

УДК 591.582+593.323.4

**СИТУАТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗВУКОВ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК
(*Rhombomys opimus* Licht.) ПРИ ОБОРОНИТЕЛЬНОМ ПОВЕДЕНИИ**

© 1994 г. И. А. Володин, М. Е. Гольцман, Н. Г. Борисова

Представлено академиком В.Е. Соколовым 30.09.93 г.

Поступило 07.10.93 г.

Проблема ситуативных изменений акустических сигналов - одна из наиболее сложных в биоакустике [5]. Ясно, что различные звуки используются в разных ситуациях и изменения параметров звуков могут отражать изменение возбуждения или эмоционального состояния животного; понятно и то, что эти изменения очень важны в коммуникации между партнерами или противниками [3]. Закономерности ситуативных изменений звуков пока не изучены, но некоторые тенденции найдены [1, 7, 9, 11] и есть основания полагать, что они могут быть достаточно общими для млекопитающих [10]. Трудности исследования ситуативных изменений звуков обуславливаются не только сложностью аудио- и видеоанализа, но и трудностями выбора хороших модельных объектов и ситуаций. В этом отношении большая песчанка оказалась исключительно удобна для исследования. При попарном ссаживании песчанок на нейтральной территории - камере небольшой площади - между ссаживаемыми зверьками часто возникают конфликты, которые развиваются довольно единообразно и сопровождаются многочисленными криками, которые издает защищающийся зверек. Эти крики однородной структуры и тесно связаны с набором выразительных движений, хорошо различимых и совершающихся в более медленном темпе, чем у других изученных видов песчанок. Ситуации, в которых издаются сигналы, легко воспроизводимы и стереотипно повторяются во многих опытах. Данное сообщение резюмирует результаты предварительного исследования, цель которого - проследить количественную связь между изменением акустических параметров сигналов, издаваемых защищающимся животным, и напряженностью ситуации, оцениваемой по дистанции между партнерами и ориентации внимания защищающегося животного.

Большие песчанки содержались в виварии кафедры зоологии позвоночных МГУ. За месяц до начала опытов все животные были рассажены по

клеткам парами или по трое. Во время опытов друг с другом встречались либо незнакомые зверьки, либо жившие раздельно более месяца.

Ссаживания проводили в камере из текстолита (60 x 77 x 60 см), передняя стенка которой была застеклена. Пол камеры был расчерчен на квадраты 10 x 10 см. Камера освещалась двумя лампами дневного света по 40 Вт, установленными на высоте 70 см. Продолжительность каждого ссаживания 20 мин. Всего проведено 45 опытов, в которых участвовали 24 песчанки (7 самцов, 17 самок) в возрасте от 2 месяцев до 2 лет. Каждый зверек участвовал в опытах от одного до 9 раз за всю серию опытов, но в течение дня не более одного раза. Для дальнейшего анализа при просмотре видеозаписей опытов были выбраны 17 опытов, в которых агрессивное поведение было хорошо выражено и сопровождалось многочисленными звуковыми сигналами. В результате было проанализировано поведение и крики 4 самцов и 8 самок.

Поведение песчанок регистрировали с помощью двух видеомонофонов ЛОМО-ВК-1/2, одним из которых снимали камеру сверху (общий план), другим - спереди (крупный план). Акустические сигналы записывали на магнитофон "Ростов 102-стерео" (скорость протяжки ленты 9.5 см/с) с динамическим микрофоном ЛОМО-82А.

Частотно-временные характеристики акустических сигналов проанализированы на динамическом спектрографе "Спектр-1" с 46 параллельными фильтрами от 0.2 до 16 кГц. 139 звуков из 9 опытов проанализированы на сонографе 7026 фирмы "Kay Electric".

Для описания криков песчанок, кроме записанных в данной серии опытов звуков, мы использовали 197 сонограмм и звукозаписей, сделанных ранее [1]. Однако, в отличие от ранее сделанной работы, длительные сигналы (7, 8 типов по предыдущей классификации) были разделены на части, т.е. при анализе этих криков мы имели дело с силлаболами.

Для анализа ситуативной изменчивости криков в отобранных 17 опытах брали каждую минуту, кратную пяти (пятую, десятую и т.д.). Поведение песчанок списывали по двум параметрам.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Таблица 1. Характеристики сигналов разных типов в оборонительном поведении больших песчанок

Тип звука	N*	n*	Значения основной частоты, кГц ($M \pm SE$)				Продолжительность, мс ($M \pm SE$)		
			максимум	начальная	конечная	глубина частотной модуляции	общая	переднего фронта	заднего фронта
1	17	75	3.61±0.09	1.96±0.04	1.81±0.05	1.89±0.09	261.6±10.4	53.8±2.2	96.3±6.1
2	21	82	3.36±0.07	1.89±0.04	1.75±0.04	1.69±0.06	170.0±7.3	62.7±3.4	70.2±4.8
3	19	85	2.57±0.04	1.83±0.04	1.65±0.05	0.95±0.04	99.0±5.2	39.8±2.5	39.1±2.7
4	12	62	1.96±0.06	1.51±0.05	1.52±0.04	0.57±0.04	174.5±12.8	58.4±6.3	53.3±5.5
5	11	32	1.59±0.05	1.55±0.05	1.52±0.05	0.09±0.02	118.6±17.1	11.6±3.0	15.5±3.2

* N - число зверьков, n - число звуков.

1. Дистанция. Выделяли два значения этого параметра: дистанция близкая - меньшая или равная длине тела песчанки, и дальняя - большая длины тела песчанки. 2. Концентрация внимания. Выделяли два состояния: 1) кричащий зверек следит за партнером и

2) кричащий зверек не следит за партнером. Считали, что песчанка следит за партнером, если она отчетливо для наблюдателя реагирует на движения партнера или явно смотрит на него. Если зверек кормился, чистился, исследовал фекалии, мочу или камеру, прыгал на стенки, не реагируя на движения партнера, то мы считали, что зверек не следит за партнером.

Чтобы при оценке обоих параметров обрабатываемый не мог невольно учитывать ситуативные изменения криков, на этом этапе обработки использовали видеозаписи без звукового сопровождения.

Изменения акустических сигналов анализировали, сравнивая сигналы, издаваемые в разных ситуациях. Сравнивали характеристики сигналов, когда кричащий зверек следит и не следит за поведением партнера; находится от него на близкой и на дальней дистанции, а также в ситуациях, возникающих при попарном сочетании выделяемых параметров: кричащий зверек следит за партнером, находящимся на близкой дистанции, следит за партнером на дальней дистанции, не следит на близкой дистанции и не следит на дальней дистанции.

Анализировали следующие параметры акустических сигналов: длительность, максимальную частоту, глубину частотной модуляции (разность между максимальной и минимальной частотами сигнала), монотонность (отношение длительности сигнала к глубине частотной модуляции).

В каждой анализируемой ситуации рассчитывали: относительную длительность вокализации - отношение суммы длительностей всех сигналов, изданных в данной ситуации, к продолжительности ситуации; частоту следования сигналов; средний интервал между сигналами.

Сравнение значений акустических параметров криков, изданных в разных ситуациях, проводили по критерию Вилкоксона для сопряженных рядов. Процентные соотношения сравнивали по критерию Уайта для сравнения долей [2].

На основе анализа 336 криков было выделено 5 типов сигналов.

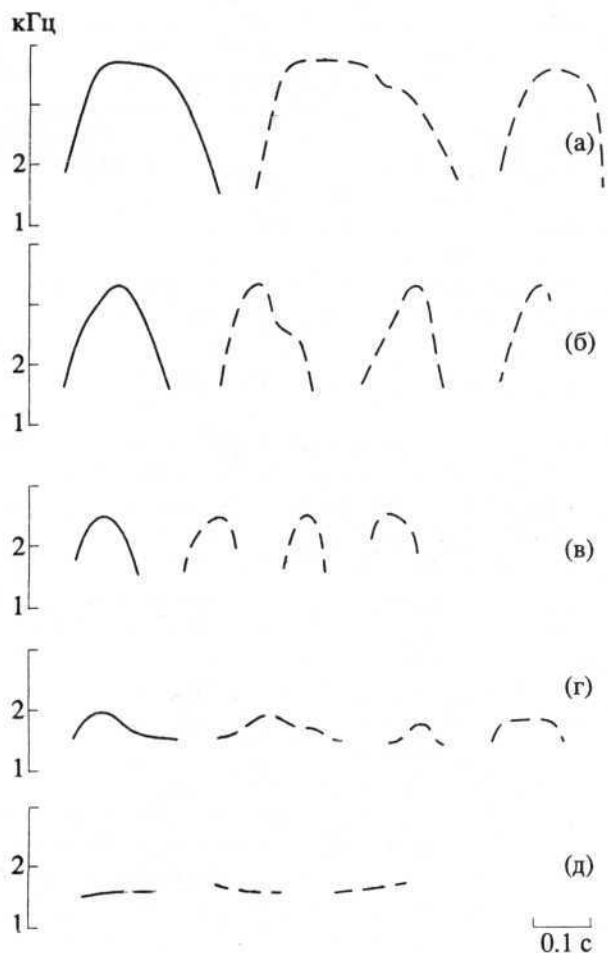


Рис. 1. Характер изменения основной частоты в сигналах разных типов при оборонительном поведении большой песчанки: а-тип 1; б-тип 2; в-тип 3; г-тип 4; д-тип 5. Штриховыми линиями показаны возможные варианты частотной модуляции сигналов в пределах типа.

Таблица 2. Сравнение ситуаций по характеристикам звуков, издаваемых в этих ситуациях

Характеристика звуков	Сравниваемые пары ситуаций				
	с vs ис	б vs д	сб vs сд	сд vs нсд	сб vs нсд
Длительность звука	>	>	>	>	>
Максимальная частота	>	>	>	>	>
Глубина частотной модуляции	>	>	>	>	>
Монотонность	<	<	<	<	<
Относительная суммарная длительность вокализации в данной ситуации	>	>	>	>	>
Частота следования звуков	>	>	Нед.	>	>

Примечание. В каждой сравниваемой паре более напряженная ситуация указана слева, менее - справа. Знак неравенства означает, что значение сравниваемого параметра в первой ситуации достоверно ($p < 0.01$, критерий Вилкоксона) больше или меньше, чем значение этого параметра во второй ситуации из сравниваемой пары, с - ситуации, в которых кричащий зверек следит за партнером, ис - не следит за партнером, б - между партнерами близкая дистанция, д - дальняя дистанция. В табл. 2 и 3: Нед. - различия недостоверны.

Тип 1. Характерно быстрое нарастание основной частоты до верхнего предела в начале звука, затем сохранение максимального значения (плато на сонограмме) с незначительной частотной модуляцией и резкое падение частоты в конце звука. Сонограмма имеет почти П-образную форму (табл. 1, рис. 1а).

Тип 2. Характеризуется пологими повышением и падением основной частоты, максимальные значения которой почти такие же, как и у сигналов 1 типа. Максимального значения основной частота может достигать в начале или в конце сигнала, но чаще всего в середине. Сонограмма имеет Л-образную форму (табл. 1, рис. 1б).

Тип 3. Короткий сигнал, по форме частотной модуляции похожий на сигналы 2-го типа, но с меньшим максимумом основной частоты (табл. 1, рис. 1в).

Тип 4. Длительные сигналы со сложным рисунком частотной модуляции. Обычно чередование частотно модулированных и немодулированных участков. Рисунок частотной модуляции варьирует (табл. 1, рис. 1г).

Тип 5. Узкополосные немодулированные или слабomodулированные монотонные сигналы низкой частоты. На сонограмме - в виде горизонтальных линий. Длительность варьирует в широких пределах (табл. 1, рис. 1д).

Сравнение ситуаций по характеристикам акустических сигналов, в них издаваемых, представлено в табл. 2.

Результаты сравнения частоты встречаемости сигналов разных типов в различных ситуациях приведены в табл. 3.

При оценке ситуаций по напряженности агонистических отношений мы исходили из предположения, что, при прочих равных условиях, нахождение на близкой дистанции характеризует более напряженную ситуацию, чем нахождение на даль-

ней, а концентрация внимания на партнере - соответственно более напряженную, чем отсутствие таковой. Таким образом, дальнейшие выводы мы делаем, априорно предполагая правильность этого исходного предположения.

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что изменения целого ряда параметров звуков коррелируют с изменением напряженности ситуации. В каждой сравниваемой паре ситуаций в более напряженной звуки следовали чаще, отдельные послылки были длиннее, а интервалы между ними короче, максимальная частота в звуковой послылке и глубина частотной модуляции были больше.

Сравнение частот встречаемости звуков в различных по напряженности ситуациях показывает, что их можно разделить на две группы. Звуки 1-го и 2-го типов преобладают в более напряженных ситуациях, их относительное число всегда выше в более напряженной ситуации из сравниваемой пары. Звуки второй группы (3 - 5-го типов) преобладают в менее напряженных ситуациях, и их от-

Таблица 3. Сравнение ситуаций по встречаемости сигналов разных типов (критерий Уайта)

Тип звука	Сравниваемые пары ситуаций				
	с vs ис	б vs д	сб vs сд	сд vs нсд	сб vs нсд
1	>>	>>	>>	>>	>>
2	>>	>>	Нед.	>	>>
3	Нед.	<<	<	Нед.	<<
4	»	<<	<<	»	<
5	<<	<<	Нед.	<<	<<

Примечание. Знак неравенства означает, что процентное содержание звуков сравниваемого типа в первой ситуации достоверно больше или меньше, чем во второй ситуации из сравниваемой пары; >> - $p < 0.01$, > - $p < 0.05$. Остальные обозначения те же, что и в табл. 2.

носительное число больше в менее напряженной ситуации. В предыдущей работе [1] мы отмечали, что при угрозе резкие движения противника вызывают частотную модуляцию ответных звуков, а в отсутствие резких движений нападающего защищающийся часто издает слабо модулированные крики. По структуре эти крики похожи на те, которые песчанки издают в "мирной" ситуации - когда партнер долго не отвечает на настойчивое подставление под чистку. Исходя из этого, было высказано предположение, что быстрое повышение тона отражает мотивацию испуга, а монотонные звуки — фрустрации. Отражает ли именно такое изменение мотивации переход от одной из сравниваемых ситуаций к другой, сказать трудно; существуют, по крайней мере, два внутренних фактора, определяющих изменения структуры звуков в исследуемой ситуации. Условно их можно обозначить как "страх", доминирующий в более напряженных ситуациях и способствующий появлению звуков 1-го, 2-го типов, и как "фрустрацию", проявляющуюся в менее напряженных ситуациях и связанную со звуками 4-го, 5-го типов.

Интересно в этом отношении положение звуков 3-го типа. Структура этих звуков близка к сигналам первой группы, однако по связанности с напряженностью ситуаций их можно отнести ко второй. Это единственный тип частотно модулированных звуков, вероятность появления которых на дальних дистанциях не падает, а возрастает. Это заслуживает особого внимания и потому, что звуки 3-го типа наиболее структурно схожи с сигналами предупреждения об опасности (подробное описание см. в [4]). Параметры основной частоты этих сигналов, записанных у нас в лаборатории: максимальная частота - 3.06 ± 0.05 кГц ($n = 28$), длительность отдельной посылки - 91.8 ± 3.9 мс. Основное отличие сигналов предупреждения об опасности от сигналов 3-го типа в том, что первые издаются ритмически организованными сериями. В то же время предупреждающий об опасности сигнал связан со специализированным поведенческим комплексом защиты от хищника: позами настороженности, чечеткой (стук лапами), характерным прыжком ухода в нору и отбра-

сыванием песка ударом задних лап [1]. Эти действия, обычные при появлении возле норы пугающего объекта, встречаются (хотя некоторые позы и звуковой предупреждающий сигнал крайне редко) и при внутривидовых конфликтах больших песчанок. Проблема происхождения и функции сигналов предупреждения об опасности - одна из наиболее часто обсуждаемых в социоэкологии [5, 6, 8, 12], однако в подавляющем большинстве случаев предметом обсуждения служит не структурная связь с акустическим и двигательным репертуаром животного, а проблемы значения сигналов в манипулировании поведением окружающих особей для повышения собственной выживаемости или приспособленности родителей. На наш взгляд, структурная близость предупреждающего об опасности сигнала к типу звуков агонистического поведения с особым соотношением структурных и ситуативных характеристик может быть существенной для решения проблемы происхождения этой демонстрации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гольцман М.Е., Наумов Н.П. и др. В сб.: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 5 - 69.
2. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.
3. Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В. // Зоол. журн. 1987. Т. 66. В. 9. С. 1363 - 1374.
4. Никольский А.А. // Там же. 1979. Т. 58. В. 7. С. 1047 - 1054.
5. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 199 с.
6. Charnov E.L., Krebs J.R. // Amer. Natur. 1975. V. 109. № 1. P. 107-112.
7. Kiley M. // Z. Tierpsychol. 1972. В. 31. № 2. S. 171 - 222.
8. Klump G.M., Shatter M.D. // Ibid. 1984. В. 66. № 3. S. 189-226.
9. McConnel P.B. // Anim. Behav. 1990. V. 39. P. 897 - 904.
10. McConnel P.B. In: Perspectives in Ethology. N. Y.: Plenum Press, 1991. V. 9. P. 165 - 187.
11. Morton C.S. // Amer. Natur. 1977. V. 111. № 981. P. 855-869.
12. Smith R.J.F. // Ibid. 1986. V. 128. № 4. P. 604 - 610.