

## ВОКАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И АКУСТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГОННЫХ КРИКОВ ИЗЮБРЯ В ПРИМОРЬЕ

© 2015 г. И. А. Володин, Е. В. Володина, О. В. Сибирякова, С. В. Найденко,  
Х. А. Эрнандес-Бланко, М. Н. Литвинов, член-корреспондент РАН В. В. Рожнов

Поступило 19.02.2015 г.

DOI: 10.7868/S0869565215170284

Благородный олень *Cervus elaphus* образовался как вид в Центральной Азии, в Таримском бассейне, примерно два миллиона лет назад, и оттуда распространился двумя ветвями: западной, через Кавказ и Карпаты в Западную Европу, и восточной, через Тянь-Шань, Алтай, Сибирь и далее в Северную Америку [1–3]. В пределах современного ареала, охватывающего всю Голарктику, этот вид образует множество подвидов, которые отличаются друг от друга не только размерами и морфологией, но и структурой гонных криков самцов [1, 2]. Самцы европейских подвидов: шотландского *C.e. scoticus* [4], корсиканского *C.e. corsicanus* [5] и испанского *C.e. hispanicus* [6, 7] издают низкочастотные гонные крики-ревы. В то же время самцы сибирских и североамериканских подвидов: алтайского марала *C.e. sibiricus* [1, 8], канадского вапити *C.e. canadensis* [9] и вапити Рузвельта *C.e. roosevelti* [10] издают очень высокочастотные звуки, которые в англоязычной литературе носят название буглей (bugle).

В гонных криках бухарского подвида *C.e. bactrianus*, живущего в центре происхождения вида, присутствуют и низкая, и высокая основные частоты, которые могут встречаться как одновременно, так и по отдельности [1]. Таким образом, центрально-азиатский бухарский подвид издает гонные крики с двумя частотами, тогда как западные подвиды — только с низкой, а восточные — только с высокой основной частотой. Такая ши-

рокая изменчивость структуры гонных криков может рассматриваться как природный эксперимент по эволюции коммуникативного поведения. О подвидовой изменчивости гонных криков самцов благородного оленя известно уже давно [1], но до сих пор неизвестно, какие эволюционные факторы ответственны за эту изменчивость, какие механизмы, морфологические или акустические, лежат в основе криков. Отсутствуют данные, как развиваются эти крики в онтогенезе у разных подвидов благородного оленя. Необходим синтез данных по акустической структуре, половым особенностям, онтогенезу, морфологии и физиологии вокальных систем разных подвидов. Особый интерес для этого представляют сибирские подвиды — марал и изюбрь *C.e. xanthopygus*, хорошо различающиеся по генетическим маркерам [3]. Однако их вокальное поведение гораздо менее изучено, чем у европейских и американских подвидов благородного оленя, структура гонных криков самцов марала описана лишь в нескольких работах [1, 8], а для изюбря известна единственная спектрограмма гонного крика без детального описания акустической структуры [1].

Учеты оленей по голосу часто используют в качестве показателя численности. Охотоведы используют от одного до нескольких учетов на слух за период гона, но они могут не совпадать с пиком гона [11]. Автоматизированные системы записи могут быть использованы для валидации учетов оленей на слух. Такие системы работают автономно, в отсутствие учетчиков, по заранее заданному расписанию днем и ночью и день за днем. Это позволяет проводить долговременные записи в течение сезона для оценки динамики вокальной активности в популяциях оленей [8, 12].

Целью нашего исследования, проведенного с использованием автоматических звуковых регистраторов, было определение зависимости вокальной гонной активности самцов изюбря от времени суток и температуры воздуха и предварительное описание структуры гонных криков сам-

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

E-mail: volodinsvoc@gmail.com

Московский зоопарк

Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова

Российской Академии наук, Москва

Государственный природный заповедник  
“Уссурийский” им. В.Л. Комарова

Дальневосточного отделения  
Российской Академии наук, Уссурийск

цов изюбря в сравнении с криками других подвидов благородного оленя во время гона.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран с 18 сентября по 16 октября 2014 г. в восточной части государственного природного заповедника “Уссурийский” им. В.Л. Комарова ДВО РАН. Для записи звуков (22.05 кГц, 16 бит, стерео) использовали шесть автоматических звуковых регистраторов-сонгметров Song-Meter SM2+ (“Wildlife Acoustics Inc.”, США) с двумя микрофонами круговой направленности, расположенными горизонтально под углом в 180° относительно друг друга. Сонгметры были размещены по долинам рек Суворовка и Карявая с минимальным расстоянием между соседними, равным 1 км. Два сонгметра постоянно находились на своих местах, четыре других перемещали на разные точки записи для повышения вероятности записи криков изюбрей.

Запись звуков была ежедневной в режиме: 5 мин записи, 25 мин перерыв на все шесть сонгметров – суммарно 4 ч в сутки на каждый сонгметр. Такой режим позволял рассчитать динамику гонной активности по дням и по часам в течение суток. Для того чтобы исключить возможность одновременной записи одного крика, периоды записи между соседними сонгметрами были десинхронизированы. Во время записи сонгметры регистрировали также температуру воздуха с интервалом 1 раз в 5 мин. Кроме этого, с 29 сентября по 16 октября с 19:00 до 07:00 сонгметры также автоматически включались в промежутках между 5-минутными записями основного режима, что дополнительно дало более 9 ч записей в период наибольшей акустической активности (темное время суток) на каждый сонгметр. Суммарная длительность всех записей составила 880 ч.

Для оценки динамики гонной активности для 15-дневного периода с 15:00 18 сентября по 15:00 3 октября с помощью спектрографической программы Avisoft SASLab Pro (“Avisoft Bioacoustics”, Германия) были подсчитаны все гонные крики, записанные на сонгметр на водоразделе рек Суворовка и Карявая (43°39'11" N, 132°38'38" E) вне зависимости от их качества, в том числе слабые, не слышимые в шуме, но видимые на экране компьютера. Суммарная выборка составила 611 криков. Число зарегистрированных криков для каждого часа записи позволило рассчитать динамику рева по дням в течение 15-дневного периода (по средним значениям за сутки, суммарно по всем 24 ч записи) и от часа к часу в течение суток (по средним показателям за данный час, суммарно по всем 15 дням). Для каждого часа записи была рассчитана средняя температура и аналогичным образом была рассчитана ее суточная и почасовая динамика.

Для описания структуры гонных криков самцов изюбря было отобрано 202 крика хорошего качества. С помощью программы Avisoft SASLab Pro для каждого из них измерили длительность, максимальную и минимальную основную частоту в окне спектрограмм, построенных с частотой дискретизации 11.025 кГц, окном Хемминга, длиной быстрого преобразования Фурье (FFT-length) – 1024 точки; перекрыванием по частотной оси (frame) – 50%; перекрыванием по временной оси (overlap) – 93.75%.

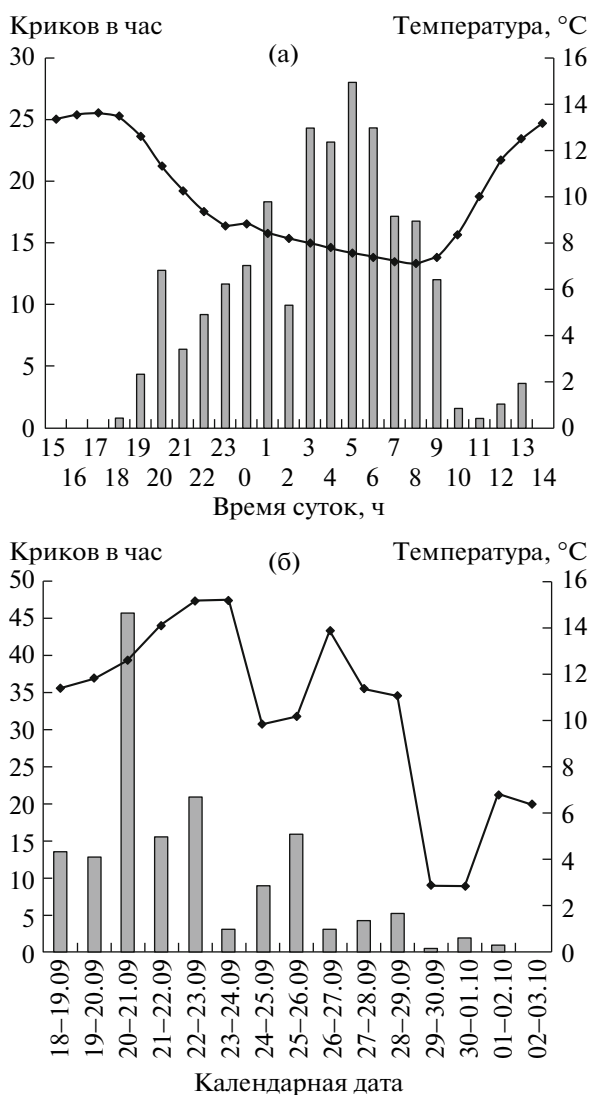
Статистический анализ проводили с помощью программы STATISTICA (“StatSoft Inc.”, США), результаты представляли в виде  $\bar{X} \pm SD$ . Для оценки влияния температуры на динамику рева использовали коэффициент корреляции Пирсона. Для оценки совместного влияния на гонную активность (число криков в час) температуры воздуха, часа суток и дня записи звуков использовали многофакторный дисперсионный анализ (GLM), в котором час суток и день записи вводили как категориальные факторы, а температуру – как континуальный фактор.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Максимум числа криков в час наблюдали в темное время суток, с 03:00 до 06:00, а с 14:00 до 17:00 гонные крики полностью отсутствовали (рис. 1). В первую половину темного времени суток (с 20:00 до 01:00) изюбри ревели почти вдвое реже, чем во вторую (с 02:00 до 07:00) – 11.9 и 21.2 криков в час соответственно. Число криков в час достоверно отрицательно коррелировало с температурой воздуха ( $r = -0.79, p < 0.001, n = 24$ ).

Поскольку в середине дня изюбри не кричали, мы разделили весь период записи на 15 сут, считая сутки с 15:00 до 14:00 следующего дня (рис. 1). Число криков было в четыре раза выше в первые семь ночей, с 18 по 25 сентября (в среднем 17.35 криков в час), чем в последующие семь ночей, с 25 сентября по 2 октября (в среднем 4.57 криков в час). В 15-ю ночь криков не было. Максимум криков приходился на третью ночь, с 20 на 21 сентября (в среднем 47.75 криков в час). Число криков в час положительно коррелировало со среднесуточной температурой воздуха, однако корреляция не достигала порога достоверности ( $r = 0.44, p = 0.10, n = 15$ ).

Поскольку температура воздуха зависела как от времени суток, так и от даты записи, мы оценили совместное влияние этих трех факторов на число гонных криков в час с помощью многофакторного дисперсионного анализа. Все три фактора достоверно влияли на гонную активность изюбрей, однако, согласно критерию Фишера, температура воздуха ( $F_{1, 321} = 26.7, p < 0.001$ ) и дата записи ( $F_{14, 321} = 14.6, p < 0.001$ ) сильнее влияли на



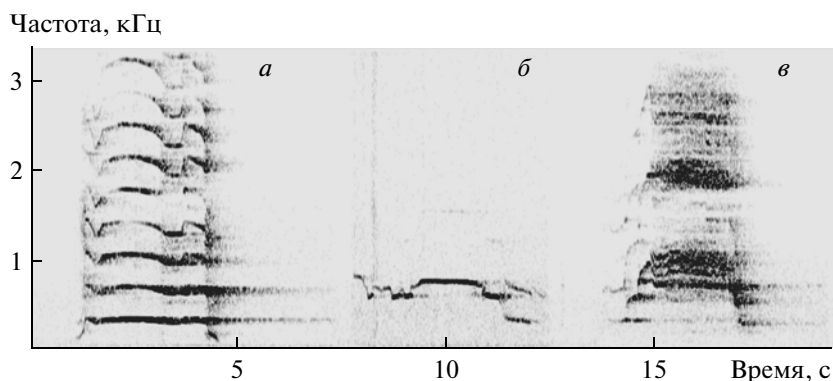
**Рис. 1.** Динамика рева изюбря (криков в час, столбики) и температура воздуха (линия) в зависимости от времени суток (а) и ночи записи звуков (б).

число гонных криков изюбря по сравнению с часом суток ( $F_{23, 321} = 2.0, p = 0.004$ ).

Сравнение с данными других исследований показало, что время суток и температура могут по-разному влиять на гонную вокальную активность благородного оленя. В альпийской популяции в Италии самцы кричали преимущественно по ночам и рано утром в основном между 05:00 и 07:00 [13]. Однако на шотландском о-ве Рум [14], как и фермерские самцы оленя во Франции [15], самцы преимущественно кричали днем. В природной популяции марала крики самцов регистрировались в течение ночи достаточно равномерно с небольшим подъемом к рассветным часам [8]. В двух фермерских популяциях марала в Центральной России суточный цикл вокальной активности самцов также различался: в первой — самцы кричали в темное время суток с 18:00 до 09:00, во второй — преимущественно около 09:00 и около 17:00 во время кормления животных [12].

В отличие от нашего исследования изюбрей в двух фермерских популяциях марала оценка влияния температуры воздуха, наряду с влиянием сезона и времени суток, показала отсутствие достоверного эффекта температуры на число гонных криков [12]. В природной альпийской популяции влияние температуры на вокальную активность самцов в течение двух гонных сезонов также отсутствовало [13], а во Франции 31-летнее исследование продемонстрировало отрицательную связь между температурой и учетными данными ревов, что может объясняться снижением активности животных при увеличении температуры [11]. Аналогично исследование гонной вокальной активности у свободноживущих маралов выявило отрицательную связь между числом криков и температурой воздуха [8].

Большинство гонных звуков изюбрей представляли собой одиночные крики (рис. 2), и толь-



**Рис. 2.** Спектрограммы трех гонных криков самцов изюбря, записанных с помощью сонгметров; (а) — низкочастотный рев, (б) — высокочастотный рев, (в) — высокочастотный рев с хаотическим сегментом. Спектрограммы построены с частотой дискретизации 11.025 кГц, окном Хемминга, длиной быстрого преобразования Фурье (FFT — 1024 точки), перекрытием по частотной оси (frame) — 50%, перекрытием по временной оси (overlap) — 75%.

ко иногда после главного (более длинного) крика следовал один или несколько коротких. Длительность главных криков в среднем составляла  $3.41 \pm 0.65$  с и варьировалась от 1.46 до 4.95 с. Максимальная основная частота в среднем составляла  $0.66 \pm 0.15$  кГц (от 1.01 до 0.32 кГц), минимальная основная частота —  $0.19 \pm 0.05$  кГц (от 0.09 до 0.44 кГц).

Длительность гонных криков изюбрей оказалась сходной с длительностью гонных криков маралов Хакасии и Алтая и вапити Северной Америки, которые, как и изюбри, во время гона также преимущественно издают одиночные высокочастотные долгие крики. Длительность криков маралов Хакасии варьируется от 2.09 до 4.63 с, в среднем составляя 3.1 с [8], длительность ревов маралов Алтая, как правило, превышает 2–3 с [1], а длительность ревов канадских вапити немного короче — 2.4–2.9 с [9]. Вместе с тем длительность главных гонных криков самцов европейских подвидов благородного оленя значительно короче, составляя у корсиканского подвида в среднем 1.8 с [5], у шотландского подвида 1.9 с [4] и у испанского подвида 2.0–2.5 с [6, 7]. Только у испанского подвида [6] верхняя граница длительности криков (3.8 с) достигает средних значений, характерных для изюбря.

Основная частота гонных криков изюбрей (0.66 кГц) намного ниже, чем у канадских вапити (2 кГц) [9] или вапити Рузвельта (более 1.5 кГц) [10]. Средняя максимальная основная частота криков маралов Хакасии (1.23 кГц, [8]) также почти в два раза выше, чем у изюбрей, хотя самые высокочастотные крики изюбрей (1.01 кГц) перекрываются по частоте с самыми низкочастотными криками маралов (0.79 кГц). Нижняя граница максимальной основной частоты криков изюбрей (0.32 кГц) совпадает с наивысшими значениями максимальной основной частоты в криках испанского подвида (0.34 кГц, [6]), который издает самые высокочастотные крики из всех европейских благородных оленей [6, 7]. Минимальная основная частота криков изюбря также находится между средними значениями для марала (0.29 кГц, [8]) и испанского подвида (0.11–0.12 кГц, [6, 7]).

Таким образом, гонные крики самцов изюбря самые низкочастотные из всех восточных подвидов благородного оленя, хотя и гораздо выше, чем крики любого из западных подвидов. Значительные различия в частоте гонных криков маралов и изюбрей позволяют использовать их в качестве

подвидового диагностического признака наряду с морфологическими и генетическими особенностями подвидов. Для выяснения эволюционных причин широкой изменчивости гонных вокальных демонстраций самцов у благородного оленя необходимо более тщательное исследование акустических характеристик и встречаемости различных паттернов модуляции основной частоты гонных криков разных подвидов.

Авторы выражают благодарность А.В. Клёновой и А.Д. Пояркову за предоставление оборудования для сбора данных для нашего исследования. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 12–04–00260а и 15–04–06241а).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Никольский А.А.* Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 197 с.
2. *Гентнер В.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Вышш. шк., 1961. С. 121–172.
3. *Кузнецова М.В., Данилкин А.А., Холодова М.В.* // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 4. С. 391–398.
4. *Reby D., McComb K.* // Anim. Behav. 2003. V. 65. P. 519–530.
5. *Kidjo N., Cargnelutti B., Charlton B.D., et al.* // Bioacoustics. 2008. V. 18. P. 159–181.
6. *Frey R., Volodin I., Volodina E., et al.* // J. Anat. 2012. V. 220. P. 271–292.
7. *Volodin I., Matrosova V., Volodina E., et al.* // Acta ethol. 2015. V. 18. P. 9–19.
8. *Volodin I.A., Volodina E.V., Frey R., et al.* // Rus. J. Theriol. 2013. V. 12. P. 99–106.
9. *Feighny J.J., Williamson K.E., Clarke J.A.* // J. Mammal. 2006. V. 87. P. 1072–1077.
10. *Bowyer R.T., Kitchen D.W.* // Amer. Midl. Natur. 1987. V. 118. P. 225–235.
11. *Douhard M., Bonenfant C., Gaillard J.-M., et al.* // Wildlife Biol. 2013. V. 19. P. 94–101.
12. *Володина Е.В., Володин И.А., Голосова О.С.* В сб.: VI Всемирный конгресс мараловодов. Усть-Камнегорск, 2014. С. 14–18.
13. *Bocci A., Telford M., Laiolo P.* // Ethol. Ecol. & Evolut. 2013. V. 25. P. 52–69.
14. *Clutton-Brock T.H., Albon S.D.* // Behaviour. 1979. V. 69. P. 145–170.
15. *Pepin D., Cargnelutti B., Gonzalez G., et al.* // Appl. Anim. Behav. Sci. 2001. V. 74. P. 233–239.