

Лай (рис. 2в). Самый короткий из всех типов тональных сигналов красных волков; длительность не превышает 100 мс (табл. 1). Максимум основной частоты варьирует от 0.4 до 1.5 кГц (табл. 1). Основная частота выражена в 96% измеренных звуков. В отличие от вяканья и растянутого вяканья, максимум энергии в лаях обычно несет первая или вторая гармоники, а не основная частота (табл. 2). Характеристика частотной модуляции сигналов этого типа имеет хорошо выраженную Л-образную форму. Средняя глубина частотной модуляции 0.2 кГц, но может достигать 0.67 кГц (табл. 1). Лай обычно издается с очень высокой интенсивностью, что возможно обусловливает появление в спектре сигналов этого типа шумовых составляющих (у 10% проанализированных лаев). Только в 30% лаев не наблюдалось перераспределения энергии между гармониками (табл. 3). Несмотря на небольшую длительность, обычно в лаях наблюдались сложные формы перераспределения энергии, с более чем одним экстремумом.

Вой (рис. *3а)*. Наиболее длительный из всех типов тональных сигналов. Длительность воя может достигать 3 с, однако обычно не превышает 1 с (табл. 1). Основная частота, как правило, низкая (минимум 0.26 кГц); среднее значение основной частоты наименьшее среди всех типов тональных сигналов (табл. 1). Частотная модуляция выражена слабо, обычно лишь в начале сигнала. Основная частота, как правило, присутствует в спектре сигнала (в 94% случаях). Наиболее часто доминантной гармоникой является основная частота, реже - F_1 еще реже - F_2 (табл. 2). Для воя, как и для лая, характерно появление шумовых составляющих в спектре сигналов (у 9% воев), что также может быть связано с высокой интенсивностью сигналов этого типа. Большая длительность воев позволяет сложным образом перераспределять энергию между гармониками в течение звукопродукции, многократно повышая и понижая частоту максимальной интенсивности (табл. 3).

Вскрик (рис. *2г)*. Довольно короткий, глубоко модулированный сигнал, основная частота которого в два раза превышает таковую для вяка и может достигать 2.2 кГц (табл. 1). Ход частотной модуляции Л- или аркообразный. Основная частота хорошо выражена во всех измеренных звуках. Максимальную энергию с равной вероятностью может нести как основная частота, так и первая гармоника сигнала (табл. 2). Вскрики обычно продуцируются с высокой интенсивностью, однако шумовые составляющие в спектре сигнала отсутствуют. В 68% проанализированных вскриков наблюдались разнообразные формы перераспределения энергии между гармониками (табл. 3).

Вопль (рис. *2д)*. Как и для вскрика, для вопля характерны высокие значения основной частоты (до 2.5 кГц) (табл. 1). Однако, в отличие от вскрика, вопль представляет собой длительный сигнал со сложной формой частотной модуляции, которая образует несколько пиков и спадов на его протяжении. Глубина частотной модуляции вопля наибольшая среди всех тональных сигналов и может превышать 1 кГц. Основная частота выражена во всех проанализированных сигналах. Максимальная энергия сигнала, как и у вскрика, сосредоточена или на основной частоте, или на первой гармонике (табл. 2). Интенсивность воплей довольно значительна, однако шумовая составляющая присутствовала только в одном измеренном сигнале. Для воплей в большей мере, чем для вскриков, характерно перераспределение энергии между гармониками в течение продукции звука, причем обычно оно носит сложный характер (табл. 3).

Плач (рис. *2е)* представляет собой монотонный, длительный сигнал с относительно высокой основной частотой (табл. 1). Длительность сигнала может превышать 1 с, но в среднем не достигает 0.5 с. Частотная модуляция выражена слабо, обычно следует небольшой подъем частоты в начале сигнала, длительное поддержание ее на одном уровне и незначительный спад к концу сигнала. Среднее значение максимума основной частоты составляет 1.4 кГц; по этому параметру плач располагается между вяканьем, растянутым вяканьем, лаем и воем, с одной стороны, и вскриком и воплем, с другой. В спектре сигнала всегда при-

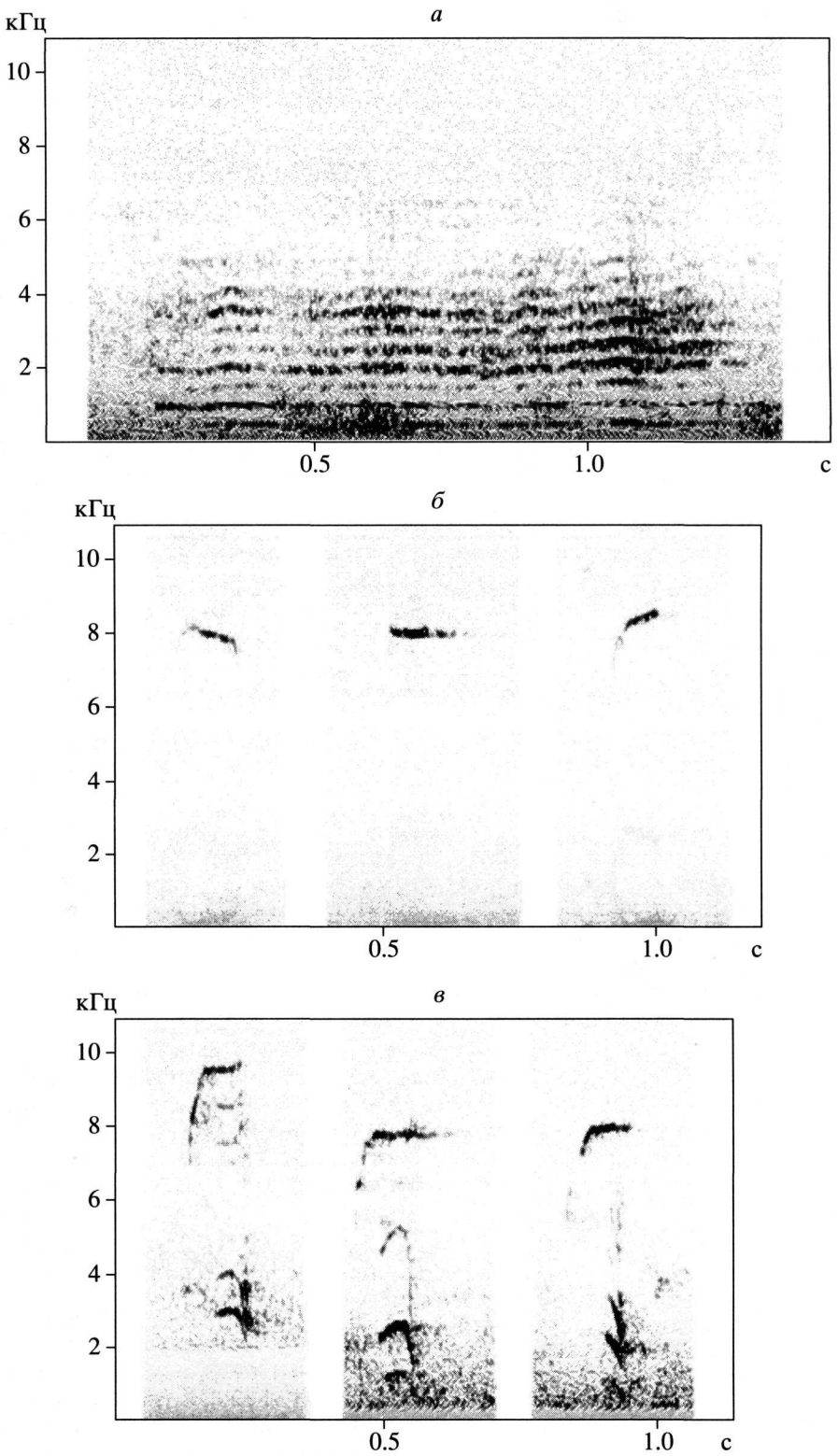

Рис. 3. Сонограммы тонального типа и типов сигналов с высокочастотной составляющей красного волка: *а* - вой, *б* - писк, *в* - писк-вяканье.

сутствует основная частота. Наиболее энергетически выраженной является первая гармоника (табл. 2). Все проанализированные нами плачи были свободны от шумовой составляющей. Перераспределение энергии между гармониками с равной вероятностью могло отсутствовать или

Таблица 4. Основные частотно-временные параметры типов сигналов с высокочастотной составляющей красных волков

Тип сигнала	$\frac{N}{n}$	Параметры сигнала					
		G нач, кГц	*G* макс, кГц	*G* кон, кГц	Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность высокочастотной составляющей, с	Общая длительность сигнала, с
Писк	$\frac{8}{80}$	7.723	8.685	8.372	0.974	0.091	0.091
		1.095	1.004	1.125	0.661	0.033	0.033
Писк-вяканье	$\frac{5}{44}$	7.921	8.743	8.472	0.852	0.097	0.120
		1.012	1.032	1.159	0.557	0.038	0.026

Примечания. Для каждого параметра приведены среднее значение (вверху) и стандартное отклонение (внизу). *N* - число особей, *n* - число измеренных сигналов, *G* - частота высокочастотной составляющей.

иметь сложную форму с несколькими подъемами и спадами (табл. 3).

Класс сигналов с высокочастотной составляющей

В этот класс мы объединили два типа сигналов, характерной особенностью которых является наличие в частотном спектре высокочастотной составляющей в области 6-9 кГц. Один из сигналов этого класса наряду с высокочастотной имеет в своем спектре и низкочастотную тональную составляющую.

Писк (рис. 3б) представляет собой высокочастотный слабомодулированный сигнал невысокой интенсивности. Сигнал представлен единственной частотной полосой. Частота сигнала очень высокая, максимум может достигать 10 кГц (табл. 4). При анализе писков в частотном окне до 22 кГц вышележащих гармоник обнаружено не было. Частотная модуляция выражена только в начале и в конце сигнала. Длительность писков не превышает 200 мс, шумовые составляющие в спектре отсутствуют.

Писк-вяканье (рис. 3в) - сигнал промежуточной (комплексной) структуры (Володин, Володина, 1997), в котором хорошо различимы высокочастотная (писк) и низкочастотная (вяканье) частотные составляющие, издающиеся одновременно, причем высокочастотная составляющая не является гармоникой основной частоты низкочастотной составляющей. Высокочастотная составляющая обычно предшествует низкочастотной, которая появляется несколько позже. В момент окончания сигнала в его спектре могут присутствовать обе составляющих или только одна низкочастотная. Таким образом, писк-вяканье обычно начинается с писка и заканчивается вяканьем, что и обусловило такое название сигналов этого типа. Основные частотно-временные параметры высокочастотной составляющей писк-вяканья и писка очень близки (табл. 4). Низкочастотная составляющая писк-вяканья по структуре похожа на несколько модифицированные тональные типы сигналов (вяканье, растянутое вяканье и лай). Максимум основной частоты низкочастотной составляющей варьирует в пределах от 0.7 до 1.7 кГц (табл. 1). Максимальная энергия в 90% случаев сосредоточена на основной частоте (табл. 2). Частота обычно значительно снижается от начала к концу низкочастотной составляющей, поэтому глубина частотной модуляции довольно велика. Среднее значение длительности писковяка в целом составляет 120.0 ±3.9 мс, длительности высокочастотной и низкочастотной составляющих - 97 мс и 61 мс соответственно (табл. 1,4).

Класс сигналов с ритмической составляющей

В этот класс мы включили два широкополосных сигнала, которые имели хорошо выраженную ритмическую структуру и состояли из ряда быстро следующих один за другим пульсов. Один из сигналов этого класса также имел в своем спектре низкочастотную тональную составляющую.

Стаккато (рис. *4а)* представляет собой широкополосный пульсирующий звук, на слух воспринимаемый как шумный, дребезжащий выдох. Основная энергия сигнала сосредоточена в области до 2 кГц. Длительность колеблется от 220 до 1460 мс (табл. 5). Период между отдельными пульсами в среднем составляет 40 мс и варьирует от 13 до 53 мс. Шумовая составляющая присутствует во всех измеренных сигналах этого типа.

Бренчание (рис. 4б) - сигнал промежуточной структуры между стаккато и тональным сигналом, похожим на вой. В бренчании на ритмическую составляющую наложена тональная, в результате чего этот сигнал звучит гораздо звонче стаккато и на слух воспринимается как звонкое рычание. В большинстве бренчаний (96% от проанализированных) можно выделить основную частоту сигнала, которая колеблется между 0.3 и 1.5 кГц (табл. 5). Такие значительные границы разброса значений основной частоты обусловлены как изменчивостью между отдельными сигна-

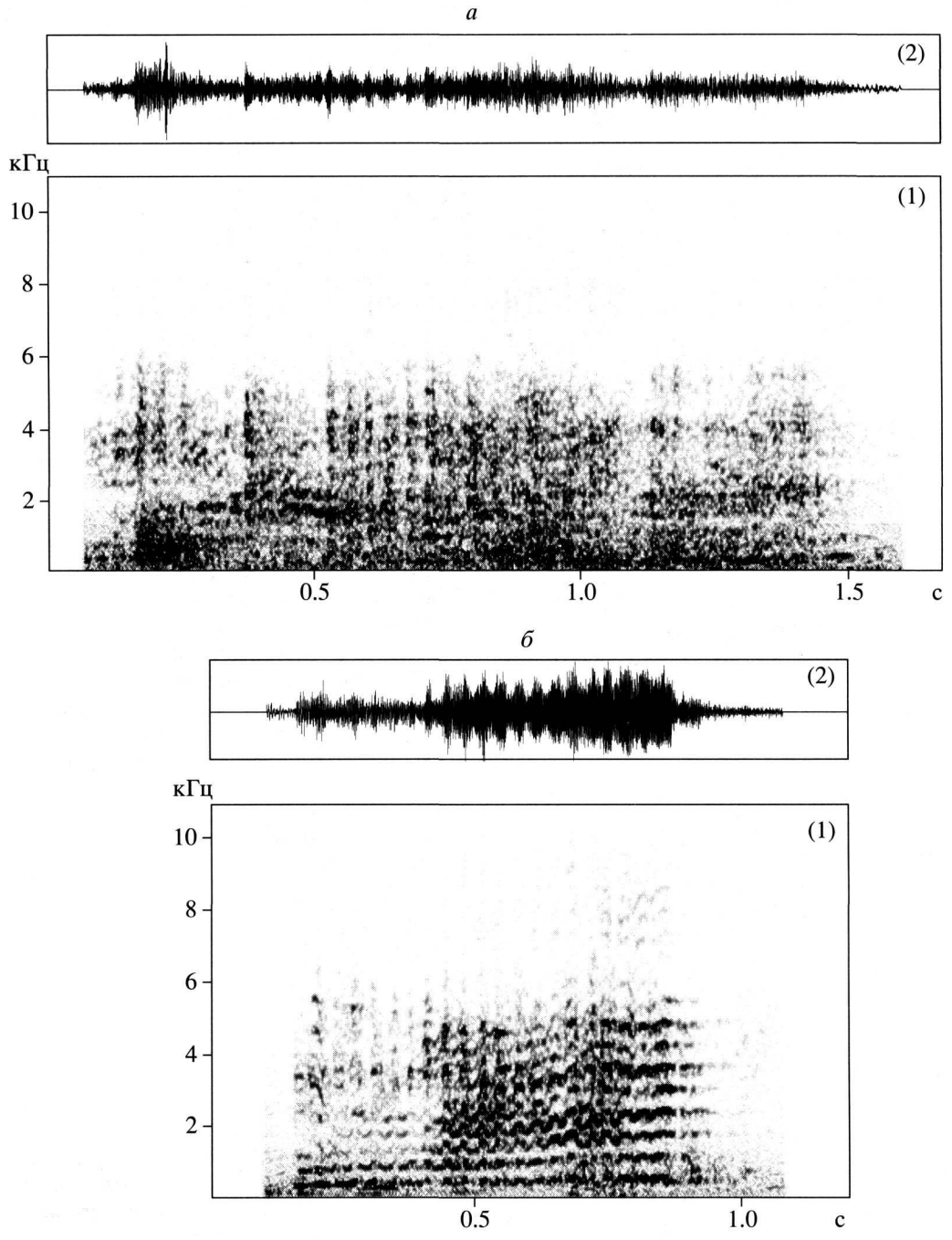

Рис. 4. Сонограммы (1) и осциллограммы (2) типов сигналов с ритмической составляющей красного волка: *а* - стаккато, *б* - бренчание.

лами, так и модуляцией частоты в течение сигнала, глубина которой может достигать 0.39 кГц. Максимальная энергия в 71% случаев сосредоточена на основной частоте сигнала (табл. 2). Средняя длительность бренчаний не превышает 0.9 с, варьируя в значительных пределах - от 0.2 до 2.4 с. Средние величины периодов пульсации бренчания и стаккато практически совпадают (табл. 5). В отличие от стаккато, только в 68% бренчаний было обнаружено шумовое заполнение спектра сигнала.

Статистическое сравнение параметров сигналов разных типов

Результаты попарного сравнения основных частотно-временных параметров тональных типов сигналов приведено в таблицах 6 и 7. Как вид-

Таблица 5. Основные частотно-временные параметры типов сигналов с ритмической составляющей красных волков

Тип сигнала	$\frac{N}{n}$	Параметры сигнала			
		F_0 макс, кГц	Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, с	Период пульсации, с
Стаккато	$\frac{5}{23}$	-	-	0.722	0.040
				0.394	0.008
Бренчание	$\frac{7}{28}$	0.587	0.096	0.887	0.042
		0.232	0.090	0.605	0.019

Примечания. Для каждого параметра приведены среднее значение (вверху) и стандартное отклонение (внизу). N - число особей, n - число измеренных сигналов, F_0 - основная частота.

Таблица 6. Попарное сравнение по критерию Манн-Уитни значений длительности и максимума основной частоты (F_0) тональных типов сигналов красных волков

	Тип сигнала	Длительность						
		Вяканье	Растянутое вяканье	Лай	Вой	Вскрик	Вопль	Плач
F_0макс	Вяканье		+++	+++	+++	+	+++	+++
	Растянутое вяканье	+++		+++	+++	+++	+++	+++
	Лай	++	+++		+++	++	+++	+++
	Вой	+++	+++	+		+++	++	нед
	Вскрик	+++	+++	+++	+++		+++	+++
	Вопль	+++	+++	+++	+++	+++		+
	Плач	+++	+++	+++	+++	+++	+++	

Примечание. Достоверность различий: +++ - при $p < 0.001$; ++ - при $p < 0.01$; + - при $p < 0.05$; нед - различия недостоверны.

Таблица 7. Попарное сравнение по критерию Манн-Уитни начального и конечного значений основной частоты (F_0) тональных типов сигналов красных волков

	Тип сигнала	F_0 конечная						
		Вяканье	Растянутое вяканье	Лай	Вой	Вскрик	Вопль	Плач
F_0нач	Вяканье		+++	+++	+++	+++	+++	+++
	Растянутое вяканье	++		+++	+++	+++	+++	+++
	Лай	+++	+++		+	+++	+++	+++
	Вой	++	+	нед		+++	+++	+++
	Вскрик	+++	+++	+++	+++		нед	+++
	Вопль	+++	+++	+++	+++	нед		+++
	Плач	+++	+++	+++	+++	+++	+	

Примечание. Обозначения как в табл. 6.

но, по всем параметрам различия были достоверными между всеми типами тональных сигналов.

Попарное сравнение по критерию Манн-Уитни основных частотно-временных параметров писка и высокочастотной составляющей писк-вяканья (длительности высокочастотной составляющей, начальной, максимальной и конечной частоты), наоборот, нигде не показало достоверных различий. Аналогично, различия между стаккато и бренчанием по длительности и частоте пульсации также не превышают порога достоверности.

Сравнение параметров тональных типов сигналов и низкочастотной составляющей писк-вяканья показало, что последняя по ряду показате-

Таблица 8. Сравнение по критерию Манн-Уитни частотно-временных параметров низкочастотной составляющей писк-вяканья и тональных типов сигналов красных волков

Тип сигнала	Низкочастотная составляющая писк-вяканья				
	F_0 нач	F_0 макс	F_0 кон	Глубина частотной модуляции	Длительность
Вяканье	+++	+++	++	+++	+++
Растянутое вяканье	+++	нед	+++	++	+++
Лай	+++	+++	нед	+++	нед
Вой	+++	+++	нед	+++	+++
Вскрик	+++	+++	+++	нед	нед
Вопль	+++	+++	+++	+++	+++
Плач	+++	+++	+++	нед	+++

Примечание. Обозначения как в табл. 6.

Таблица 9. Встречаемость разных типов сигналов красного волка в различных ситуациях

Тип сигнала	Ситуации							Всего
	1	2	3	4	5	6	7	
Вяканье	196	56	47	134	1	5	10	449
	43.7*	12.5*	10.5	29.8*	0.2	1.1	2.2	100
Растянутое вяканье	13	1	19	22	0	2	1	58
	22.4	1.7	32.8	37.9*		3.4	1.7	100
Лай	1	0	140	0	4	5	0	150
	0.7		93.3*		2.7	3.3		100
Вой	0	0	27	5	1	0	0	33
			81.8*	15.2	3.0			100
Вскрик	0	0	1	0	1	48	4	54
			1.9		1.9	88.9*	7.4	100
Вопль	0	0	0	0	1	24	7	32
					3.1	75.0*	21.9*	100
Плач	0	0	0	0	0	0	32	32
							100.0*	100
Писк	41	7	0	22	0	8	2	80
	51.3*	8.8		27.5		10.0	2.5	100
Писк-вяканье	31	1	1	10	0	1	0	44
	70.5*	2.3	2.3	22.7		2.3		100
Стаккато	0	0	20	0	1	0	2	23
			87.0*		4.3		8.7	100
Бренчание	1	0	24	2	0	0	1	28
	3.6		85.7*	7.1			3.6	100
Всего	283	65	279	195	9	93	59	983
Случайное распределение	28.8	6.6	28.4	19.8	0.9	9.5	6.0	100

Примечания. Ситуации: 1 - повседневная активность; 2 - двигательный стереотип; 3 - межпарная агрессия; 4 - внутрипарные нейтральные взаимодействия; 5 - внутрипарная агрессия, инициатор; 6 - внутрипарная агрессия, рецепиент; 7 - половые взаимодействия. Для каждой ситуации приведены абсолютное количество сигналов (вверху) и проценты (внизу).
* Наблюдаемые значения встречаемости достоверно превышают случайные ($p < 0.01$).

лей не отличается достоверно от некоторых тональных типов (табл. 8). Однако бренчание и вой (наиболее близкий по структурным параметрам к бренчанию тип тональных сигналов) достоверно различались по всем параметрам ($p < 0.05$, критерий Манн-Уитни), кроме длительности.

Ситуативная приуроченность сигналов разных типов

В табл. 9 приведены абсолютные и процентные величины встречаемости сигналов разных типов в семи различных ситуациях и результаты сравнения наблюдаемых и случайных величин по критерию Уайта. За случайное было принято распределение общей выборки сигналов по ситуациям.

Сигналы разных типов специфически связаны с конкретными ситуациями. Во время повседневной активности красные волки достоверно выше случайного издают вяканье, писк и писк-вяканье. Для стереотипной двигательной активности также характерно вяканье. Лай, вой, стаккато и бренчание приурочены к ситуации межпарного конфликта. Мирные взаимодействия между партнерами одной пары сопровождаются вяканьем и растянутым вяканьем, во время агрессивных внутрипарных контактов рецепиент агрессии издает вскрики и вопли. Для половых взаимодействий характерны вопли и плачи. Интересно, что за исключением вяканья и вопля, все остальные типы сигналов достоверно чаще случайного встречаются только в одной конкретной ситуации.

ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе нашего исследования у красных волков не было обнаружено дальнедистантных вокальных демонстраций, аналогичных вою серых волков *(Canis lupus),* койотов *(Canis latrans)* и шакалов *(Canis aureus),* или территориальному лаю песцов *(Alopex lagopus).* Для таких демонстраций характерна очень высокая интенсивность и специфические функции, позволяющие рассматривать эти демонстрации как консолидирующие группу и территориальные (Lehner, 1978; Наумов и др., 1981; Никольский, Поярков, 1981; Овсяников и др., 1985; Никольский, Фроммольт, 1989). Самые громкие вокализации красных волков в неволе мы отмечали во время агрессивных конфликтов и во время возбуждения перед кормлением (лай, вой, бренчание, вскрики, вопли). Однако эти вокализации были гораздо менее интенсивными, чем вой серых волков и койотов в соседних вольерах, к которому красные волки никогда не присоединялись. Другими исследователями также было показано, что сидящие в зоопарках красные волки не присоединялись ни к хоровому вою волков и ездовых собак породы маламут *(Canis familiaris)* (Cohen, 1985), ни к вою койотов (Sosnovskii, 1967). В природе дистантные акустические демонстрации у красных волков также не отмечены (Cohen, 1977; Johnsingh, 1982; A.B. Venkataraman, личное сообщение). По-видимому, такие вокализации не характерны для этого вида, несмотря на стайный образ жизни.

Для вокального репертуара красного волка характерны значительные различия в изменчивости трех структурных составляющих. Основные параметры ритмической и высокочастотной составляющих практически неизменны во всех сигналах, в которых они присутствуют. Вклад этих составляющих в структурную изменчивость репертуара в целом проявляется по типу "все или ничего", т.е. либо составляющая есть, либо она отсутствует. Это объясняет малое число типов сигналов, входящих в классы с ритмической и высокочастотной составляющими, поскольку они допускают только два варианта изменчивости, встречаясь либо одиночно, либо в комбинации с тональной низкочастотной составляющей.

Параметры низкочастотной тональной составляющей, наоборот, показывают высокую степень вариабельности, которая приводит к появлению промежуточных форм. Вместе с тем типы тональных сигналов достоверно различаются между собой по основным частотно-временным параметрам (табл. 6, 7). Такие выраженные различия по целой группе параметров позволяют рассматривать тональные сигналы как дискретные типы в понимании Марлера (Marler, 1975; Никольский, 1984; Hauser, 1996). Таким образом, изменчивость низкочастотной тональной составляющей проявляется не по принципу "все или ничего", а в виде радиации структурных форм, что приводит к появлению большого числа типов сигналов.

Таким образом, в вокальном репертуаре красного волка независимо проявляются две ригидные и одна изменчивая вокальные составляющие. То, что разные составляющие могут издаваться одновременно, свидетельствует о том, что они производятся с помощью различных механизмов звукопродукции.

Фонация. Источником издавания большинства тональных звуков у млекопитающих служит фонация, или голос, источником которого является голосовая щель гортани. Голосовые связки, натянутые поперек голосовой щели, вибрируют и периодически сближаются, когда воздух с усилием продувается через голосовую щель. Частота колебаний голосовых связок соответствует основной частоте производимого звука, а его спектральные характристики формируются в результате взаимодействия звуковой волны и вокального тракта (Shipley et al., 1991; Owren, Linker, 1995).

Именно такой спектр имеет низкочастотная вокальная составляющая в звуках красных волков.

Периодическое схлопывание мягких структур вокального тракта, по всей вероятности, происходит при продукции ритмической составляющей у красного волка. Такое схлопывание может происходить как в гортани (как это показано для кошачьих - см. Frazer Sissom et al., 1991), так и в вышележащих отделах голосового тракта, при интенсивном продувании воздуха через его сужения, подобно продукции перекатывающегося звука "р-р-р" у человека. В частности, на это указывает обязательное присутствие шумовой составляющей в спектре стаккато красного волка. Одновременное действие двух механизмов - фонации и схлопывания - по-видимому, проявляется при издавании красными волками бренчания, в котором ритмическая составляющая наложена на воеподобную тональную, приводя к появлению ритмических "разрывов" в сплошном спектре воя (см. рис. *46).* Возможность совмещения голосовой и ритмической составляющих была показана для звуков кошачьих (Frazer Sissom et al., 1991; Володина, 2000).

Вокальные губы и турбулентность - возможные механизмы издавания высокочастотной составляющей. Особенности структуры некоторых звуков красных волков позволяют предположить наличие у них дополнительного вокального источника. Эти особенности выражаются в одновременном появлении в спектре сигналов низко- и высокочастотной составляющих, имеющих независимый характер частотной модуляции (рис. 3в). Такие комплексные сигналы были описаны также и для других видов наземных млекопитающих: бухарского оленя *(Cervus elaphus bactrianus)* (Никольский, 1975), серых волков (Никольский, Фроммольт, 1989; Coscia et al., 1991; Frommolt, 1999), гиеновых собак *(Lycaon pictus)* (Wilden et al., 1998) и голубых мартышек *(Cercopithecus albogularis)* (Brown, Cannito, 1995).

Морфологическая основа продукции комплексных звуков до сих пор не вполне ясна. У голубых мартышек на голосовых связках было найдено небольшое специфическое морфологическое образование - "вокальные губы", для которых было доказано участие в издавании независимых высокочастотных составляющих (Brown, Cannito, 1995; Schön Ybarra, 1995). Похожие морфологические структуры были обнаружены также у домашних собак, волко-собачьих гибридов и пятнистых гиен *(Crocuta crocuta)* (Riede et al., 2000а,б). Вероятно, что у красных волков высокочастотные спектральные составляющие также могут издаваться за счет функционирования подобных морфологических структур.

Другим возможным механизмом продукции высокочастотной составляющей может служить турбулентность воздушного потока, возникающая при сжатии голосовой щели (Wilden et al., 1998). В этом случае может появляться звук, характерным признаком которого является единственная частотная полоса на спектрограмме, без каких бы то ни было вышележащих гармоник. Именно такой спектр имеет писк красного волка (рис. 3б). Подобный механизм продукции звука был описан для некоторых высокочастотных криков домашних собак (Solomon et al., 1995).

При совместном издавании низко- и высокочастотной составляющих у красных волков наблюдается появление комбинаторных частот, которые выглядят как спектральные полосы, расположенные выше и ниже высокочастотной составляющей (рис. 3в, левая сонограмма). Значения этих частот равны сумме или разности основных частот высоко- и низкочастотной составляющей. Аналогичное явление было описано для комплексных звуков серого волка (Frommolt, 1999), гиеновых собак и мраморной кошки *(Felis marmorata)* (Wilden et al., 1998).

Анализ ситуативной приуроченности сигналов показал, что девять из 11 типов сигналов красного волка достоверно выше случайного встречаются только в одной конкретной ситуации (табл. 9). Что касается двух оставшихся типов, то один из них - вопль - издавался либо молодым самцом при направленной на него внутригрупповой агрессии, либо самкой группы из трех животных во время половых взаимодействий, т.е. и в этом случае наблюдалась связь между конкретным типом и конкретной ситуацией, только на индивидуальном уровне. Только один тип сигналов красных волков - вяканье - не показал жесткой приуроченности к конкретной ситуации.

Это позволяет сделать два заключения. Во-первых, все типы сигналов красных волков, за исключением вяканья, показывают высокую степень ситуативной обособленности друг от друга. Сигналы сходной структуры (писк и писк-вяканье, стаккато и бренчание) приурочены к одной и той же ситуации. Вероятно, такая жесткая связь структуры и поведенческого контекста может свидетельствовать о высокой степени ритуализации звуков красных волков и приобретении отдельными типами сигналов "демонстративных" функций (Хайнд, 1975).

Во-вторых, ситуативная "универсальность" вяканья может указывать на особое место, которое занимает этот тип сигнала в вокальном репертуаре красных волков. За исключением вяканья, все типы тональных сигналов обладают одной или двумя четкими структурными "метками" (растянутое вяканье - акцентирование основной частоты; вой - большая длительность; вопль - особая форма частотной модуляции и т.п.), которые позволяют безошибочно классифицировать их. Парамет-

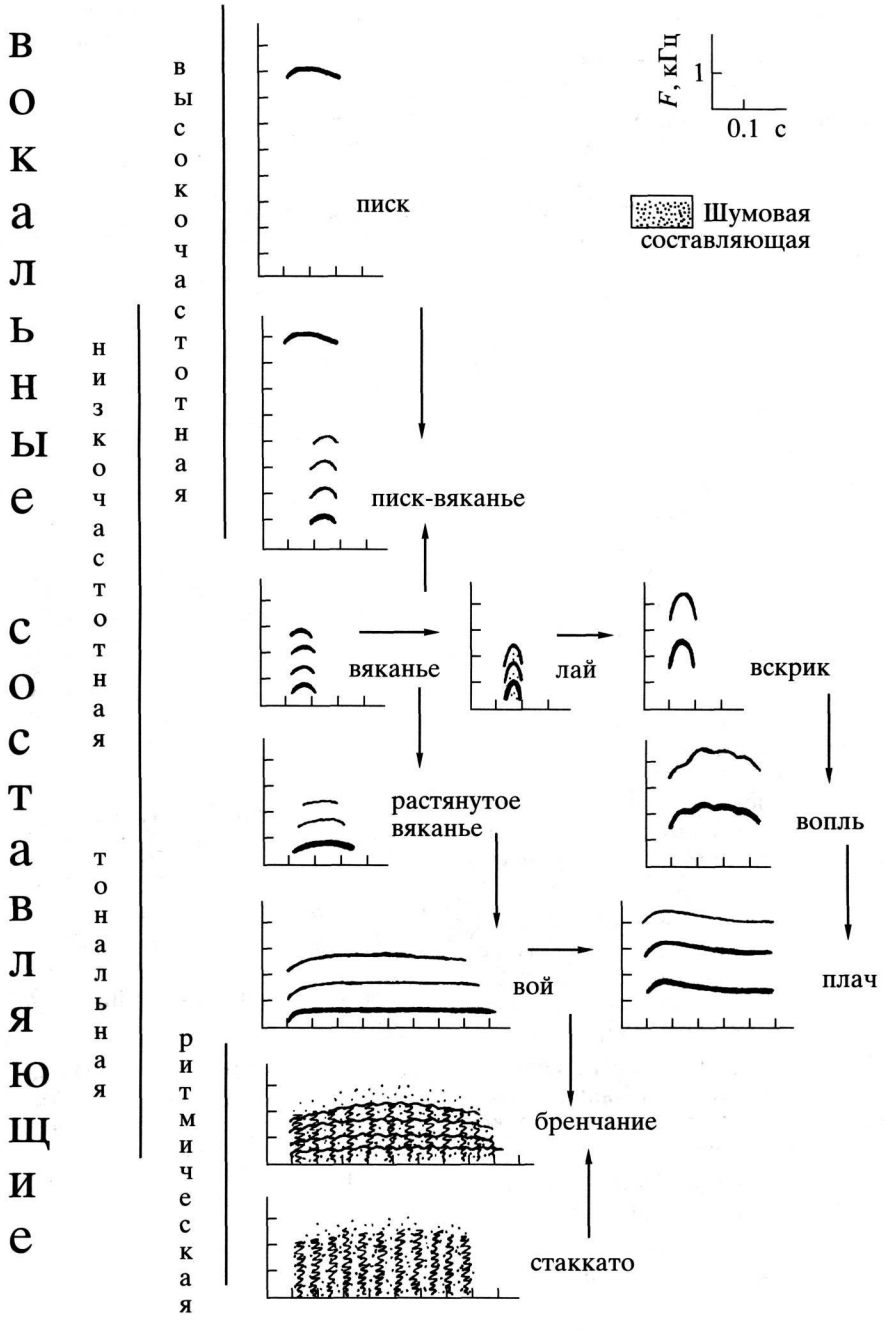

Рис. 5. Общая схема структурных переходов между различными типами сигналов у красного волка. Стрелки показывают возможный ход развития типов звуков разной структуры на основе трех вокальных составляющих.

ры вяканья хотя и укладываются в определенные границы, но широко варьируют от сигнала к сигналу даже в пределах серий криков одного животного. Это позволяет выделить вяканье как своеобразный "архетип" тональных вокализаций красного волка, который послужил основой для возникновения всего многообразия сигналов этого класса.

Приведенные выше рассуждения позволили нам построить общую схему структурных переходов между различными типами сигналов у красного волка (рис. 5). С известной долей допущения все тональные типы сигналов через промежуточные формы можно вывести из вяканья. Дополнительную изменчивость в репертуар этого вида вносят две независимые вокальные составляющие (высокочастотная и ритмическая), формируя по одному "чистому" и по одному комплексному типу сигналов каждая.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.Д. Пояркову, Dr. L.S. Durbin, Dr. G.B. Schaller и Dr. A.B. Venkataraman за предоставление неопубликованных данных по распространению и акустической коммуникации красного волка в природе; Е.П. Крученковой, А.Н. Минаеву, А.А. Никольскому, В.Н. Сорокину и Dr. T. Riede за ценные комментарии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов В.К., Пикунов Д.Г., 1976. Редкие виды хищных зверей Дальнего Востока СССР / Редкие млекопитающие фауны СССР. М.: Наука. С. 67-96.

Володин И.А., Володина Е.В., 1997. Как изучать звуковое поведение животных в зоопарках: практические рекомендации // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 9. С. 28-55.

Володина Е.В., 2000. Вокальный репертуар гепарда *Acinonyxjubatus* (Carnivora, Felidae) в неволе: структура звуков и поиск возможностей для оценки внутреннего состояния у взрослых животных // Зоол. журн. Т. 79. С. 833-844.

Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности / Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.

Никольский А.А., 1975. Основные модификации брачных криков самцов бухарского оленя *(Cervus elaphus bactrianus)* // Зоол. журн. Т. 54, С. 1897-1900. - 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. С. 1-197.

Никольский А.А., Поярков А.Д., 1981. Групповой вой шакалов / Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 76-98.

Никольский А.А., Фроммольт К.-Х., 1989. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ. С. 1-128.

Овсяников Н.Г., Поярков А.Д„ Бологое В.П., 1985. Коммуникация и социальная организация / Волк. М.: Наука. С. 295-311.

Хайнд Р., 1975. Поведение животных. М.: Мир. С. 1-855.

Brown C.M., Cannito M.P., 1995. Modes of variation in Sykes's monkey *(Cercopithecus albogularis)* squeals // J. Comp. Psychol. V. 109. P. 398-415.

Cohen J.A., 1977. A review of biology of the dhole or Asiatic wild dog *{Cuon alpinus* Pallas) // Animal Regulat. Studies. V. 1. P. 141-158. - 1985. A note on the behaviour of captive dholes *{Cuon alpinus)* // J. Bombay Natur. Hist. Soc. V. 82. P. 183-187.

Coscia E.M., Phillips D.P., Fentress J.C., 1991. Spectral analysis of neonatal wolf Canis lupus vocalizations // Bioacoustics. V. 3. P. 275-293.

Davidar E.R.C., 1973. Dhole or Indian wild dog *{Cuon alpinus)* mating // J. Bombay Nat. Hist. Soc. V. 70. P. 373-374. - 1975. Ecology and behavior of the dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus* Pallas) / Ed. Fox M.W. The Wild Canids. N.Y.: Van Nostrand Reinhold. P. 109-119.

Durbin L.S., 1998. Individuality in the whistle call of the asiatic wild dog *Cuon alpinus* // Bioacoustics. V. 9. P. 197—206.

Frazer Sissom D.E., Rice S.D.A., Peters G., 1991. How cats purr? // J. Zool., Lond. V. 223. P. 67-78.

Frommolt K.-H., 1999. Sidebands-facts and artefacts // Bioacoustics. V. 10. P. 219-224.

Hauser M.D., 1996. The evolution of communication. Cambrige: MIT Press. P. 1-760.

Johnsingh A.J.T., 1982. Reproductive and social behaviour of the dhole, *Cuon alpinus* (Canidae) // J. Zool., Lond. V. 198. P. 443-463. - 1985. Distribution and status of dhole *Cuon alpinus* Pallas, 1811 in South Asia // Mammalia. V. 49. P. 203-208.

Lehner P.N., 1978. Coyote vocalizations: a lexicon and comparisons with other canids // Anim. Behav. V. 26. P. 712-722.

Marler P., 1975. On the origin of speech from animal sounds / Eds. Kavanagh J.F., Cutting J. The role of speech in language. Cambrige: MIT Press. P. 11-37.

Owren M.J., Linker C.D., 1995. Some analysis methods that may be useful to acoustic primatologists / Eds. Zimmermann E., Newman J.D., Jurgens U. Current topics in primate vocal communication. N.Y.: Plenum Press. P. 1-27.

Riede T., Bohme G., Frey R., Fitch T., East M.L., Hofer H., Herzel H., 2000a. Canids and hyaenas possess morphological structures that could be responsible for nonlinear phenomena during vocalization // Advances in Ethology. V. 45. P. 63.

Riede T., Herzel H., Mehwald D., Seidner W., Trumler E., Tembrock G., Böhme G., 20006. Nonlinear phenomena and their anatomical basis in the natural howling of a female dog-wolf breed // J. Acoust. Soc. Am. V. 108. P. 1435-1442.

Schon Ybarra M., 1995. A comparative approach to the nonhuman primate vocal tract: Implications for sound production / Eds. Zimmermann E., Newman J.D., Jurgens U. Current topics in primate vocal communication. N.Y.: Plenum Press. P. 185-198.

Shipley C, Carterette E.C., Buchwald J.S., 1991. The effects of articulation on the acoustical structure of feline vocalizations // J. Acoust. Soc. Amer. V. 89. P. 902-909.

Solomon N.P., Luschei E., Kang L., 1995. Fundamental frequency and tracheal pressure during three types of vocalizations elicited from anaesthetized dogs // J. Voice. V. 9. P. 403-412.

Sosnovskii I.P., 1967. Breeding the Red dog or dhole *Cuon alpinus* at Moscow Zoo // Int. Zoo Yearbook. V. 7. P. 120-122.

Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G., 1998. Subgarmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // Bioacoustics. V. 9. P. 171-196.

VOCAL REPERTOIRE OF THE DHOLE *CUON ALPINUS* (CARNIVORA, CANIDAE) IN CAPTIVITY

I. A. Volodin, E. V. Volodina, I. V. Isaeva

Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

Three independent structural components form the dhole vocal repertoire: low tonal, high tonal, and pulsed. The repertoire was divided into three classes and eleven call types based on the occurrence of these components. Two broadband signals with a pronounced pulsed pattern were placed into the pulsed vocal class. Two vocal types involving the high component within the band 6-9 kHz were referred to the class with the component of high frequency. The other seven types with the distinct component of low frequency were positioned to the class of tonal signals. The revealed vocal components differed by their influence on the structural diversity of the vocal repertoire. The high variability of the low tonal component results in a structural radiation to a few vocal types, whereas both high tonal and pulsed components follow the "one or zero" principle, i.e. a component is present or absent. The fact that different components may be produced simultaneously attests that this is realized by various vocal sources. A scheme of structural transitions between different vocal types in the dhole was worked out.