

УДК 599.74.15:599.158

ВОКАЛЬНЫЙ РЕПЕРТУАР ГЕПАРДА *ACINONYX JUBATUS* (CARNIVORA, FELIDAE) В НЕВОЛЕ: СТРУКТУРА ЗВУКОВ И ПОИСК ВОЗМОЖНОСТЕЙ ДЛЯ ОЦЕНКИ ВНУТРЕННЕГО СОСТОЯНИЯ У ВЗРОСЛЫХ ЖИВОТНЫХ

©2000 г. Е.В.Володина

Московский зоопарк, Москва 123242

Поступила в редакцию 09.06.98 г.

Звуки представляют собой богатый потенциальный источник информации о внутреннем состоянии животных. Такая информация необходима для правильной оценки поведения животных и обеспечения наилучших условий содержания и разведения животных в неволе. Звуковые индикаторы поведенческого и физиологического благополучия не требуют травматических манипуляций с животным, что особенно важно для редких угрожаемых видов, к числу которых относится гепард (*Acinonyx jubatus* Schreber). На основании сонографического анализа структурных признаков было выделено восемь типов звуков гепарда, которые отнесены к трем классам: тональных звуков, звуков с внутренней ритмической пульсацией, и шумовых. Предложенная классификация обсуждается в связи с различиями в механизмах звукопродукции для разных типов звуков и в связи с вопросом о дискретности и континуальности вокального потока. Обсуждается гипотетическая схема связи между структурой звуков и состояниями уверенности и неуверенности, а также агрессивности и неагрессивности у гепарда.

Установление связей между структурой звуков и внутренним состоянием животных во время звукопродукции является одной из важных проблем как теоретической, так и прикладной биоакустики (Morton, 1977; Никольский, 1984; Hauser, 1996). Во многих исследованиях, использующих различные способы независимого контроля внутреннего состояния животных, показано, что звуки животных несут "честную" информацию об их эмоциях и мотивациях. Так, например, Веари и Фрейзер (Weary, Fraser, 1995, 1995a) показали, что структура криков поросят (*Sus scrofa* L.) изменяется в зависимости от величины пищевой депривации и неприятного для животного воздействия. Юргенс (Jurgens, 1976a) представил надежные доказательства того, что структура звуков саймири (*Saimiri sciureus* L.) связана с субъективными неприятными или приятными ощущениями у этих животных, а звуки разной структуры локализованы в различных областях вокальных центров мозга. Дессере с коллегами (Dessereau et. al., 1995) сообщает, что и у людей структурные признаки вокализации несут правдивую информацию об их внутреннем состоянии: более сильное эмоциональное напряжение отражено в тех звуках, в которых паузы непомерно длинны по отношению к частоте.

Практическая сфера применения вокальных индикаторов внутреннего состояния животных и человека потенциально очень широка. Такие индикаторы используются, к примеру, в детекторе лжи, для аварийной остановки станков в ответ на

крик, оценки стадий репродуктивного цикла животных в зоопарках и питомниках (Smith et. al., 1983; Lindburg, 1990; Huang et. al., 1994; Володина, Володин, 1996). Сейчас биоакустические методы оценки субъективных состояний животных и человека, таких как благополучие, страдание, и т.п., привлекают особое внимание в связи с разработкой законодательства по гуманному содержанию животных на фермах, в лабораториях и зоопарках, а также в связи с медицинскими программами (Broom, Johnson, 1993; Володин, Володина, 1997).

Звуки удобны в качестве индикаторов внутреннего состояния, поскольку их легко записывать и анализировать. Кроме того, биоакустический анализ не требует травмирующих манипуляций или обездвиживания, необходимых, например, при взятии крови. Это тем более важно при работе с редкими, исчезающими видами, когда исследователь особенно сильно ограничен в возможностях манипуляций с животными. К таким видам относится гепард (*Acinonyx jubatus* Schreber), явившийся объектом этого исследования.

Необходимой предпосылкой для разработки не-манипулятивного биоакустического подхода для оценки внутреннего состояния является описание вокального репертуара. Несмотря на то, что опубликовано довольно много данных о вокальном поведении гепарда (Adamson, 1969, 1972; Schaller, 1972; Kingdom, 1977; Мовчан, Опахова, 1981; Peters, 1981, 1983; Frazer Sissom et. al., 1991), удовлетворительного описания звукового репертуара это-

го вида до сих пор не сделано, и терминология для обозначения типов звуков избыточен синонимами.

В этой статье я описываю вокальный репертуар взрослых гепардов в неволе на основании структурных признаков звуков, обосновываю предложенную классификацию на основании литературных данных о различиях в механизмах звукопродукции для разных типов звуков, обсуждаю вопрос о дискретности и континуальности вокального потока и обсуждаю гипотетическую схему связи между структурой звуков и состояниями уверенности и неуверенности, а также агрессивности и неагрессивности у гепарда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Записи звуков 14 взрослых гепардов (6 самцов, 8 самок) с одновременным комментарием сопровождающих запись ситуаций были сделаны с июня 1984 по декабрь 1992 гг. в Московском зоопарке, и небольшая часть — в Бухарском джейрановом питомнике (Узбекистан). Все гепарды были старше трех лет; один самец и две самки родились в Московском зоопарке, остальные были получены через зооторговые фирмы.

Звуки были записаны с расстояния от 0.5 до 8 м на магнитофон Репортер-5П со скоростью лентопротяжки 9.5 см/с с микрофоном МКЭ-2 или МКЭ-100 в диапазоне частот от 50 до 15000 Гц. Число проанализированных звуков представлено в таблице.

Анализ структуры звуков проводился с помощью динамического спектрографа Спектр-1 (Россия), сонографа Kay Elemetric 7800 (США) и компьютерной программы Sono (фирма Biooptima, Россия). Спектрограммы Спектр-1 были сделаны в частотном режиме от 0.2 до 16 кГц; сонограммы Kay были сделаны в режимах до 2, 4 или 8 кГц в зависимости от частотно-временных характеристик звуков, соответственно с фильтрами 22.5; 45; 90 Гц. Сонограммы Sono были сделаны в частотном диапазоне до 10 кГц с частотным разрешением 109 Гц и временным разрешением 6.8 мс. Глубина частотной модуляции была рассчитана как разность между основной максимальной и основной минимальной частотами.

Статистический анализ измерений был проведен с помощью критерия Манн-Уитни (Zar, 1984). При расчетах использовался метод "суммации данных", при котором измерения от разных особей обрабатываются как независимые события (Leger, Didrichsons, 1994). Этот метод правомерен, если внутрииндивидуальная изменчивость измерений превышает межиндивидуальную, что было подтверждено для следующих параметров: частоты пульсации криков трещания и рычания, длительностей трещания, рычания и мяуканья, и максимальной частоты мяуканья (Володина, Володин, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание звукового репертуара гепарда

В репертуаре гепарда было выделено три класса звуков: звуки с внутренней пульсацией (4 типа), тональные звуки (3 типа) и шумовые звуки (1 тип). Данные о структурных характеристиках этих звуков представлены в таблице. Звуки, в которых одновременно встречаются признаки разных структурных классов, определены как промежуточные, а звуки, в которых одна структура последовательно сменяет другую, — как переходные.

Звуки с ритмической пульсацией. Трещание (рис. 1). В англоязычной литературе для звуков этого типа используются следующие названия: "chirr" (Schaller, 1972), "pr-pr" (Adamson, 1969, 1972; Kingdom, 1977), "gargle" (Peters, 1984), "mixed voice and purr" (Frazer Sissom et al., 1991), "churtling" (Asa et al., 1992). Звук представляет собой серию из 3-15 пульсов стаккато, общей длительностью от 0.1 до 1.3 с. На спектрограмме звуковые пульсы выглядят как стопки формант, распределение которых напоминает расположение гармоник в тональных звуках. **Бульканье** (рис. 1). Предложенное название — русский эквивалент термина "prusten", который Петерс (Peters, 1978, 1983) употреблял в применении к звукам других кошачьих, похожих на эти звуки гепардов спектрографически. Бульканье — звук в виде короткой серии из 5-7 неодинаковых звуковых пульсов, повторяющихся в быстрой нерегулярной последовательности и частично сливающихся. Общая длительность вокализации варьировала от 0.25 до 0.6 с. **Воркование** (рис. 1), английский эквивалент — "purring" (Frazer Sissom et al., 1991). Регулярная последовательность одинаковых звуковых пульсов, практически неограниченная по длительности, поскольку продуцируется постоянно в течение обеих фаз дыхания (Frazer Sissom et al., 1991). **Рычание** (рис. 2), английский эквивалент — "growling" (Schaller, 1972). Звук в виде серии из многих похожих пульсов общей длительностью от 0.5 до 4.5 с, повторяющихся с периодом около 0.027 с или сливающихся в шумовую вокализацию, что может наблюдаться в пределах одной вокализации.

Тональные звуки. Мяуканье (рис. 3). Предложенное название — русский эквивалент термина "miaowing", который Петерс (Peters, 1978) употреблял в применении к звукам других кошачьих, похожих на эти звуки гепардов спектрографически. Звуки общей длительностью от 0.08 до 0.6 с, с различной формой частотной модуляции: либо аркообразной, либо с почти невыраженной модуляцией, либо с двумя пиками частоты, и другие. **Чириканье** (рис. 3). В англоязычной литературе для звуков этого типа используются следующие названия: "chirp" (Adamson, 1972; Schaller,

Показатель	Класс звуков							
	С внутренней пульсацией				Тональные			Шумовые
	Тип звука							
	Трещание	Воркование	Рычание	Бульканье	Мяуканье	Чириканье	Вой	Шипение
Длительность, с	0.62 ± 0.03 N=100	Неограни- ченная	2.60 ± 0.18 N=92	0.37 ± 0.06 N=6	0.32 ± 0.02 N=52	0.30 ± 0.01 N=70	1.30 ± 0.13 N=10	0.55 ± 0.04 N=20
Период между импульса- ми, мс	54.44 ± 0.31 N=731	42.64 ± 0.29 N=221	27.49 ± 0.18 N=693	Нерегулярный	-	-	-	-
Основная начальная час- тота, кГц	-	-	-	-	0.72 ± 0.08 N=45	1.19 ± 0.03 N=33	0.24 ± 0.01 N=9	-
Основная максимальная частота, кГц	-	-	-	-	1.09 ± 0.10 N=60	1.19 ± 0.03 N=33	0.38 ± 0.01 N=9	-
Основная конечная частота, кГц	-	-	-	-	0.70 ± 0.08 N=45	0.68 ± 0.03 N=31	0.27 ± 0.01 N=9	-
Глубина модуляции основ- ной частоты, кГц	-	-	-	-	0.47 ± 0.06 N=45	0.50 ± 0.04 N=31	0.09 ± 0.01 N=9	-
Общий частотный диапа- зон, кГц	От 0.2 до 7	От 0.2 до 6	От 0.2 до 7	От 0.4 до 6	От 0.4 до 8	От 0.35 до 8	От 0.2 до 8	От 0.2 до 7

Примечание. Приведены среднее, стандартная ошибка и размер выборки.

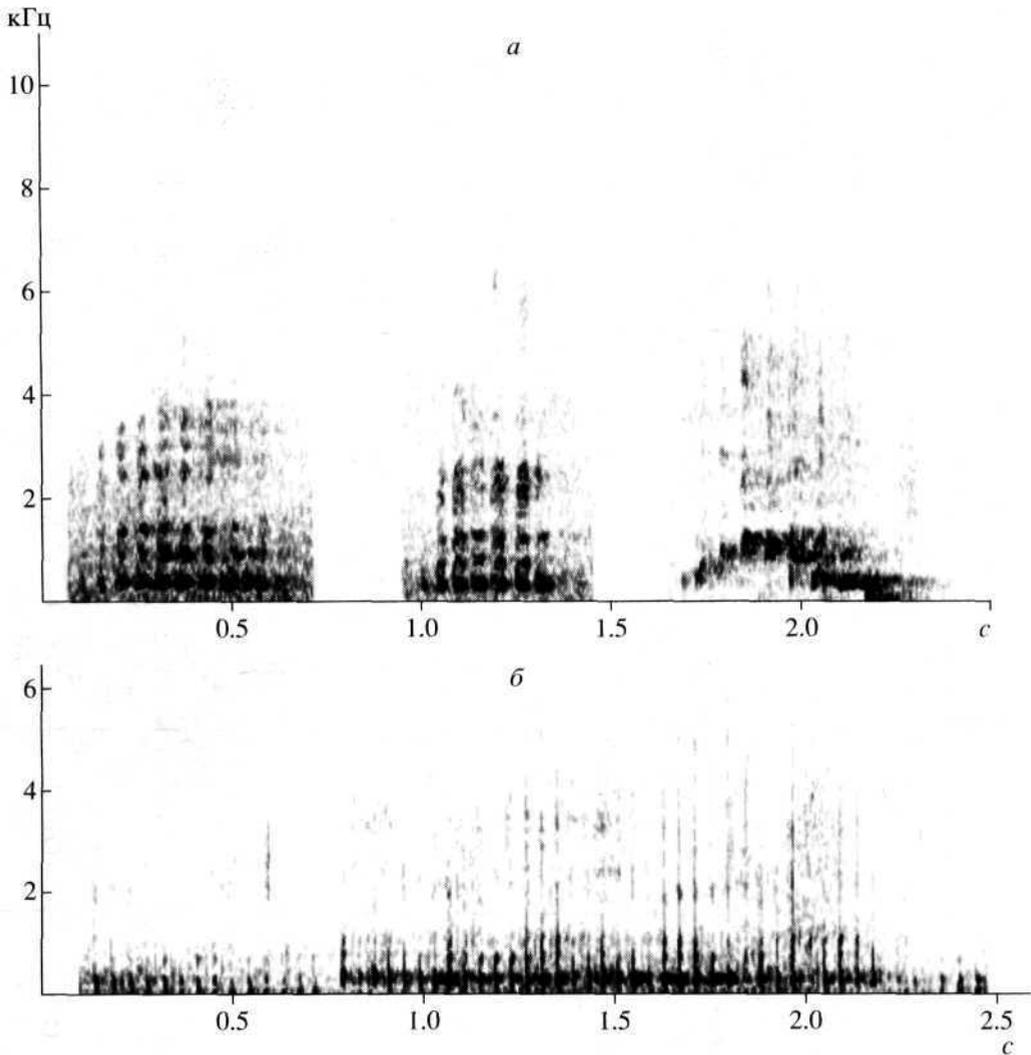


Рис. 1. Сонограммы звуков гепарда с ритмической пульсацией: *a* - слева - трещание самки, в центре - трещание самца, справа - бульканье самца; *б* - воркование самки.

1972; Asa et al., 1992), "explosive yelp" (Kingdom, 1977), "stutter-barking" (Lindburg et al., 1985). Чирканье - тональный звук с очень резким падением частоты, общая длительность которого варьирует от 0.09 до 0.48 с. Иногда также встречается ступенчатая форма частотной модуляции, происходящая в результате неравного распределения энергии и между гармониками, и на протяжении крика. **Вой** (рис. 3). Низкочастотные протяжные тональные звуки длительностью от 0.9 до 1.55 с, с очень слабо выраженной модуляцией частоты.

Шумовая вокализация. Шипение (рис. 2). Звуки длительностью от 0.6 до 1.0 с, с шумовым спектром. Звуковая энергия распределена равномерно по частотному диапазону, за исключением узкой акцентированной полосы от 0.2 до 0.95 кГц.

Переходные звуки (рис. 4). В звуках такой структуры тональный участок (мяуканье или чи-

риканье) на протяжении одной вокализации сменяется участком с пульсацией звука (трещание, рычание или бульканье).

Промежуточные звуки (рис. 4). Были найдены промежуточные формы между трещанием и мяуканьем, между воем и рычанием, а также между воем и мяуканьем; и мяуканьем и чирканьем.

Статистические различия измерений структурных параметров вокализаций разных типов

В криках с пульсацией звука достоверно различались периоды между пульсами следующих типов звуков (величины средних и размеры выборок приведены в таблице): воркование-рычание (критерий Манн-Уитни, $U = 2379.5$; $p < 0.01$); трещание-рычание ($U = 7570$; $p < 0.01$); трещание-воркование ($U = 15507$; $p < 0.01$). Длительность

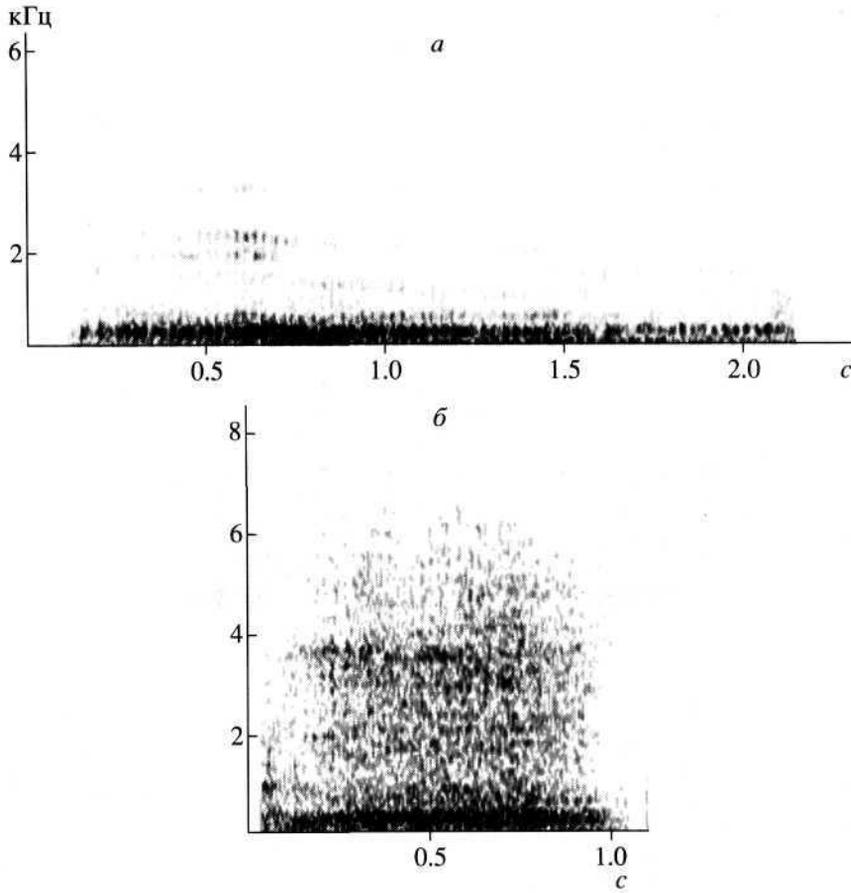


Рис. 2. Сонограммы звуков гепарда с ритмической пульсацией и шумовых: *a* - рычание самца; *б* - шипение самки.

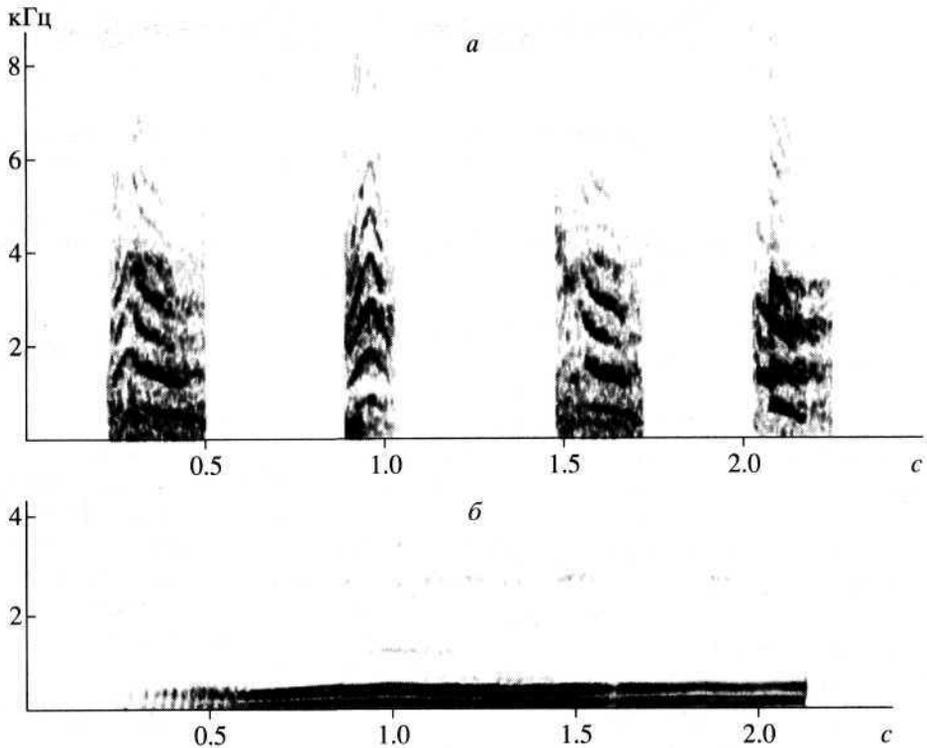


Рис. 3. Сонограммы тональных звуков гепарда: *a* - две слева - мяуканье самца, две справа - чириканье самца; *б* - вой самца.

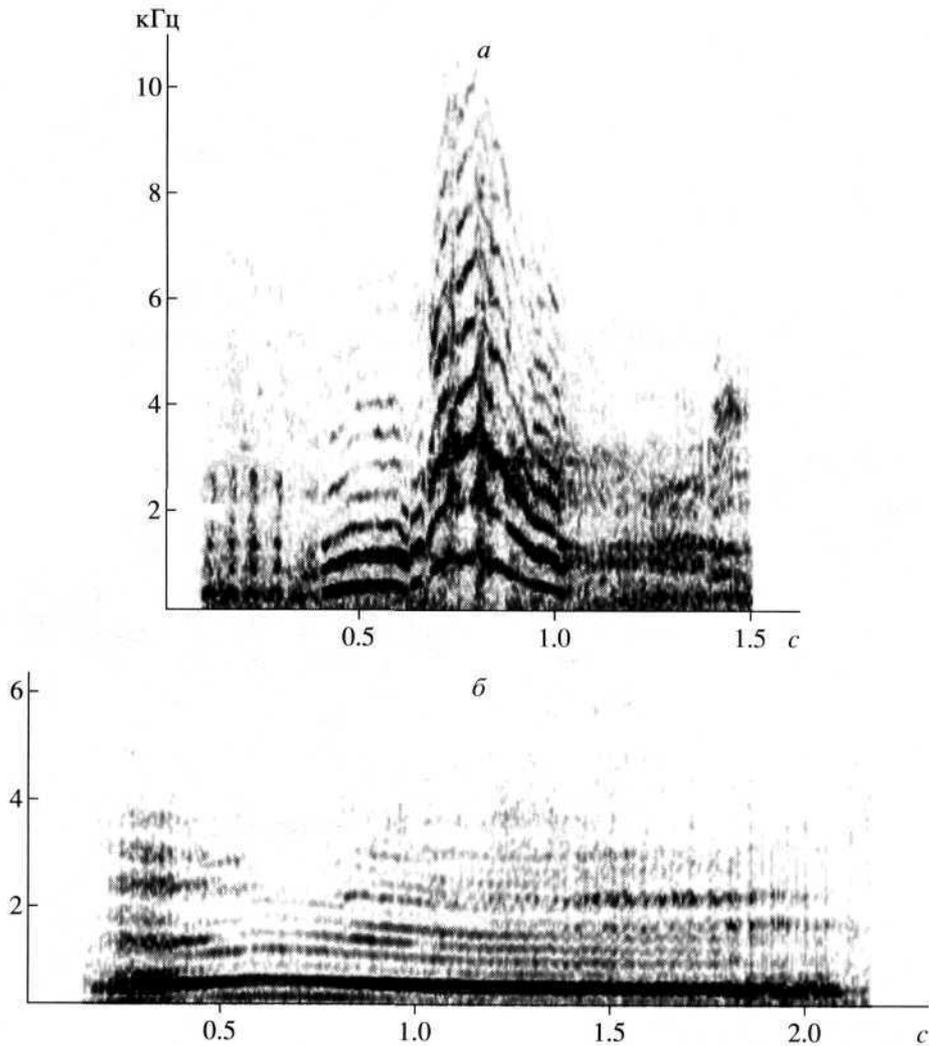


Рис. 4. Сонограммы переходных и промежуточных звуков гепарда: *a* - звук переходной структуры с трещания на мяуканье и далее на рычание самца; *b* - звук промежуточной структуры между воем и рычанием самца.

рычаний была достоверно больше, чем длительность трещаний ($U = 260.5; p < 0.01$).

В тональных криках достоверно различались основные начальные частоты следующих типов звуков: чириканье-мяуканье ($U = 88; p < 0.01$); чириканье-вой ($U = 0; p < 0.01$), мяуканье-вой ($U = 1.5; p < 0.01$). По основной максимальной частоте достоверно различались чириканье и мяуканье ($U = 516.5; p < 0.01$). По основной конечной частоте достоверно различались чириканье и вой ($U = 0; p < 0.01$) и мяуканье и вой ($U = 8; p < 0.01$), чириканье и мяуканье достоверно не различались. По глубине модуляции основной частоты достоверно различались чириканье и вой ($U = 0; p < 0.01$), а также мяуканье и вой ($U = 15; p < 0.01$); чириканье и мяуканье достоверно не различались. По длительности достоверно различались вой и чириканье ($U = 0; p < 0.01$) и вой и мяуканье ($U = 0; p <$

< 0.01), чириканье и мяуканье достоверно не различались.

ОБСУЖДЕНИЕ

Механизмы продукции звуков у гепарда

При звукопродукции у гепарда задействованы по меньшей мере три различных механизма. Так, в работе Фрейзера Сиссома с соавторами (Frazer Sissom et al., 1991), посвященной исследованию звукопродукции у гепардов, пум и домашних кошек, было показано, что тональные звуки у кошачьих издаются путем фонации, тогда как воркование ("rugging") - путем вибрации. При фонации звук генерируется посредством аэродинамически запускаемых вибраций голосовых связок в ларинксе. Воркование же производится посредством механической активации ларингеальных мышц, которая вызывает периодическое соеди-

нение голосовых связок в ларинксе. Воркование производится в течение всего дыхательного цикла, тогда как фонация почти всегда производится только на выдохе. Частота пульсации в ворковании гепарда, по измерениям этих авторов, составляет 26 Гц в фазе выдоха и 21 Гц в фазе вдоха. Эти значения близки к полученным нами данным (23.7 Гц), рассчитанным по измерениям суммарно для обеих фаз дыхания.

Трещание, по данным этих же авторов (в их статье трещание названо "mixed voice and purring"), производится при одновременном действии обоих механизмов, и фонации, и вибрации. Этим, по-видимому, объясняется отмеченная мной гармоническая структура расположения формант в трещании, что неудивительно, поскольку сложный "двойной" механизм звукопродукции этих криков дает на выходе как бы прерывистый тональный сигнал (Frazer Sissom et al., 1991).

При шипении голосовые связки, по-видимому, не участвуют в звукопродукции, и воздушный поток из легких проходит через узкую щель на выходе из вокального тракта, по аналогии с механизмом продукции шипящих звуков в человеческой речи.

Представляет ли вокальный репертуар гепарда континуум структурных форм или набор дискретных типов?

Этот вопрос раз за разом возникает в отношении вокального репертуара любого млекопитающего (см., например, Никольский, 1984; Hauser, 1996), и, по всей видимости, на оба вопроса ответ должен быть утвердительным, по крайней мере, для гепарда.

Дело в том, что по большей части все звуки, производимые вокальным трактом млекопитающего, могут так или иначе укладываться в градуальную систему, представляющую собой непрерывный ряд структурных переходов. В звуковом репертуаре гепарда, например, можно наблюдать континуум меняющихся форм от звуков с очевидной пульсацией до почти тональных. Таким образом, диапазон издаваемых гепардами вокальных форм представляет собой градуальную систему, где крайние точки континуума - мяуканье и трещание - связаны рядом промежуточных форм. В этой системе "тип звука" определяется как некоторый отрезок такого континуума.

Однако есть серьезные аргументы в пользу того, чтобы рассматривать вокальный репертуар гепарда и как набор дискретных типов. Как следует из предыдущего раздела, в основе звукопродукции разных типов лежат разные механизмы, которые могут работать порознь или одновременно, но строго слаженно (как в звуках, относящихся к типу трещание). Возможно, из-за сбоя

дыхания при беспокойстве или возбуждении могут происходить рассогласования в работе этих механизмов, давая на выходе звуки "промежуточной" структуры, которые "смазывают" существующие границы между типами, однако в большинстве случаев не возникает никаких сомнений, к какому типу относится каждый конкретный звук. Таким образом, вокальный репертуар гепарда подходит под определение "градуального репертуара" Марлера (Marler, 1975; Green, Marler, 1979), континуального на уровне звукопродукции и дискретного на уровне восприятия.

Морфологическая основа такой структуры вокального репертуара у млекопитающих обнаружена в работе Юргенса и Плуга (Jurgens, Ploog, 1970), где была показана связь разных типов звуков, издаваемых саймири, с различными участками головного мозга, что свидетельствует о дискретности вокальных типов на уровне мозговых субстратов. Эти данные подтверждают возможность дискретности восприятия, когда некоторый диапазон вокальных форм может восприниматься животным как относящийся к определенному типу, а выходящие за этот диапазон формы - к соседнему типу. Подобный этому механизм существует при восприятии людьми гласных букв речи (В.Н. Сорокин, личное сообщение).

Связь между структурой звуков и состояниями уверенности и неуверенности у гепарда

На рис. 5 показана гипотетическая схема связей между структурными типами вокализаций у гепарда и эмоциональными состояниями уверенности и неуверенности. Эта схема построена прежде всего на оценке различий использования гепардами тональных вокализаций и вокализаций с внутренней пульсацией звука в зависимости от их ролей в социально-асимметричных ситуациях.

Вслед за Шаллером (Shaller, 1972) я могу подтвердить, что гепарды используют в качестве призывного крика две структурно различные вокализации: трещание, с пульсацией звука, и мяуканье/чирикание, тональной структуры. Что стоит за появлением двух разных вокализаций с одной и той же функцией? Анализ различий в характере использования этих звуков может помочь ответить на этот вопрос. В предыдущей работе (Володина, 1997) было показано, что в социально-асимметричных ситуациях, таких как ухаживание самца за самкой и взаимоотношения мать-детеныши, количество издаваемых трещаний и мяуканья/чирикания связано с социальной ролью животного. Во время ухаживания оба партнера издадут как трещание, так и чирикание, но трещание значительно и достоверно преобладает у самца, а чирикание - у самки. Наоборот, при взаимоотношениях между матерями и детенышами доля трещания достоверно и значительно

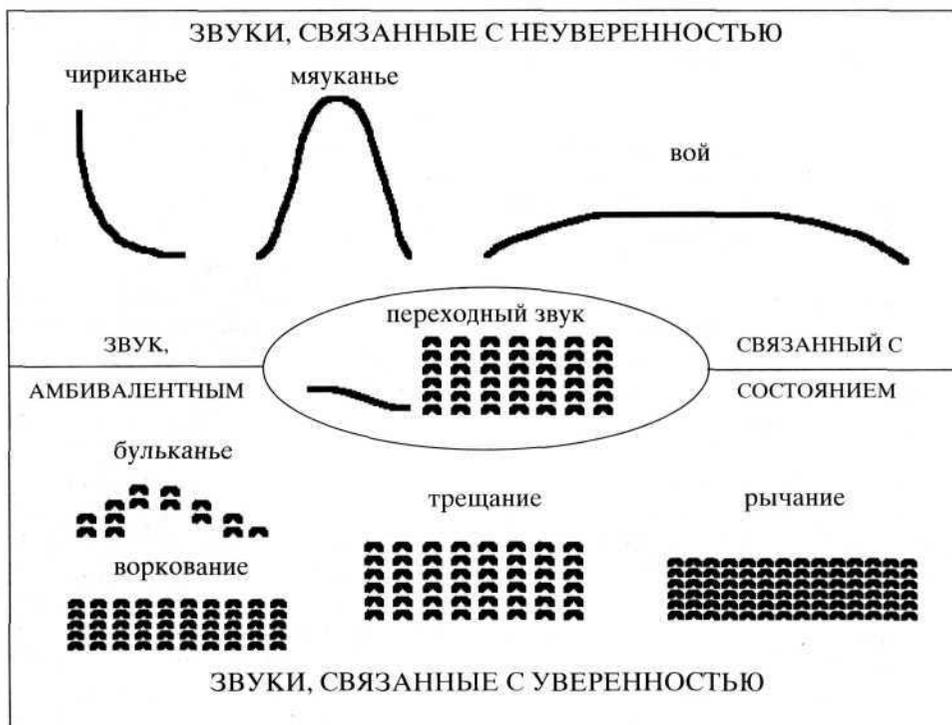


Рис. 5. Схема связи между структурой звуков и эмоциональным состоянием уверенности и неуверенности у гепарда.

но выше у самок, а чирикание/мяукание значительно и достоверно преобладает у детенышей.

Таким образом, пропорция тональных звуков и трещаний связана с асимметрией в социальных взаимоотношениях у гепарда. Поскольку социальная асимметрия взаимоотношений определяется различиями в субъективном эмоциональном состоянии животных, можно предположить, что эти структурно различные, но сходные функционально звуки несут различную эмоциональную нагрузку. Эти различия можно охарактеризовать как субъективную силу или слабость одного животного по сравнению с другим, либо как его уверенность или неуверенность. Термины "уверенность" и "неуверенность" я использую здесь в смысле предсказуемости и непредсказуемости ближайших событий и собственных действий для животных (Sapolsky, 1990). Так, из двух взаимодействующих животных более уверенным будет то, для которого ближайшие события и его собственные действия более предсказуемы. Логично предполагать, что в большинстве случаев более уверенным будет более сильное животное, поскольку оно в большей мере, чем слабое, определяет ход текущих событий. Следовательно, тональные звуки отражают относительную слабость и неуверенность животного в социально-асимметричных ситуациях.

Наличие у гепардов переходных вокализаций, где тональный компонент сменяется участком с

пульсацией звука или наоборот, позволяет наблюдать, как внешние обстоятельства, воздействующие на животное, вызывают изменение его состояния и соответственно структуры звуков. Так, потревоженная наблюдателем во время игры с детенышами самка сменяет трещание на трещание с тональным компонентом (Володина, 1997). По-видимому, эмоциональные состояния, которым соответствуют переходные звуки, можно определить как маргинальные, амбивалентные, конфликтные, либо быстро меняющиеся. Можно также предполагать, что промежуточные звуки соответствуют некоторым "смешанным" состояниям.

Воркование связано у гепарда с комфортным, дружелюбным поведением у довольных, расслабленных животных в спокойной обстановке, где поведение животных вполне предсказуемо как для наблюдателя так, по всей видимости, и для них самих. Следовательно, внутреннее состояние гепардов при издании воркования можно трактовать как уверенное. Имеются литературные данные, подтверждающие, что внутреннее состояние, испытываемое млекопитающими при издании звуков такой структуры, как воркование, для них субъективно приятно, а тональных звуков такой структуры, как чирикание - неприятно. Так, в экспериментах Юргенса (Jurgens, 1976, 1976a) беличьи саймири выключали электрическую стимуляцию, когда электроды были присоединены к тем областям мозга, откуда вызывается

чирикание, и не выключали, если стимулировались области, контролируемые воркование. Кроме того, известно, что локализация по крайней мере некоторых вокальных субстратов, таких как центры рычания и шипения, совпадает у кошачьих и у саймири (Jurgens, Ploog, 1970).

Бульканье сопровождается дружеские встречи в привычной обстановке между хорошо знакомыми друг с другом гепардами одинакового или разного пола после их кратковременного разъединения, вне связи с сексуальной активностью. Такие обстоятельства вполне предсказуемы для обоих животных, следовательно, этот тип звука с ритмической пульсацией также связан с эмоциональным состоянием уверенности.

Рычание и вой довольно затруднительно интерпретировать в терминах уверенности и неуверенности. У гепарда вой функционально, по-видимому, связан с заявлением хозяином его права на территорию и производится при разного рода вторжениях или угрозах вторжений на нее (таких как посадка самки в группу самок-резиденток, посадка самца на территорию самок во время течки, приближение группы людей к гепарду, содержащемуся на большой огороженной территории в Бухарском питомнике). В этих ситуациях животное, с одной стороны, было уверено в своих правах, но в ходе событий для него была доля непредсказуемости. Исходя из этих соображений, на схеме я достаточно условно поместила вой среди "неуверенных" вокализаций.

При рычании гепард угрожает, находясь на короткой дистанции от объекта угрозы. Во время издавания этой вокализации низка вероятность бегства (см. также Jurgens, 1976a), т.е. в этом смысле высока предсказуемость поведения животного как для него самого, так и для окружающих. В ряде случаев, когда были сделаны записи реакции детенышей гепардов на подход служителей и на взятие их в руки, наблюдалась следующая последовательность смены типов вокализаций по мере сокращения дистанции: агрессивная демонстрация с шипением и ударом лапы об пол сменялась рычанием, а затем мяуканьем. Поэтому можно предположить, что рычание производится более уверенным животным, чем мяуканье.

О связи рычания с уверенностью у животных хорошо знают дрессировщики-практики. Так, известный укротитель крупных кошачьих Борис Эдер для установления доминирования дрессировщика над зверем применял болевые воздействия до тех пор, пока агрессивные оскаливания и броски животного сопровождались рычанием. Асимметрия считалась установившейся в тот момент, когда зверь прекращал рычать и ограничивался только оскаливанием. Строго в этот момент все болевые воздействия было необходимо прекратить, иначе была высока вероятность на-

столько сильно подавить животное, что оно оказывалось далее непригодным к дрессировке (К.Т. Сулимов, личное сообщение). Такой жертвой неграмотной работы цирковых дрессировщиков был самец гепарда Оман. Даже помещенный в полувольные условия Бухарского джейраньего питомника, он не был способен поддерживать необходимую величину социальной асимметрии во взаимоотношениях с самкой, и в результате не был способен размножиться. Хотя в его звуковом репертуаре был вой, однако вокализации с ритмической пульсацией отсутствовали.

Из всего сказанного следует, что звуки с ритмической пульсацией, по-видимому, выражают большую уверенность животного, чем тональные звуки.

Связь между структурой звуков и агрессивным поведением у гепарда

На рис. 6 показана схема связи между структурными типами вокализаций у гепарда и агрессивным и неагрессивным поведением. Термин "агрессивное поведение" использован здесь в смысле готовности животного атаковать или активно себя защищать; термин "неагрессивное поведение" охватывает дружественные и умиротворяющие формы поведения.

И рычание, и шипение издаются гепардами при невозможности избежать близкого контакта при нарушении индивидуальной дистанции и сопровождаются угрожающими позами. Следовательно, обе эти вокализации были отнесены к агрессивным, и, по всей видимости, функционально они дублируют друг друга. Шипение также часто следует за рычанием в вокальных последовательностях, которые сопровождают яростную демонстрацию с мощным ударом лапами о субстрат.

Вой также сопровождался агрессивными поведенческими демонстрациями и издавался хозяевами территорий, что обычно было ассоциировано с низкой вероятностью бегства. Например, при посадке самки в группу одна из резидентных самок издавала вой, а вводимая - мяуканье. Эта вокализация также была определена как агрессивная.

Воркование, бульканье, мяуканье и чирикание никогда не отмечали в связи с агрессивным поведением.

Трещание, как правило, не сопровождается открытыми агрессивными демонстрациями, поэтому эту вокализацию можно считать неагрессивной. Правда, я отмечала трещание в связи с поведением защитной угрозы у одной ручной самки при контактах с самцами своей группы, однако эта самка проявляла ряд отклонений в поведении и, всего вероятнее, такое поведение не является типичным. При этом у детенышей гепардов трещание часто используется во время

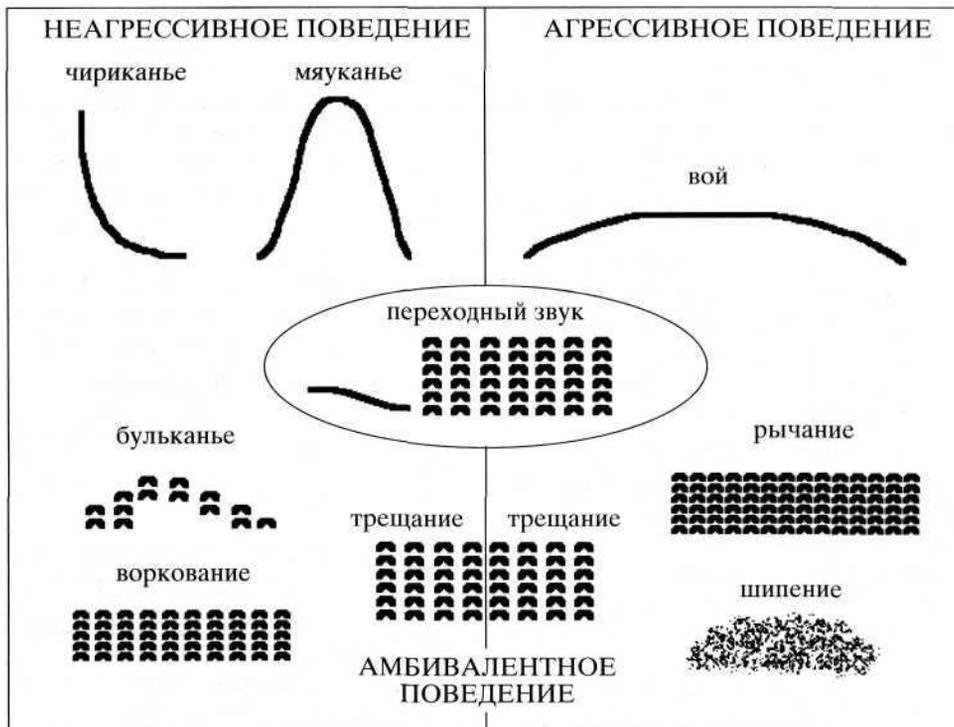


Рис. 6. Схема связи между структурой звуков и агрессивным и неагрессивным поведением у гепарда.

игровой возни, где его можно трактовать как выражение боевого задора или возмущения. Кингдом (Kingdom, 1977) приводит пример агрессивного поведения гепарда в природе, сопровождающегося вокальной демонстрацией, характерной для поведения ухаживания у гепарда: "К одиночному взрослому самцу ... приближался второй самец, который возвещал свое приближение лаем [мяуканье по моей терминологии], перемежающимся с трещанием. ... Внезапно он пустился бежать, ... напал на первого гепарда и ударил его передней лапой. Затем он скрылся в сумерках, все еще продолжая лаять и трещать". Возможно, в этом случае демонстрация полового поведения была совмещена с агрессией, направленной на потенциального сексуального соперника.

Исходя из сказанного, можно утверждать, что в целом не прослеживается четкой связи между структурными признаками звуков и агрессивным поведением у гепарда. Эти данные только отчасти согласуются с мотивационно-структурными правилами Мортон (Morton, 1977).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит сотрудников Московского зоопарка и Бухарского джейраньего питомника; коллег из Московского и С.-Петербургского государственных университетов за помощь в сборе и обработке данных; а также Dr. D.P. Winstel (General

Curator of Columbus Zoo) за предоставленные материалы по содержанию гепардов в зоопарках США; Prof. Dr. W. Wickler (Max-Planck Institut, Germany), Dr. D.G. Lindburg (Zoological Society of San Diego, USA), Dr. G. Peters (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Germany) за просмотр рукописи и ценные комментарии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин И.А., Володина Е.В., 1997. Стресс, приспособительное поведение и благополучие животных в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 9. С. 56-94.
- Володина Е.В., 1997. Вокализация как эмоциональный индикатор у гепарда *Acinonyx jubatus* в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 9. С. 149-162.
- Володина Е.В., Володин И.А., 1996. Вокализации, сопровождающие репродуктивное поведение у редких видов кошачьих (Felidae) // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 6. С. 142-184.
- Володина Е.В., Володин И.А., 1998. Суммация данных при анализе звуков гепарда в неволе // Науч. исслед. в зоол. парках. М. Вып. 10. С. 262-264.
- Мовчан В.Н., Опахова В.Р., 1981. Исследование акустической сигнализации кошачьих (семейство Felidae) в условиях зоопарка // Зоол. журн. Т. 60. С. 601-608.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М: Наука. С. 1-197.
- Adamson J., 1969. The spotted sphinx. L.: Collins and Havill Press. - 1972. Pippa's challenge. L.: Collins and Havill Press.

- Asa C.H., Junge R.E., Bircher J.S., Noble G.A., Sarri K.J., Plotka E.D.*, 1992. Assessing reproductive cycles and pregnancy in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) by vaginal cytology // *Zoo Biol.* V. 11. P. 139-151.
- Broom D.M. Johnson K.G.*, 1993. Stress and animal welfare. L.: Chapman & Hall. P. 1-211.
- Dessereau B., Olson C., Thompson N.S.*, 1995. Human cries as honest signals // ASAB Summer Meeting "Behavioural Mechanisms and Evolution", Leiden.
- Frazer Sissom D.E., Rice S.D.A., Peters G.*, 1991. How cats purr // *J. Zool.* V. 223. P. 67-78.
- Green S., Marler P.*, 1979. The analysis of animal communication / Eds. Marler P., Vandenbergh J. Social behavior and communication, Handbook of behavioral neurobiology. V. 3. N.-Y.: Plenum Press. P. 73-158.
- Hauser M.D.*, 1996. The evolution of communication. Cambridge: MIT Press. P. 1-760.
- Huang B., Lu H., Yu Ch., Liu M.*, 1994. Oestrous and copulatory behavior of rearing xinjang-mongolia beaver // *Acta Theriol. Sin.* V. 14. P. 260-264.
- Jürgens U.*, 1976. Reinforcing concomitants of electrically elicited vocalizations // *Exp. Brain Res.* V. 26. P. 203-214. - 1976a. Positive and negative reinforcing properties of electrically elicitable vocalizations in the squirrel monkey / Eds. Wanquier A., Rolls E.T. Brain stimulation reward. Amsterdam-Oxford-N.-Y. P. 397-402.
- Jürgens U., Ploog D.*, 1970. Cerebral representation of vocalization in squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* V. 10. P. 532-554.
- Kingdom J.*, 1977. Cheetah. / East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. V. 3, pt. A (Carnivores). L.-N.-Y.: Academic Press.
- Leger D.W., Didrichsons I.A.*, 1994. An assessment of data pooling and some alternatives // *Animal Behav.* V. 48. P. 823-832.
- Lindburg D.*, 1990. Preceptive calling by female lion-tailed macaques // *Zoo Biol.* V. 9. P. 437-446.
- Lindburg D., Millard S., Lasley B.*, 1985. Induced estrus in the cheetah // *AAZPA Ann. Proc.* P. 560-562.
- Marler P.*, 1975. On the origin of speech from animal sounds / Eds. Kavanagh J.F., Cutting J. The role of speech in language. Cambridge: MIT Press. P. 11-37.
- Morton E.S.*, 1977. On the occurrence and significance of motivation - structural rules in some bird and mammal sounds // *Amer. Natur.* V. 111. P. 855-869.
- Peters G.*, 1978. Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae) // *Zeit. Zool., Spixiana. Suppl.* 1. P. 1-283. - 1981. Das Schnurren der Katzen (Felidae) // *Säugetierkundliche Mitteilungen.* V. 40. P. 30-37. - 1983. Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae) // *Bonner Zool. Beiträge.* V. 34. P. 107-127. - 1984. On the structure of friendly close range vocalizations in terrestrial carnivores (Mammalia: Carnivora: Fissipedia) // *Zeit. Sauget.* V. 49. P. 157-182.
- Sapolsky R.M.*, 1990. Adrenocortical function, social rank, and personality among wild baboons // *Biol. Psychiatry.* V. 28. P. 862-878.
- Schaller G.B.*, 1972. The Serengeti Lion. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Smith H.J., Newman J.D., Bernhards D., Symmes D.*, 1983. Effects of reproductive state on vocalizations in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *Folia Primatol.* V. 40. P. 233-246.
- Weary D.M., Fraser D.*, 1995. Calling by domestic piglets: reliable signals of needs? // *Anim. Behav.* V. 50. P. 1047-1055. - 1995a. Signaling need - costly signals and animal-welfare assessment // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 44. P. 159-169.
- Zar J.H.*, 1984. Biostatistical analysis. New-Jersey: Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs.

VOCAL REPERTOIRE OF THE CHEETAH *ACINONYX JUBATUS* (CARNIVORA, FELIDAE) IN CAPTIVITY: SOUND STRUCTURE AND THEIR POTENTIAL FOR ESTIMATING THE STATE OF ADULT ANIMALS

E. V. Volodina

Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

Vocalization is a broad potential source of information about the internal state of animals. This information may provide a correct estimate of animal behavior and of the most favorable conditions for holding and breeding them in captivity. The sound indicators of animal's welfare may be applied without traumatic manipulations, which is especially important for such a rare and endangered species as the cheetah (*Acinonyx jubatus*). Eight sound types were distinguished and attributed to three classes - pulsed, tonal, and noisy. The classification proposed is discussed with respect to various mechanisms of producing different sounds. A hypothetical diagram of the correlation between the sound structure and states of confidence/diffidence and aggressiveness/nonaggressiveness in the cheetah is considered.