

УДК 599.735.3+591.582

**АКУСТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
КРИКОВ ТРЕВОГИ ЗАМБАРА (*Rusa unicolor*)
И ИНДИЙСКОГО МУНТЖАКА (*Muntiacus vaginalis*)
В ЮЖНОМ ВЬЕТНАМЕ**

© 2017 г. И. А. Володин^{1,*}, Е. В. Володина², Р. Фрай (R. Frey)³, С. С. Гоголева^{4,5,6},
И. В. Палько^{4,5}, академик РАН В. В. Рожнов⁴

Поступило 10.01.2017 г.

Проведен детальный анализ акустической структуры и присутствия нелинейных феноменов в криках тревоги индийского замбара (*Rusa unicolor*) и северного индийского мунтжака (*Muntiacus vaginalis*), а также описано их вокальное поведение при окрикивании человека в природных условиях южного Вьетнама. Крики тревоги замбаров представляют собой тональные лаи, следующие с большими интервалами, которые животное издает стоя на месте и вглядываясь в потенциально опасный объект. Мунтжаки при опасности отбегают и кричат издали, издавая серии глухих лаев с короткими интервалами. Дана частотная характеристика криков замбаров и мунтжака. Проведено сравнение с данными литературы по крикам тревоги других видов Cervidae.

DOI: 10.7868/S0869565217150270

Крики тревоги в ответ на появление потенциальной опасности широко распространены среди многих таксонов млекопитающих. Их изучение важно для понимания возможностей передачи семантически подобных конструкций с информацией о типе хищника, заключенной в структуре сигнала [1], кодирования в структуре тревожных криков степени угрозы и безотлагательности реагирования на нее [2, 3], а также межвидовой коммуникации, основанной на криках тревоги других видов [4].

Наиболее изучены крики тревоги у колониально живущих грызунов, таких, как наземные беличьи, у приматов и некоторых других видов. Копытные также являются перспективной группой для изучения этих сигналов, поскольку крики тревоги широко распространены у многих

видов оленей, антилоп, газелей и козких. Однако работ, посвященных описанию их акустической структуры, относительно немного. Для семейства Cervidae акустический анализ криков тревоги проведен всего у пяти видов: белохвостого *Odocoileus virginianus* [5], пятнистого *Cervus nippon* [6, 7] и благородного *C. elaphus* [7–9] оленей, китайского *Muntiacus reevesi* [10] и индийского *M. muntjac* [11] мунтжаков.

Индийский замбар (*Rusa unicolor*) и северный индийский мунтжак (*M. vaginalis*) – наиболее обычные виды копытных южного Вьетнама [12]. Оба вида светлое время суток проводят в зарослях, а ночью выходят кормиться на поля и лесные вырубki. Замбар сильно зависит от доступности воды и ежедневно посещает водоемы, мунтжак меньше связан с водой. Большую часть года замбары и мунтжаки держатся небольшими семейными группами или поодиночке. У них нет четко выраженной сезонности размножения, гаремы не образуются, у замбара каждый год размножается менее половины взрослых самок. Вблизи человеческих поселений эти животные стараются держаться в глубине леса. При встрече с человеком они проявляют тревожное поведение, которое часто сопровождается криками тревоги [11, 12].

Цель нашего исследования заключалась в анализе акустической структуры криков тревоги замбара и мунтжака, записанных в ходе наблюдений в природных условиях Вьетнама.

¹ Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

² Московский зоопарк

³ Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research, Germany

⁴ Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва

⁵ Совместный Российско-Вьетнамский тропический
научно-исследовательский и технологический центр,
Ханой, Вьетнам

⁶ Научно-исследовательский зоологический музей
Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова

*E-mail: volodinsvoc@gmail.com

Записи криков тревоги свободноживущих оленей были сделаны в Национальном парке Каттхен (южный Вьетнам, 11°21'–11°48' с.ш., 107°10'–107°34' в.д.) в 2012–2016 гг. в период с апреля по август. Большая часть записей была сделана в предрассветных сумерках и в течение двух часов после рассвета. Все записи осуществляли, когда животные замечали и окрикивали исследователя, который либо находился в скрадке, либо перемещался вдоль дороги, но во всех случаях непосредственно видел кричащее животное.

Для записи звуков (48 кГц, 16 бит) использовали профессиональный цифровой рекордер Marantz PMD-660 (“D&M Professional”, Япония) с направленным конденсаторным микрофоном Sennheiser K6-ME66 (“Sennheiser electronic”, Германия). Расстояние до животных варьировалось от 20 до 100 м.

Каждую запись мы рассматривали как полученную от отдельной особи. Для замбара было сделано 19 записей криков тревоги 18 взрослых животных (от одной особи – дважды в разные дни). Пол определили у 5 особей (1 самец и 4 самки). Всего записали и проанализировали 45 криков тревоги замбаров, от 1 до 7 (в среднем $2,50 \pm 1,95$, здесь и далее $M \pm SD$) криков на животное. Для мунтжака было сделано 14 записей криков тревоги 14 взрослых животных; пол был определен у 5 особей (2 самца и 3 самки). Всего записали и проанализировали 155 криков тревоги мунтжаков, от 1 до 47 ($11,07 \pm 12,98$) криков на животное.

Анализ звуков был проведён с помощью спектрографической программы Avisoft SASLab Pro (“Avisoft Bioacoustics”, Германия). Для удаления низкочастотного шума были отфильтрованы нижние 100 Гц. Частота дискретизации была понижена до 22,05 кГц. Спектрограммы были построены со следующими характеристиками: частотное окно Хемминга, длина быстрого преобразования Фурье (FFT-length, 1024 точки), перекрывание по частотной оси (frame, 50%), перекрывание по временной оси (overlap, 96,87%). В окне спектрограммы для каждого звука измеряли длительность и, где возможно, начальную ($f0_{beg}$), максимальную ($f0_{max}$) и конечную ($f0_{end}$) основную частоту, а также интервал до следующего звука в серии. Наименьшая величина из начальной и конечной основных частот была принята за минимальную основную частоту. Глубину частотной модуляции ($df0$) рассчитывали как разность между максимальной и минимальной частотами. В окне усредненного по звуку энергетического спектра (mean power spectrum) для каждого звука измеряли пиковую частоту (f_{peak}) и три квартили спектра ($q25$, $q50$, $q75$), покрывающие соответственно 25, 50 и 75% энергии спектра звука. Дополнительно

отмечали наличие в звуках нелинейных вокальных феноменов: детерминированного хаоса, субгармоник и скачков основной частоты [13]. Поскольку от разных особей было записано разное число звуков, мы рассчитывали средние значения акустических параметров для каждой особи и затем использовали их для расчета средних значений для представителей всего вида.

Замбар и мунтжак при обнаружении опасности издавали крики тревоги, у обоих видов это делали как самцы, так и самки. Поведение замбара и мунтжака во время окрикивания человека различалось.

Замбар при опасности замирал на месте, поднимал хвост вверх и всматривался в тревожащий его объект. Стоя на месте, он медленно поднимал то одну, то другую переднюю ногу и резко ударял ею по субстрату. Такое демонстративное поведение могло продолжаться десятки минут, а число ударов могло быть более десяти. Крики тревоги, которые замбар издавал через широко открытый рот (животное при этом резко дергало хвостом), следовали с большими интервалами, в среднем через 23 с (табл. 1). В случае неожиданного обнаружения человека замбар убежал с одиночным криком.

Мунтжак при опасности обычно сначала отбегал на 30–70 м или убежал в заросли и только после этого останавливался и долго кричал, издавая крики тревоги сериями от нескольких криков до нескольких десятков криков в серии. Интервалы между криками у него были короче, чем у замбара, в среднем 6–7 с (табл. 1). Три из 14 мунтжаков кричали на бегу, удаляясь от источника опасности, при этом крики

Таблица 1. Акустические параметры криков тревоги индийского замбара и индийского мунтжака южного Вьетнама

Акустические параметры	Замбар ($n = 18$)	Мунтжак ($n = 14$)
Длительность, с	$0,15 \pm 0,03$	$0,24 \pm 0,04$
Интервал, с	$23,14 \pm 10,05$	$6,77 \pm 3,60$
$f0_{beg}$, кГц	$0,80 \pm 0,14$	$0,58 \pm 0,04$
$f0_{max}$, кГц	$0,98 \pm 0,26$	$0,66 \pm 0,08$
$f0_{end}$, кГц	$0,64 \pm 0,09$	$0,57 \pm 0,06$
$df0$, кГц	$0,34 \pm 0,28$	$0,10 \pm 0,06$
f_{peak} , кГц	$1,61 \pm 0,57$	$0,89 \pm 0,28$
$q25$, кГц	$1,31 \pm 0,25$	$1,00 \pm 0,17$
$q50$, кГц	$1,95 \pm 0,38$	$1,74 \pm 0,32$
$q75$, кГц	$3,03 \pm 0,59$	$2,93 \pm 0,94$

$M \pm SD$, n – число исследуемых особей.

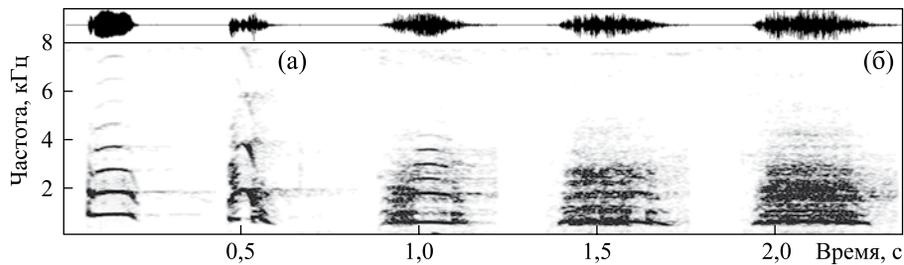


Рис. 1. Спектрограммы (внизу) и осциллограммы (вверху) двух криков тревоги индийского замбара (а) и трёх криков тревоги индийского мунтжака (б). Во втором крике замбара виден скачок основной частоты. В трёх криках мунтжака детерминированный хаос занимает соответственно 40, 80 и 100% длительности лая.

следовали быстрой серией с короткими интервалами ($0,85 \pm 0,17$ с) между ними.

Крики тревоги замбара представляли собой интенсивные высокочастотные тональные короткие лаи (рис. 1). Величина максимальной основной частоты варьировалась между особями от 0,73 до 1,94 кГц и в среднем составила 0,98 кГц (табл. 1). Крики имели аркообразную структуру, глубина частотной модуляции – 0,34 кГц. Нелинейные вокальные феномены встречались редко: детерминированный хаос мы зарегистрировали только в одном крике одной особи (2% всех криков), субгармоники – в 5 криках (11%) четырех особей. В двух криках двух особей были отмечены скачки основной частоты (увеличение в 2–3 раза, рис. 1).

Крики тревоги мунтжака представляли собой интенсивные шумовые лаи несколько большей длительности, чем у замбара (табл. 1, рис. 1). Несмотря на меньшие размеры тела мунтжака по сравнению с замбаром, значения максимальной основной частоты были ниже у мунтжака, составляя в среднем 0,66 кГц и варьируясь между особями от 0,58 до 0,85 кГц (табл. 1). Частотная модуляция была гораздо слабее выражена в лаях мунтжака по сравнению с лаями замбара. Значения пиковой частоты и квартилей в лаях мунтжака были ниже, чем в лаях замбара, что свидетельствовало о сдвиге звуковой энергии в низкочастотную область спектра у мунтжака. Детерминированный хаос встречался у всех мунтжаков в большинстве лаев (148 лаев, 95% всех лаев), причём в 54 лаях 5 особей он полностью скрывал ход основной частоты. Субгармоники были отмечены в 16 лаях трёх особей (10% лаев), причём в 15 из них субгармоники присутствовали наряду с детерминированным хаосом. Кроме этого, в 17 криках двух мунтжаков мы наблюдали короткое ($0,04 \pm 0,01$ с) и высокочастотное ($1,13 \pm 0,07$ кГц) тональные начала.

У других видов оленей, для которых проведён акустический анализ криков тревоги, эти крики также описаны как высокоамплитудный лай или

чисто тональный (для пятнистого оленя и благородного оленя сибирского подвида – марала [6, 7, 9]), либо глухой зашумленный (для благородного оленя шотландского подвида, индийского и китайского мунтжаков [7, 10, 11]). Пятнистый олень [6] и индийский мунтжак [11] кричат через широко открытый рот, так же, как и замбар, а канадский вапити (североамериканский подвид благородного оленя) слегка приоткрывает рот и немного вытягивает губы [8]. Особняком стоят крики тревоги белохвостого оленя, которые представляют собой интенсивный выдох через открытый рот [5].

Все изученные виды оленей обычно издают крики тревоги сериями, в которых число криков может достигать 100 и более [6, 9, 11]. У пятнистого оленя, канадского вапити и китайского мунтжака, как и у замбара и индийского мунтжака в нашем исследовании, крики тревоги были отмечены и у самцов, и у самок [6, 8, 10], хотя для самок они более обычны [7]. Характерное поведение удара ногой о субстрат для замбара ранее не было описано. Его отмечали у индийского мунтжака в Непале [11], у мунтжака во Вьетнаме мы его не наблюдали.

Длительность криков тревоги других видов оленей была сравнима с таковой у замбара и мунтжака в нашем исследовании. Она составляла в среднем 0,14 с для белохвостого оленя [5], 0,12–0,17 с для пятнистого оленя [6, 7], 0,20–0,25 с для благородного оленя [7–9], 0,26 с для индийского мунтжака из Непала [11] и варьировалась от 0,27 до 0,51 с у разных особей китайского мунтжака [10]. По сравнению с криками других видов оленей основная частота криков тревоги замбара была значительно ниже, чем в тревожных лаях пятнистого оленя ($f_{0max} = 2,60–2,69$ кГц, $f_{0min} = 1,66–1,82$ кГц [6, 7]), примерно соответствовала частоте криков тревоги благородного оленя сибирского подвида – марала ($f_{0max} = 0,93$ кГц, $f_{0min} = 0,34$ кГц [9]) и была намного выше, чем в криках тревоги благородного оленя шотландского подвида ($f_{0max} = 0,15$ кГц [7]). Основная частота криков тревоги мунтжака в нашем

исследовании была очень близкой к таковой индийского мунтжака из Непала ($f_{0max} = 0,59$ кГц, $df = 0,12$ кГц [11]).

Хотя замбар и мунтжак живут в одних и тех же местообитаниях, акустические характеристики их криков тревоги сильно различаются, причём более мелкий вид оленей (мунтжак) издает крики с более низкой основной частотой по сравнению с более крупным видом (замбаром). Отсутствие обратной корреляции между размерами тела и значениями основной частоты криков необычно для млекопитающих [14], однако такая закономерность подтверждается и при анализе частоты криков тревоги в связи с размерами тела других видов оленей [6–11].

Оба изученных нами вида оленей издают лаеподобные крики тревоги, но только за мунтжаком в литературе закрепилось название лающего оленя (barking deer [10, 11]). Это может быть связано с большей зашумленностью криков у мунтжака по сравнению с замбаром, что и придаёт им сходство с лаем домашних собак [15]. Крики тревоги мунтжака следуют с короткими интервалами, организованы в более длительные серии, их можно услышать чаще, чем крики тревоги замбара. Однако крики замбара лучше проникают сквозь окружающую среду, возможно, за счёт больших размеров животных, возвышающихся над травянистым ярусом, в котором почти полностью скрываются мунтжаки, а также более высокой интенсивности и тональной структуры криков, поскольку шумовые лаи мунтжака могут сильнее поглощаться плотной растительностью [10].

Таким образом, впервые описанная нами акустическая структура криков тревоги обитающих в южном Вьетнаме замбара и северного индийского мунтжака видоспецифична. Хотя оба вида живут в одинаковых биотопах, их крики сильно различаются. Выявленная у замбара и мунтжака отрицательная связь между размерами тела и значениями основной частоты их криков тревоги необычна для млекопитающих и может быть характерна для всего семейства Cervidae. Для

установления общих и видоспецифических признаков кодирования информации о возбуждении при обнаружении потенциальной опасности необходимо дальнейший сравнительно-видовой анализ структуры криков тревоги копытных.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда 14–14–00237.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zuberbühler K. // Adv. Study Behav. 2009. V. 40. P. 277–322.
2. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 197 с.
3. Shelley E.L., Blumstein D.T. // Behav. Ecol. 2005. V. 16. P. 169–177.
4. Magrath R.D., Haff T.M., Fallow P.M., et al. // Biol. Rev. 2015. V. 90. P. 560–586.
5. Richardson L.W., Jacobson H.A., Muncy R.J., et al. // J. Mammal. 1983. V. 64. P. 245–252.
6. Minami M., Kawamichi T. // J. Mammal. al. Soc. Jap. 1992. V. 17. № 2. P. 71–94.
7. Long A.M., Moore N.P., Hayden T.J. // J. Zool. 1998. V. 224. P. 123–134.
8. Struhsaker T.T. // Z. Tierpsychol. 1968. V. 24. P. 80–114.
9. Volodin I.A., Volodina E.V., Frey R., et al. // Rus. J. Theriol. 2013. V. 12. P. 99–106.
10. Yahner R. // Amer. Nat. 1980. V. 116. P. 157–177.
11. Oli M.K., Jacobson H.A. // Mammalia. 1995. V. 59. P. 179–186.
12. Кузнецов Г.В. Млекопитающие Вьетнама. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 420 с.
13. Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. // Журн. общей биологии. 2005. Т. 66. С. 346–362.
14. Titze I., Riede T., Mau T. // PLoS Comput. Biol. 2016. V. 12. № 6. e1004907. Doi:10.1371/journal.pcbi.1004907
15. Lord K., Feinstein M., Coppinger R. // Behav. Process. 2009. V. 81. P. 358–368.