

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 591.582+599.2

НЕПРЕРЫВНАЯ ВОКАЛИЗАЦИЯ ВО ВРЕМЯ ВДОХА И ВЫДОХА
У БОЛЬШОГО ПОЛОСАТОГО КУСКУСА, *DACTYLOPSILA TRIVIRGATA*
(MARSUPIALIA, PETAURIDAE)

© 2002 г. И. А. Володин, Е. В. Володина

Московский зоопарк, Москва 123242

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Поступила в редакцию 21.12.2000 г.

подавляющее большинство звуков млекопитающих производится только во время выдоха. Только для некоторых видов описаны звуки, которые издаются во время обеих фаз дыхания. По структуре эти звуки представляют собой последовательности практически неограниченной продолжительности из ритмически организованных пульсов. Механизм издавания таких звуков отличается от обычной фонации, поскольку при их продукции не задействованы самоподдерживающиеся осцилляции голосовых связок (Frazer Sissom et al., 1991). К таким вокализациям относятся звуки мурлыканья (purring) некоторых кошачьих, в том числе домашних кошек (*Felis catus*), пумы (*F. concolor*) и гепарда (*Acinonyx jubatus*) (Peters, 1981; Frazer Sissom et al, 1991; Володина, 2000). Имеются сведения, что подобные звуки способны производить некоторые циветты и генетты (Wemmer, 1977). Мы обнаружили, что представитель сумчатых - большой полосатый кускус (*Dactylopsila trivirgata*), также способен издавать непрерывные последовательности пульсирующих звуков во время обеих фаз дыхания, вдоха и выдоха.

Записи звуков от самца и самки кускусов были сделаны с 1 по 9 июня 2000 г. в вольере 4.5 x 1.2 x 1.8 м на экспозиции "Ночной мир" Московского зоопарка (подробное описание вольеры - см. Попов, Ильченко, 1996). Каждый из кускусов занимал деревянный домик-укрытие, закрепленный на задней стенке вольеры. Записи звуков и сопровождающего их поведения производились во время активности животных, наступавшей после кормления и переключения света с "дневного" на "ночной" режим.

Для регистрации поведения использовали видеокамеру Panasonic-RX-10. Звуки были записаны на ленточный магнитофон Репортер-5П с динамическим микрофоном Tesla-AMD-411N, расположенным над сетчатым верхом вольеры. Спектрографический анализ с частотой дискретизации 11 и 22 кГц был выполнен с использованием программы Avisoft-SASLab Pro, версия 3.4e

(© R. Specht). Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга, длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT) 512 точек и ширину частотного фильтра 223 Гц. Всего было проанализировано 168 звуков.

Кускусы издавали звуки во время взаимодействий, которые всегда носили конфликтный характер. Животные начинали кричать при возбуждении, вызванном появлением партнера в поле зрения. Вокализации, вероятно, носили характер дистантной угрозы, поскольку после взаимных переключек один из партнеров обычно уступал спорный участок вольеры и отходил к своему укрытию. Прямые агрессивные столкновения наблюдались очень редко и сопровождались такими же звуками, только гораздо более интенсивными (Ильченко и др., 2000). Нам не удалось надежно различать звуки самца и самки, поэтому описание структуры сделано по суммарной выборке записей от обоих животных.

При издавании криков кускусы широко открывали рот и у них были хорошо заметны интенсивные сокращения мышц грудной клетки и живота при чередовании вдохов и выдохов. При выдохе у кускусов сначала наблюдалось сжатие грудной клетки, а затем следовало резкое втягивание живота. При вдохе подтянутый живот опускался, а затем увеличивался объем грудной клетки. Покадровый анализ видеозаписей, сопровождающих акустическое поведение, позволил установить связь между фазами дыхания и продукцией звука.

Звуки больших полосатых кускусов представляли собой нерегулярную последовательность коротких пульсов, которые издавались во время обеих фаз дыхания (рис. 1). Длительность звука в среднем составляла 2.89 ± 0.18 с ($n = 134$) и могла достигать 15 с. Звуки одного животного обычно следовали один за другим через небольшие интервалы средней длительностью 1.06 ± 0.16 с ($n = 63$), и во время переключек крики обоих партнеров часто накладывались друг на друга. Таким образом,

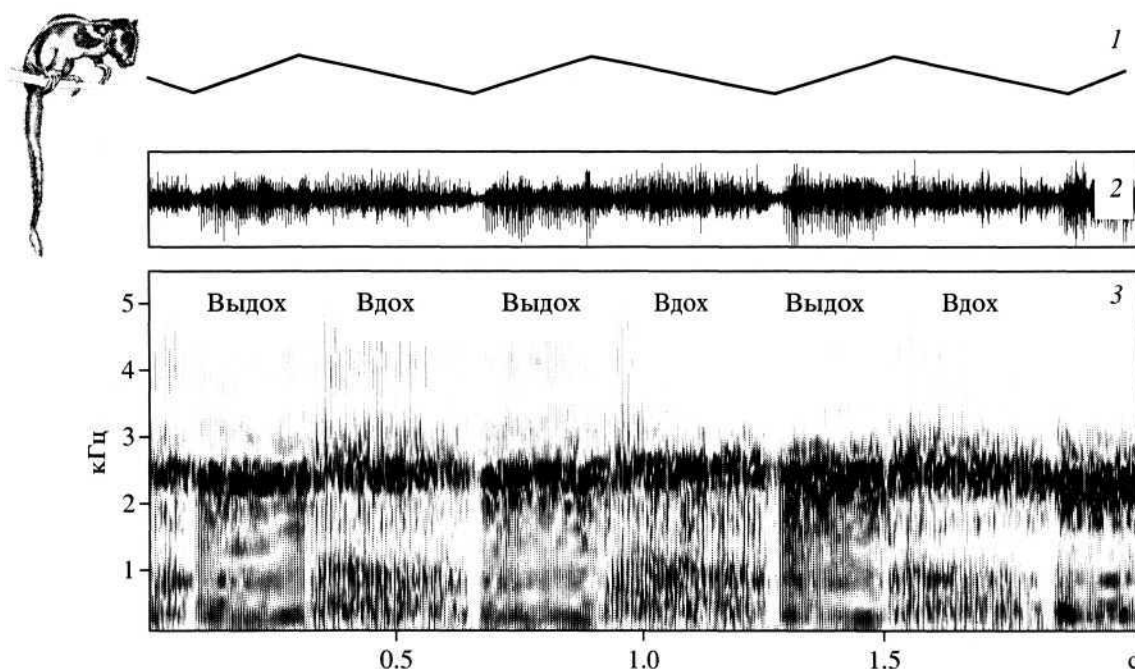


Рис. 1. Динамика подъема и опускания живота большого полосатого кукуся во время издавания непрерывного пульсирующего звука (1), осциллограмма (2) и спектрограмма (3) которого приведены на протяжении трех дыхательных циклов. Отмечены фазы вдоха и выдоха. Вверху слева - угрожающая поза кукуся во время вокализации (по Ильченко и др., 2000).

звуковая активность кукуся обычно была сгруппирована в блоки от 30 с до нескольких минут каждый, а максимальная зарегистрированная длительность непрерывного кричания обоих животных составила 26 с.

В каждом крике были хорошо различимы фазы вдоха и выдоха (рис. 1). Длительность фазы вдоха составляла 348.3 ± 5.5 мс ($n = 188$), длительность фазы выдоха - 200.7 ± 4.0 мс ($n = 196$). Хотя длительности обеих фаз значительно варьировали и широко перекрывались (вдох - от 174 до 772 мс, выдох - от 86 до 520 мс), длительность фазы выдоха всегда была меньше следующей за ней фазы вдоха (тест Вилкоксона, $T = 0$, $p < 0.001$, $n = 115$ парных измерений). Наблюдалась также невысокая, но достоверная положительная корреляция между длительностями сопряженных фаз дыхания (тест параметрической корреляции, $r = 0.19$, $p < 0.05$, $n = 115$). В момент переключения с одной фазы на другую иногда был заметен короткий промежуток без пульсации, длительностью от 10 до 25 мс. В этом промежутке также присутствовала акустическая энергия, однако очень низкой амплитуды. Звуки кукуся практически с равной вероятностью могли начинаться как с фазы выдоха, так и с фазы вдоха (56 и 44% соответственно, $n = 50$), однако фазой выдоха они оканчивались значительно чаще, чем фазой вдоха (81 и 19% соответственно, $n = 42$).

Период пульсации в обеих фазах дыхания был непостоянен и варьировал в фазе вдоха от 7 до 57 мс (в среднем 15.09 ± 0.35 мс, $n = 434$), в фазе выдоха - от 4 до 14 мс (в среднем 7.02 ± 0.09 мс, $n = 337$) (различия достоверны, тест Манн-Уитни, $U = 4158.5$, $p < 0.001$). Период пульсации во время вдоха был подвержен существенно большей изменчивости, чем во время выдоха (коэффициенты вариации составляли 48.0% и 22.9% соответственно) (рис. 2). Обычно наибольший период пульсации в обеих фазах наблюдался в начале и в конце звука, по сравнению с его центральной частью.

Основная энергия звуков была сосредоточена в узкой области от 2.0 до 3.5 кГц; общий частотный диапазон занимал область до 6.5 кГц. Интенсивность звука могла значительно меняться во время его продукции; модуляция интенсивности, вероятно, была связана прежде всего с непосредственным уровнем возбуждения кричащего животного, а также со сменой фаз дыхания. В высокоинтенсивных звуках вдохи обычно несли большую акустическую энергию по сравнению с выдохами, а в низкоинтенсивных звуках - наоборот. Интересно, что в фазе выдоха обычно наблюдалась своеобразная модуляция интенсивности, поскольку акустическая энергия в начале и конце этой фазы значительно превышала такую в ее середине (рис. 2).

Похожие пульсирующие звуки были описаны для некоторых других сумчатых - сумчатого дья-

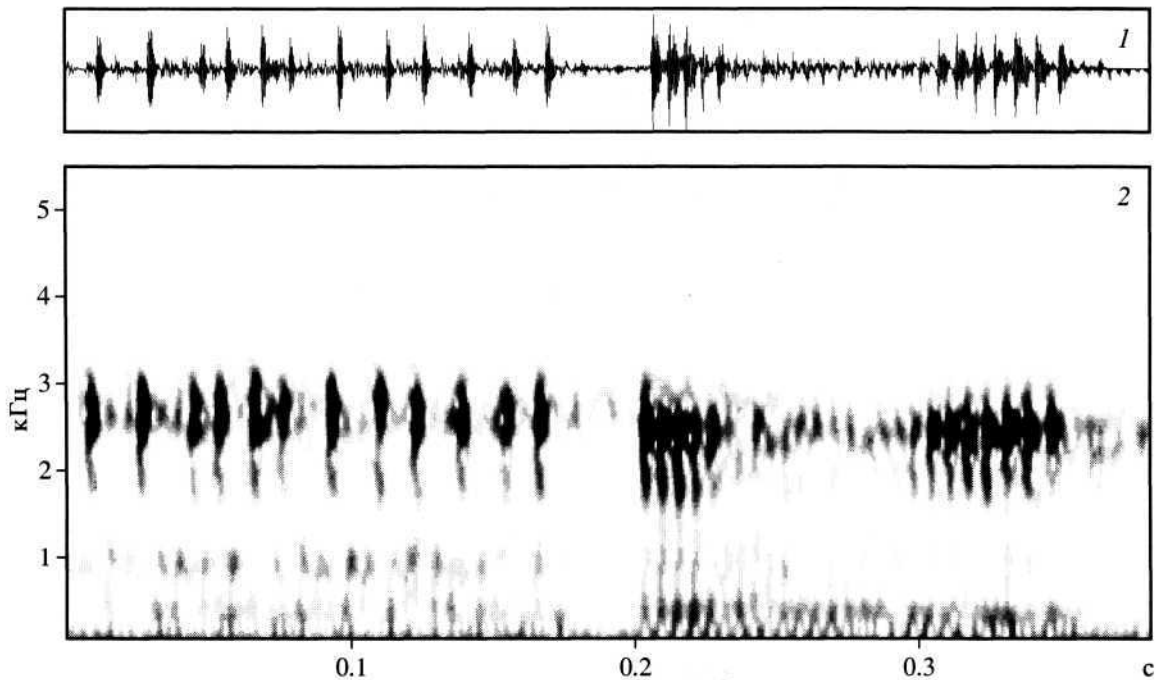


Рис. 2. Осциллограмма (1) и спектрограмма (2) части фазы вдоха и следующей за ней фазы выдоха пульсирующего звука большого полосатого кукуруза. Хорошо заметны нерегулярность периода пульсации в фазе вдоха, промежутки между фазами и своеобразная модуляция интенсивности в фазе выдоха.

вола (*Sarcophilus barrisii*) и представителей родов *Dasyuroides* и *Antechinus* (Eisenberg et al., 1975). Сходные звуки производят также карликовые сумчатые летяги (*Petaurus breviceps*) (наши неопубликованные данные). Также как и у кукурузов, эти звуки издаются и самцами, и самками в агрессивном контексте. Однако до настоящего времени в литературе не было указаний на то, что такие широко распространенные среди сумчатых звуки производятся на протяжении обеих фаз дыхания.

Пульсирующие звуки большого полосатого кукуруза по некоторым признакам сходны со звуками мурлыканья кошачьих, а по другим значительно от них отличаются. Так, и у кукурузов, и у домашних кошек период пульсации во время выдоха короче, чем во время вдоха, а при переходе с одной фазы дыхания на другую наблюдается небольшая пауза, на которую приходится минимум акустической энергии (Frazer Sissom et al., 1991). С другой стороны, по сравнению со звуками кукурузов, звуки мурлыканья кошачьих всегда низкоинтенсивны и имеют лишь очень слабо выраженную амплитудную модуляцию, а период пульсации отличается значительно большим постоянством. К примеру, коэффициент вариации периода между пульсами мурлыканья гепарда составляет 10.1% (Володина, 2000), тогда как для кукуруза он превышает 22%. Звуки мурлыканья кошачьих встречаются исключительно в контексте комфортного, расслабленного поведения, тогда как у

кукурузов эти звуки сопровождают агрессивное поведение (Peters, 1981, 1984; Володина, 2000). Кроме того, кошачьи производят мурлыканья без видимых физических усилий, а у кукурузов пульсирующие звуки производятся при хорошо заметном сильном напряжении мышц тела. Поэтому кошачьи способны мурлыкать практически неограниченно долго, не уставая при этом, а у кукурузов продолжительность непрерывного кричания ограничивается необходимостью отдыха после интенсивной физической активности, обеспечивающей продукцию звуков.

Таким образом, наши данные подтверждают, что еще одна группа млекопитающих, помимо кошачьих, способна производить длительные пульсирующие звуки на протяжении обеих фаз дыхания. К сожалению, на настоящий момент отсутствуют анатомические или какие-либо другие (ларингографические, рентгенографические) данные, которые позволили бы судить о механизме продукции таких звуков у сумчатых. Однако нерегулярность пульсации, хорошо заметная на спектрограммах, может свидетельствовать о худших способностях контроля вокальной активности у сумчатых по сравнению с кошачьими.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят О.Г. Ильченко и Г.В. Вахрушеву за сотрудничество и предоставление дополнительных материалов по поведению кукурузов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володина Е.В., 2000. Вокальный репертуар гепарда *Acinonyx jubatus* (Carnivora, Felidae) в неволе: структура звуков и поиск возможностей для оценки внутреннего состояния у взрослых животных // Зоол. журн. Т. 79. С. 833-844.
- Ильченко О.Г., Вахрушева Г.В., Праслова Е.Е., 2000. Поведение больших полосатых поссумов (*Dactylopsila trivirgata*) в Московском зоопарке // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 13. С. 93-100.
- Попов С.В., Ильченко О.Г., 1996. "Ночной мир" - новая экспозиция в Московском зоопарке // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 6. С. 273-289.
- Eisenberg J.F., Collins L.R., Wemmer C., 1975. Communication in the Tasmanian devil (*Sarcophilus barrisi*) and a survey of auditory communication in the Marsupialia // Z. Tierpsychol. V. 37. P. 379-399.
- Frazer Sissom D.E., Rice D.A., Peters G., 1991. How cats purr? // J. Zool. V. 223. P. 67-78.
- Peters G., 1981. Das Schnurren der Katzen (Felidae) // Säugetierkundliche Mitteilungen. V. 29. P. 30-37. - 1984. On the structure of friendly close range vocalizations in terrestrial carnivores (Mammalia: Carnivora: Fissipedia) // Zeit. Säugetierk. V. 49. P. 157-182.
- Wemmer C.M., 1977. Comparative ethology of the large-spotted genet (*Genetta tigrind*) and some related viverrids // Smithson Contr. Zool. № 239. P. 1-93.

**UNINTERRUPTED VOCALIZATION IN THE STRIPED POSSUM
DACTYLOPSILA TRIVIRGATA (MARSUPIALIA, PETAURIDAE)
DURING THE WHOLE RESPIRATORY CYCLE**

I. A. Volodin, E. V. Volodina

Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Sounds representing long sequences (up to 15 s) of short pulses were described in a pair of striped possum. The respiratory phases (inhalation and expiration) were distinct during all the 165 sounds analyzed. The duration of inhalation was 348.3 ± 5.5 ms ($n = 188$), that of expiration 200.7 ± 4.0 ms ($n = 196$). The duration of the expiration phase was always shorter than that of the inhalation one. The pulsation period in the both phases was irregular and varied from 7 to 57 ms (average is 15.09 ± 0.35 ms, $n = 434$) at the inhalation phase, and from 4 to 14 ms (average 7.02 ± 0.09 ms, $n = 337$) at the expiration phase. The major sound energy from 2.0 to 3.5 kHz. The pulsing sounds of the striped possums have both similar and different features with felid purring. The data obtained attest that one more group of mammals, apart from felids, is able to produce pulsing sounds at the both phases of respiration. The irregular of pulsation shown on spectrograms may point to the fact that the vocal control in marsupials is weaker than in felids.