

УДК 591.582+599.735.5

АНТИЛОПА, КРИЧАЩАЯ ЧЕРЕЗ НОС: СТРУКТУРА ЗВУКОВ И ВЛИЯНИЕ ПОЛОВОГО ОТБОРА НА ВОКАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ У САЙГАКА (*SAIGA TATARICA*)

© 2009 г. И. А. Володин^{1, 2}, Е. В. Володина², К. О. Ефремова¹

¹Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

²Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2008 г.

Хобот сайгаков, который эволюционно развился как адаптация для фильтрации пыли при быстром передвижении (Банников и др., 1961), используется этими антилопами также при издавании звуков. В этой статье описаны структурные особенности трех типов звуков, издаваемых сайгаками в неволе: фыркания, рокота и пульсирующего звука. Мы проанализировали параметры пульсирующего звука у всех половозрастных групп сайгаков, включая детенышей, молодых самцов, взрослых самок и взрослых самцов. Обнаруженные особенности структурных признаков этого типа звука были обусловлены различиями в размерах между издающими их животными. Однако, помимо различий, связанных с размерами животных, у взрослых самцов во время гона пульсирующие звуки претерпевали дополнительные изменения за счет использования гаремными самцами специфической вокальной позы. Эта поза, при которой сайгаки сильно напрягают и вытягивают хобот, вызывала дополнительное снижение формантных частот в звуках. Поскольку у млекопитающих низкие формантные частоты связаны с крупными размерами тела, снижение формантных частот в криках гаремных самцов сайгака приводит к вокальному преувеличению размера, при котором кричащее животное на слух кажется больше, чем оно есть на самом деле. Полученные данные обсуждаются в связи с возможным влиянием полового отбора на вокальное поведение сайгака.

Сайгак – единственная крупная антилопа, у которой сильно увеличенное преддверие носа образует хобот. Сайгаки обитают в аридных степях и кочуют на дальние расстояния, используя энергетически экономный аллюр – иноходь (Гептнер и др., 1961; Соколов, Жирнов, 1998). Чтобы обеспечить максимальную свободу плечевой мускулатуре, при иноходи сайгаки держат голову низко над землей на горизонтально вытянутой шее. Движущиеся стада поднимают густые клубы пыли, в которые постоянно погружены головы сайгаков. Поэтому наиболее вероятно, что хобот сайгака эволюционно возник для фильтрации пыли (Банников и др., 1961). Подтверждением этому служат частые находки сцементированных слизью комочков пыли в носовых преддвериях сайгака (Банников и др., 1961). Однако в размерах хобота имеется выраженный половой диморфизм, который становится еще более заметным в период гона (Соколов, Жирнов, 1998; Данилкин, 2005). Этот диморфизм, превышающий обусловленный различиями в размерах самцов и самок, нельзя полностью объяснить только функцией хобота как фильтра пыли (Frey et al., 2007).

Для сайгаков характерна полигинная система размножения, при которой самец собирает гарем до нескольких десятков самок и защищает его от

других самцов. Гон длится с декабря по январь; спаривания происходят в сумерках и по ночам (Банников и др., 1961; Соколов, Жирнов, 1998; Данилкин, 2005). Во время гона самцы издают через нос громкие пульсирующие звуки, принимая во время криков специфическую вокальную позу с закидыванием головы вверх. При этом они сильно напрягают и вытягивают свой хобот; в то время как рот плотно закрыт (Frey et al., 2007).

Как и у других млекопитающих, у сайгака источником голоса служат расположенные в гортани голосовые связки, частота колебаний которых определяет основную частоту звуков (Сорокин, 1985; Titze, 1994; Frey et al., 2007). Генерируемый источником звук до выхода во внешнюю среду проходит через вокальный тракт, который работает как акустический фильтр, перераспределяющий звуковую энергию. Это приводит к появлению формант – резонансных частотных областей, на которых сосредоточено большинство энергии звука (Фант, 1964; Fitch, Hauser, 2002). Длина вокального тракта, частью которого является хобот сайгака, определяет положение формантных частот, которые у млекопитающих служат надежными показателями размеров тела (Fitch, Hauser, 2002). Удлинение хобота снижает формантные частоты издаваемых через нос кри-

ков сайгака, и животное на слух кажется больше, чем оно есть на самом деле (Frey et al., 2007). Это явление встречается также у других млекопитающих и носит название “вокального преувеличения размера” (Fitch, Reby, 2001; Fitch, Hauser, 2002; McElligott et al., 2006). Громкие пульсирующие звуки взрослых самцов в период гона и вне гона были описаны ранее (Frey et al., 2007), однако структурные особенности других звуков сайгака, а также их развитие в онтогенезе и половой диморфизм до сих пор не были изучены.

Целью нашего исследования было описать разнообразие звуков сайгаков в неволе, оценить половозрастные различия в структуре пульсирующих звуков, проследить изменение структуры этих звуков в ходе онтогенеза, а также обсудить возможное влияние полового отбора на вокальное поведение сайгака.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили с 2001 по 2007 гг. в Зоопитомнике Московского зоопарка в Волоколамском р-не Московской обл. В период гона в январе сайгаков содержали в вольерах от 1 до 3 га в разные годы; группами по 5–20 самок и одного взрослого самца. Поскольку гон продолжался около 4 недели, в некоторые годы гаремного самца в стаде спустя две недели заменяли другим самцом. Вне периода гона взрослых самцов содержали поодиночке в небольших деревянных загонах без зрительного контакта с другими сайгаками. В 2001 г. молодых самцов (в возрасте 8–9 мес) содержали вместе с двадцатью самками отдельно от взрослых самцов в вольере площадью 100 м². В той же вольере в разные годы содержали самок с детенышами текущего года рождения. В 2004 г. одного из детенышей (самку) из группы матерей с детенышами выкармливали искусственно до 5-мес возраста. Взрослых самцов индивидуально различали по ушным меткам, звуки молодых самцов и взрослых самок записывали без индивидуальной идентификации.

Запись звуков проводили с помощью кассетного магнитофона Sony WM-D6C с конденсаторными микрофонами Sennheiser K6-ME64 или K6-ME66. Сопутствующее двигательное поведение записывали на видеокамеры Sony CCD-TRV228E или DCR-TRV-40E. Дистанция до животных варьировала от 1 до 10 м. Крики в течение гона в разные годы были записаны от пяти взрослых самцов, крики вне гона – только от одного взрослого самца. Крики девяти молодых самцов были записаны в январе 2001 г. Крики более чем двадцати взрослых самок были записаны в разные годы как в течение гона в январе, так и во время молочного вскармливания детенышей в июне-августе. Крики одного детеныша-самки, выкармливаемой искусственно, были записаны в возрасте

1,5, 3 и 5 мес, в течение 1–2 дней в каждом из возрастов.

Звуки были оцифрованы и проанализированы с помощью профессиональной спектрографической программы Avisoft SASLab Pro v. 4.3 с частотой дискретизации 22.05 кГц и разрешением 16 бит. Видеофрагменты были оцифрованы с помощью программы Adobe Premiere v. 6.0 со скважностью 25 кадров/с и разрешением 720 × 576 пикселей. Для оценки изменений поз животных во время криков был использован покадровый анализ видеозаписей.

Период пульсации и длительность звуков были измерены с помощью экранного курсора в главном окне программы Avisoft со следующими установками: окно Хэмминга; длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрытие по частотной оси (frame) 50%. Частотное разрешение спектрографического анализа составляло 43 Гц, временное разрешение варьировало от 0.1 до 1.5 мс в зависимости от величины перекрытия по временной оси (overlap), которую подбирали в соответствие со структурой анализируемого звука. Все измерения автоматически заносились в базу данных Excel. Анализ осциллограмм звуков сайгака показал, что частота пульсации представляла собой частоту вибраций голосовых связок (то есть основную частоту крика f_0). Поэтому мы рассчитывали основную частоту звуков как величину, обратную среднему для крика периоду пульсации (рис. 1).

Для пульсирующих звуков, помимо длительности и параметра, определяемого источником звука (основной частоты), мы измеряли также параметры, определяемые вокальным трактом – частоту первой форманты и формантную дисперсию. Формантные частоты измеряли в программе Praat v. 4.3.21 с помощью алгоритма линейного предсказательного кодирования (linear predictive coding, LPC), специально созданного для расчета резонансных частот спектра звуков (обзор – Owren, Bernacki, 1998). LPC-анализ позволяет сглаживать многочисленные спектральные пики и выделяет среди них наиболее значимые. Это позволяет получать повторяемые, количественные измерения значений главных частотных пиков, причем на результаты измерений влияют только выбранные параметры аналитического окна, зависящие в первую очередь от длины вокального тракта. Первоначально созданный для анализа человеческой речи, LPC-анализ в последние 10 лет широко применяется для измерения частот формант звуков самых разных видов млекопитающих и птиц (к примеру, Riede, Fitch, 1999; Fitch, Reby, 2001; Reby, McComb, 2003; McElligott et al., 2006).

Мы измеряли формантные частоты для целого пульсирующего звука или для части звука с хорошо видимой формантной структурой. Для вы-

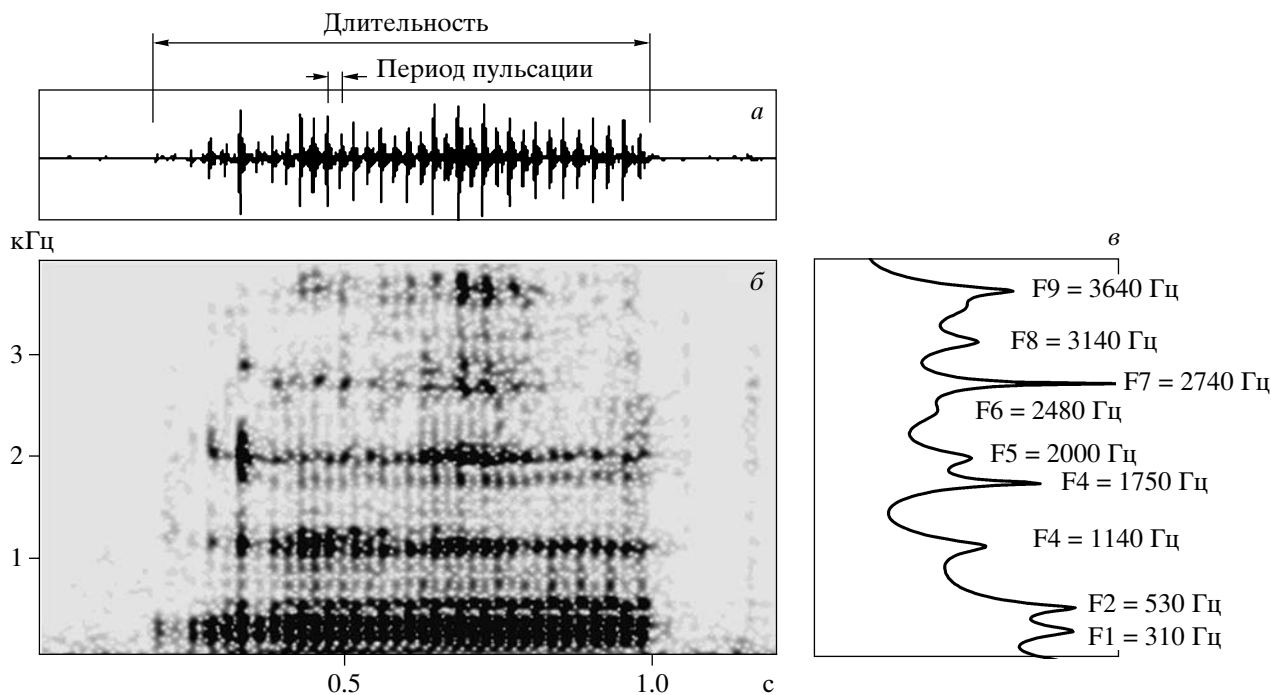


Рис. 1. Осциллограмма (а) и спектрограмма (б) пульсирующего звука взрослого самца сайгака во время гона, показаны измерения длительности крика и периода пульсации. LPC-спектр (в) этого же звука, показаны первые девять формант (F1, F2, и т.д.).

бора установок LPC-анализа была использована длина носового вокального тракта взрослого самца сайгака (380 мм), измеренная на анатомическом препарате от голосовых связок гортани через глотку и носовую полость до окончания носового преддверия (Frey et al., 2007). Мы использовали ковариантный анализ Бурга, окно Хемминга, длину временного окна 80 мс и максимальное число формант от 3 (для детеныша) до 9 (для взрослых самцов). Центральные частоты первых 3–9 формант получали из LPC-спектра при минимальном частотном разрешении 20 Гц и ширине частотного пика 50 Гц (рис. 1).

Поскольку число измеряемых формант в пульсирующих звуках значительно различалось у сайгаков разного пола и возраста, для сопоставления значений формантных частот мы рассчитывали формантную дисперсию (dF) – среднее расстояние между соседними формантами (Riede, Fitch, 1999). Формантную дисперсию для каждого звука вычисляли с помощью линейной регрессии по методу, предложенному Реби и МакКомб (Reby, McComb, 2003).

Суммарно мы проанализировали 53 фырканья (10 от 3 взрослых самцов, 4 от молодых самцов, 38 от 10 взрослых самок и 1 от детеныша), 43 рокота (16 от 3 взрослых самцов и 27 от 3 самок) и 681 пульсирующий звук (258 от 5 взрослых самцов в период гона, 47 от одного самца вне гона, 10

от 9 молодых самцов, 285 от по меньшей мере 20 самок, и 81 от одного детеныша).

Для того чтобы оценить относительное удлинение вокального тракта в результате вытягивания хобота во время криков у самцов во время гона, мы проанализировали пары видеоклипов профилей головы сайгаков, снятые с одной и той же позиции во время крика, а также до или после данного крика (рис. 2). Кадр, снятый во время крика, показывал самца с напряженным носом, а кадр, снятый до или после крика, – того же самца с расслабленным носом. Мы старались выбирать такие пары профилей, где животное находилось точно в боковой проекции относительно видеокамеры. Идеальным считался профиль, на котором контуры рогов накладывались друг на друга. В случае, если такие профили были недоступны, мы выбирали те изображения, которые были наиболее близкими к идеальным профилям. Измерения (в пикселях) были сделаны с помощью программы AutoCad, на кривой линии, соединяющей 7 точек, поставленных вручную вдоль продольной центральной линии хобота, от медиального угла глаза до кончика носа. Эта линия была взята в качестве аппроксимации длины хобота. Каждый профиль был измерен три раза, и затем по трем измерениям рассчитывали среднее значение. Поскольку длина внутричерепной части носового вокального тракта сохранялась неизменной, то отношение длин кривых линий при напря-

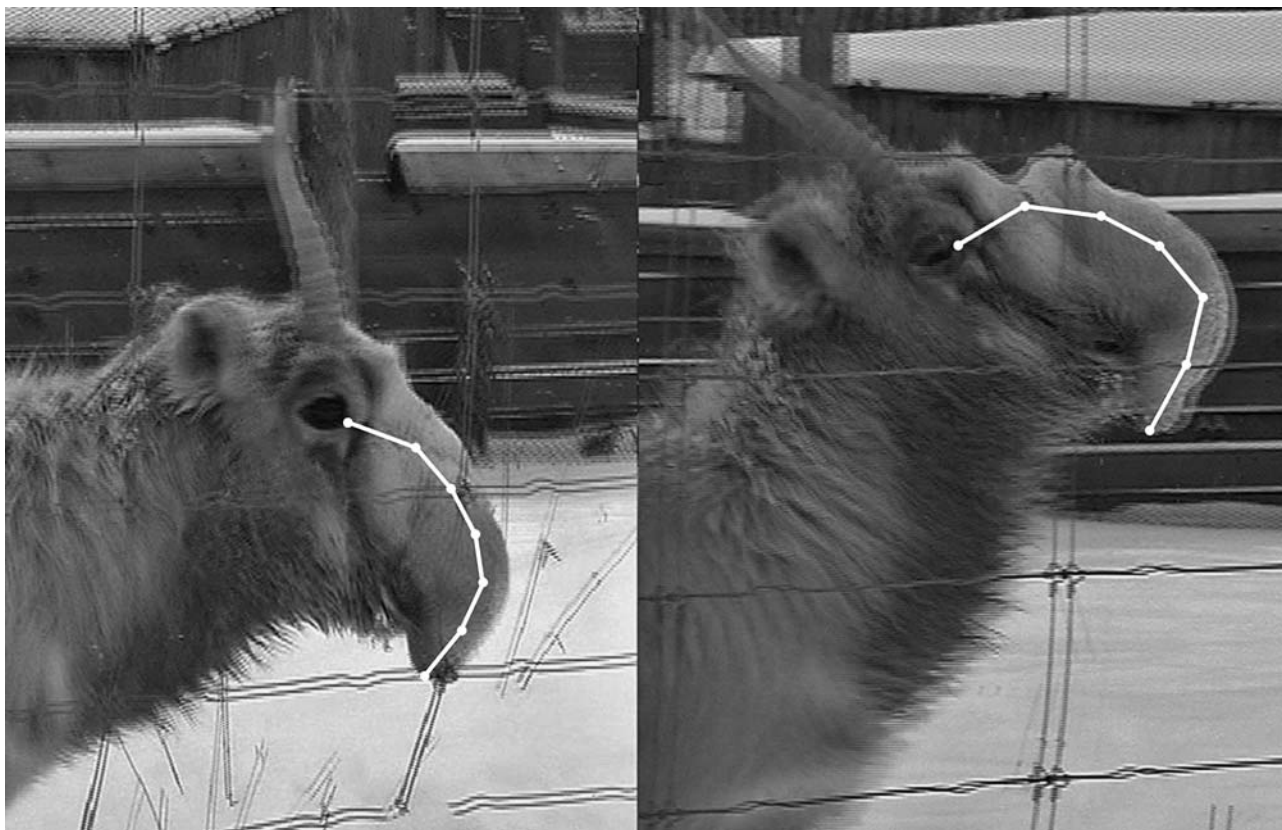


Рис. 2. Измерение удлинения хобота взрослого гаремного самца сайгака во время издавания пульсирующего звука (справа) по сравнению с расслабленным хоботом того же самца до начала вокализации (слева). Линия, проведенная через семь точек от угла глаза до кончика носа, аппроксимирует длину хобота.

женном хоботе по сравнению с расслабленным давало оценку относительного удлинения носового вокального тракта сайгака. Всего было проанализировано 52 пары видеок кадров.

Для сравнения параметров пульсирующих звуков между половозрастными классами мы использовали однофакторный дисперсионный анализ и *t*-тест Стьюдента, поскольку распределения измеряемых параметров не отличались от нормального (тест Колмогорова-Смирнова, $p > 0.05$). Все статистические анализы были выполнены в программе STATISTICA 6.0. Средние величины приведены как $x \pm SD$, различия принимались достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структурные типы звуков сайгаков

Покадровый анализ видеозаписей показал, что сайгаки издают все типы звуков через нос. Только 1.5-месячный детеныш издавал некоторые звуки с открытым ртом либо начинал кричать через нос с закрытым ртом и открывал его во время крика. Мы подразделили звуки, записан-

ные от сайгаков разного пола и возраста, на три структурных типа (рис. 3).

Фыркanye (рис. 3а). Короткий (длительность 0.16 ± 0.05 с), широкополосный, относительно тихий звук, возникающий в результате резкого выдоха через нос. При фыркanye хобот слегка напрягается. Встречался как зимой, в период гона, так и в летние месяцы у всех половозрастных групп. Однофакторный дисперсионный анализ показал отсутствие влияния принадлежности к половозрастной группе на длительность фыркanye ($F_{3,49} = 0.03$, $p = 0.99$). Вероятно, фыркanye связано со слабым уровнем возбуждения животного, поскольку наиболее часто встречалось в группах матерей с маленькими детенышами и при осторожных попытках контакта с людьми со стороны животных.

Рокот (рис. 3б). Звук продолжительностью от 0.15 до 2.5 с (в среднем 0.82 ± 0.64 с), состоящий из серии звуковых импульсов. Частота следования импульсов в пределах как одного, так и разных криков менялась в очень широких пределах, от 6.1 до 24.9 Гц у самцов и от 6.5 до 37.2 Гц у самок (среднее 19.2 ± 8.3 Гц). Длительность рокота и среднее число импульсов в звуке не различались между по-

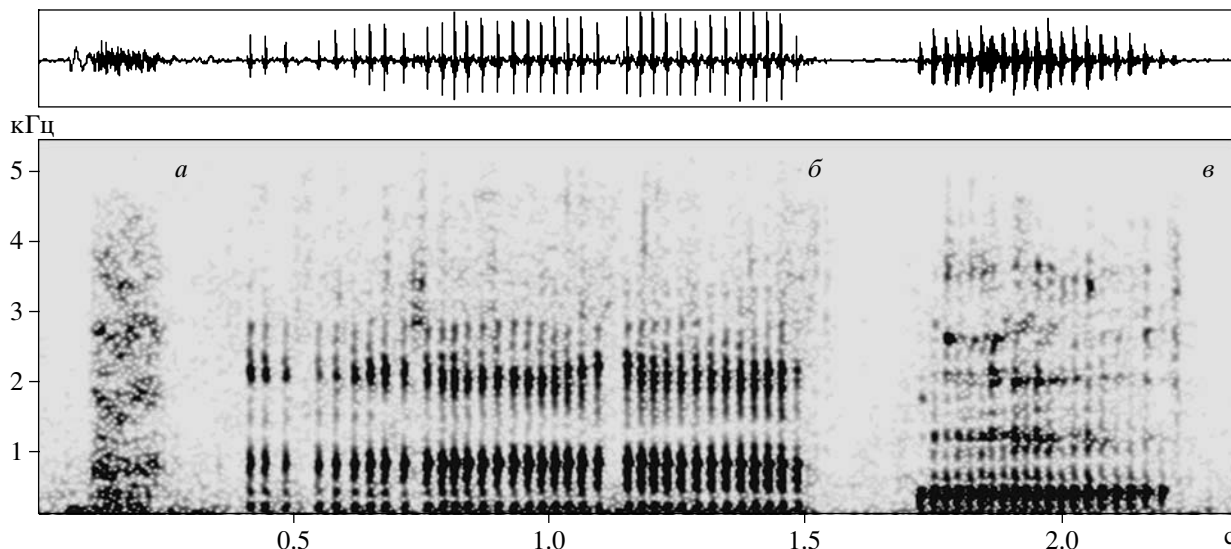


Рис. 3. Осциллограмма (вверху) и спектрограмма (внизу) звуков сайгака: а – фырканье молодого самца; б – рокот взрослой самки; в – пульсирующий звук взрослого самца.

лами (тест Стьюдента, $t = 1.2$, $p = 0.22$ и $t = 1.0$, $p = 0.35$ соответственно), тогда как частота следования пульсов была достоверно ниже у самцов, чем у самок ($t = 3.2$, $p < 0.01$). Рокот очень тихий звук и слышен только с близкого расстояния. При рокоте голова сайгака опущена, хобот расслаблен, и, если животное движется, хобот свободно болтается из стороны в сторону. Рокот встречался у взрослых самцов и самок только зимой, в период гона. Функциональное значение рокота неясно; у самцов он встречался в перерывах между преследованиями самок, а у ручных самок – при контактах с людьми.

Пульсирующий звук (рис. 3в). Звук в виде серии пульсов с равномерным периодом пульсации на всем протяжении, более короткий по сравнению с рокотом (подробное описание структуры

смотри ниже). Самый громкий из всех звуков сайгака. В отличие от рокота, во время пульсирующих звуков хобот в разной степени напряжен, особенно у взрослых самцов в период гона. Это наиболее часто встречающийся тип звука, который характерен для всех половозрастных групп как во время гона, так и вне его. Однако период пульсации и, соответственно, звучание этого типа крика очень сильно различались в зависимости от размеров животного. У маленьких детенышей пульсирующий звук на слух был похож на бляенные козленка, у самок и молодых самцов – на низкое коровье мычание, а у взрослых самцов – на очень громкое хрюканье домашних свиней. Пульсирующие звуки связаны с высоким уровнем возбуждения животного. Они издавались детенышами при ожидании кормления, самками и молодыми самцами во время социальных взаимодей-

Значения параметров ($\bar{x} \pm SD$) пульсирующих звуков сайгака

Животные	Число звуков	Параметры			
		длительность, с	f0, Гц	F1, Гц	dF, Гц
Самцы взрослые (гон)	258	0.42 ± 0.16	44.5 ± 5.6	379 ± 47	418 ± 27
Самцы взрослые (вне гона)	47	0.61 ± 0.11	53.0 ± 5.1	453 ± 56	504 ± 34
Самцы молодые	10	0.38 ± 0.13	60.7 ± 4.5	632 ± 96	608 ± 64
Самки взрослые	285	0.27 ± 0.09	59.6 ± 6.2	674 ± 76	693 ± 50
Самка 5 мес	15	0.27 ± 0.07	84.1 ± 3.8	Нет данных*	717 ± 46
Самка 3 мес	4	0.30 ± 0.12	105.0 ± 9.6	890 ± 85	1076 ± 66
Самка 1.5 мес (рот закрыт)	41	0.38 ± 0.10	152.7 ± 4.7	1294 ± 148	1213 ± 64
Самка 1.5 мес (рот открыт)	21	0.57 ± 0.10	161.1 ± 1.7	2016 ± 197	1400 ± 46

Примечание. f0 – основная частота, F1 – частота первой форманты, dF – формантная дисперсия.

* Качество звуков было недостаточным для измерений F1.

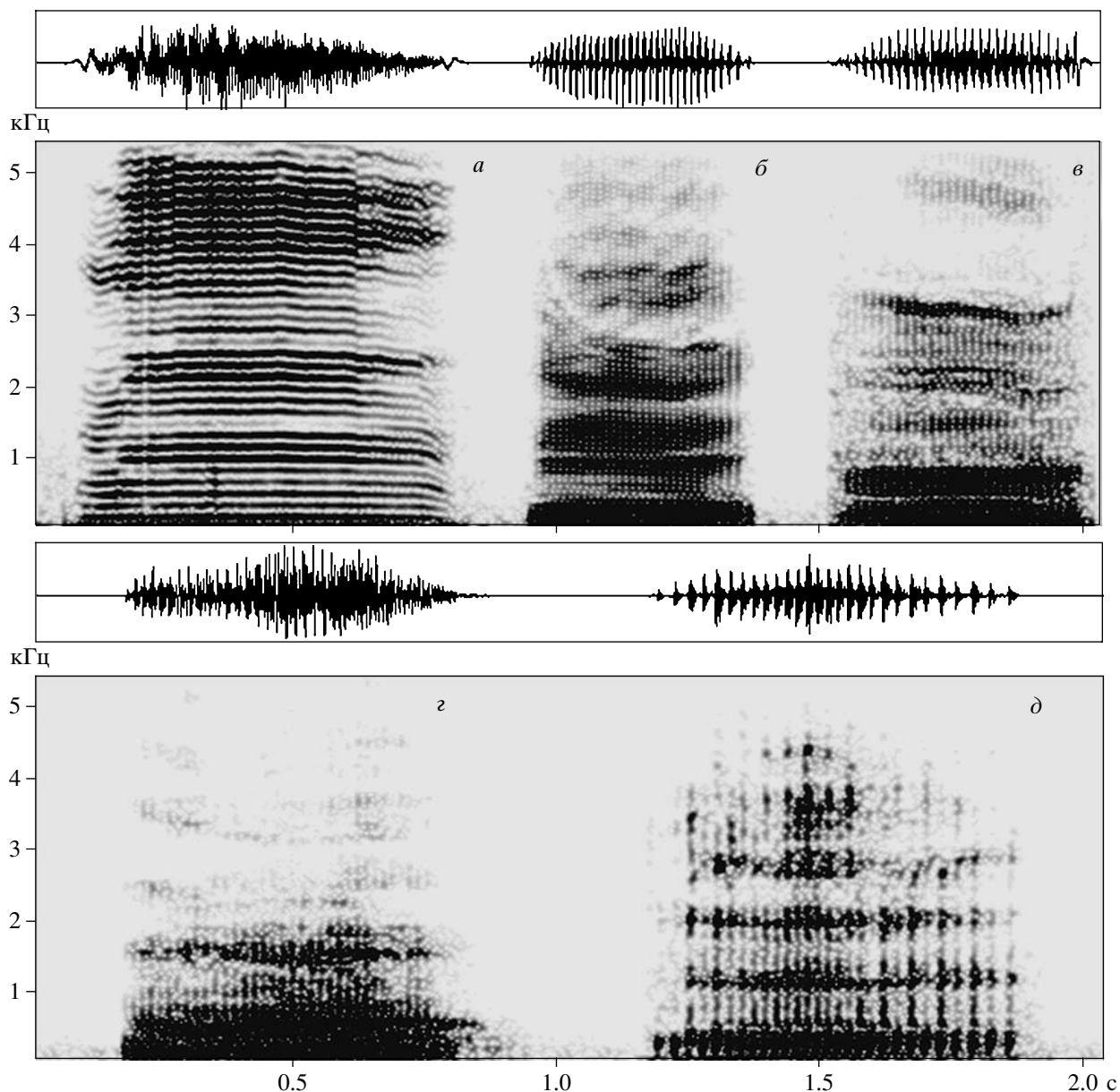


Рис. 4. Осциллограмма (вверху) и спектрограмма (внизу) пульсирующих звуков сайгака: *a* – детеныш, самка в возрасте 1.5 мес; *б* – взрослая самка; *в* – молодой самец; *г* – взрослый самец вне периода гона; *д* – взрослый самец в период гона. Обратите внимание, что при понижении основной частоты звуков от детеныша к взрослым самцам при одних и тех же установках для построения спектрограмм спектр звука выглядит сначала гармоническим, а затем сменяется пульсирующим.

ствий в стаде, взрослыми самцами вне гона при беспокойстве или агрессии на человека и взрослыми самцами во время гона при преследовании самок. Иногда 1.5-месячный детеныш издавал пульсирующие звуки с открытым ртом, но в более старших возрастах все звуки издавались им через нос.

Половые и возрастные особенности структуры пульсирующих звуков сайгака

Детеныши, самки и молодые самцы в течение всего года, а взрослые самцы вне периода гона

производят пульсирующие звуки через слабо напряженный нос и при криках удерживают шею горизонтально или слегка наклонно. Взрослые самцы во время гона издают пульсирующие звуки, принимая специальную вокальную позу, при которой шея поднята вверх под углом 30–45 градусов, голова немного закинута назад, а хобот напряжен, сужен с боков и вытянут, что приводит к формированию от одной до трех складок на его дорзальной поверхности (рис. 2, подробнее см. Frey et al., 2007). Покадровый анализ видеозаписей показал, что самцы принимают вокальную

позу непосредственно перед началом вокализации, а опускают голову и расслабляют хобот сразу после окончания крика. Таким образом, во время гона самцы издают пульсирующие звуки только в вокальной позе через специфически сформированный хобот. Сравнение длины хобота гаремных самцов во время крика и до или после него показало, что принятие вокальной позы приводит к удлинению хобота в среднем на $24.1 \pm 10.7\%$ (рис. 2).

Поскольку этот тип звука встречался у всех половозрастных групп, мы смогли проследить закономерности изменений в структуре пульсирующих звуков сайгаков в ряду детеныш – взрослые самки – молодые самцы – взрослые самцы вне гона – взрослые самцы во время гона. При понижении основной частоты от 153 Гц у детеныша до 45–53 Гц у взрослых самцов при одних и тех же установках для построения спектрограмм спектр звука выглядит сначала гармоническим, а затем сменяется пульсирующим (таблица, рис. 4). Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверное влияние половозрастной группы как на длительность пульсирующих звуков ($F_{4,558} = 107, p < 0.001$), так и на основную частоту ($F_{4,558} = 3036, p < 0.001$), частоту первой форманты ($F_{4,558} = 1533, p < 0.001$) и формантную дисперсию ($F_{4,558} = 3575, p < 0.001$). Однако для длительности не было обнаружено направленных изменений при сравнении соседних половозрастных групп, в то время как основная частота, частота первой форманты и формантная дисперсия устойчиво снижались по мере увеличения размеров сайгаков (рис. 5, таблица). Сравнение значений основной частоты и частоты первой форманты пульсирующих звуков соседних половозрастных групп показало достоверные различия между всеми парами, кроме пары взрослые самки – молодые самцы (рис. 5). Величина формантной дисперсии пульсирующих звуков также достоверно снижалась в ряду детеныш – взрослые самки – молодые самцы – взрослые самцы вне гона – взрослые самцы во время гона (рис. 5).

Сравнение значений параметров пульсирующих звуков у взрослых самок и взрослых самцов сайгака вне периода гона показало, что различия между полами в значениях основной частоты составляли 12.6%, в то время как в частоте первой форманты 48.8%, и в формантной дисперсии 37.6% (таблица). Дополнительное удлинение хобота самцами при издавании пульсирующих звуков во время гона приводило к снижению частоты первой форманты на 19.4% и формантной дисперсии на 20.4% по сравнению с пульсирующими звуками вне периода гона (таблица).

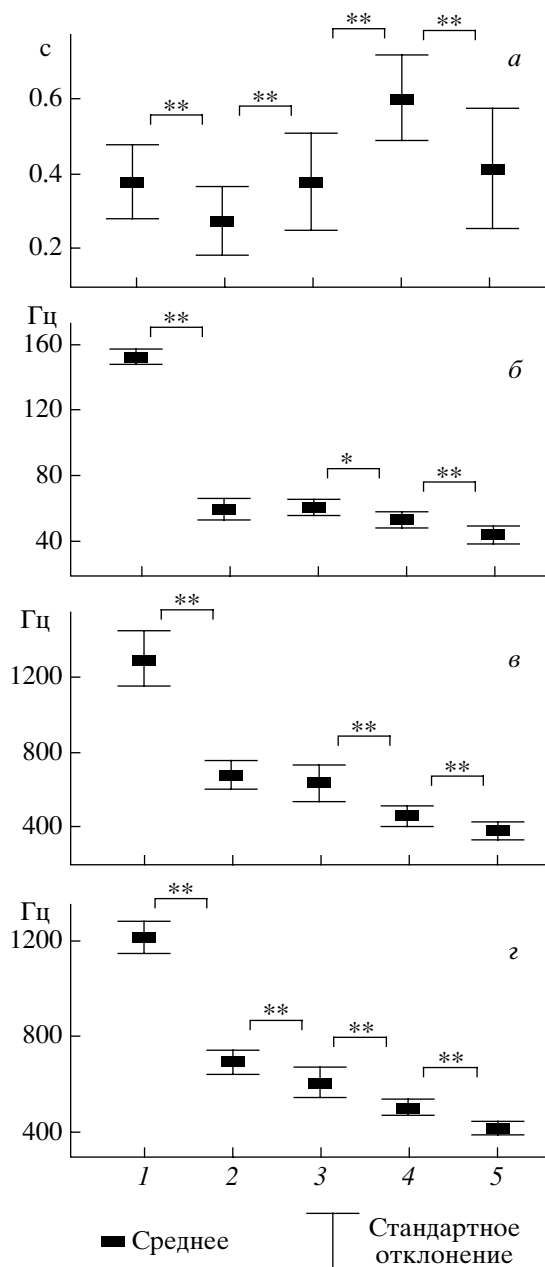


Рис. 5. Сравнение (а) длительности, (б) основной частоты, (в) частоты первой форманты, (г) формантной дисперсии пульсирующих звуков сайгака разных половозрастных групп: 1 – детеныш, 2 – взрослые самки, 3 – молодые самцы, 4 – взрослые самцы вне гона, 5 – взрослые самцы во время гона. * – $p < 0.01$, ** – $p < 0.001$, *t*-тест Стьюдента.

Развитие в онтогенезе пульсирующих звуков сайгака

Для оценки изменения пульсирующих звуков в онтогенезе мы сравнили параметры звуков детеныша в возрасте 1.5, 3 и 5 месяцев, а также взрослых самок (таблица). Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверное влияние возраста на длительность ($F_{3,297} = 15, p < 0.001$), основную частоту ($F_{3,297} = 2830, p < 0.001$) и фор-

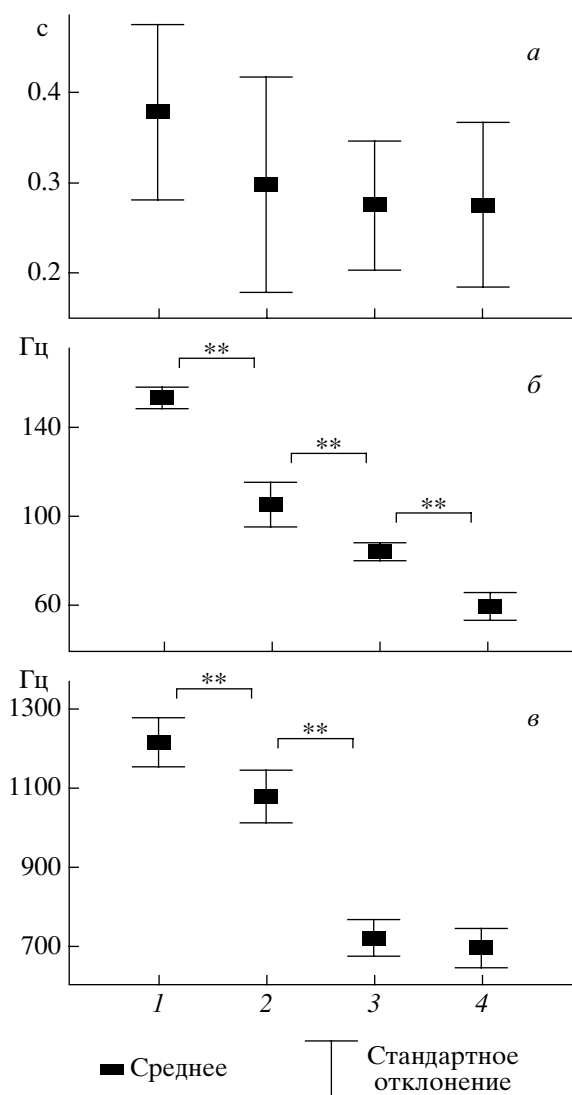


Рис. 6. Сравнение (а) длительности, (б) основной частоты, (в) формантной дисперсии пульсирующих звуков сайгака разного возраста: 1 – 1.5-месячный детеныш, 2 – 3-месячный детеныш, 3 – 5-месячный детеныш, 4 – взрослые самки. ** – $p < 0.001$, t -тест Стьюдента.

мантную дисперсию ($F_{3,297} = 1210$, $p < 0.001$) пульсирующих звуков. По мере взросления детеныша длительность криков не менялась, тогда как основная частота достоверно снижалась (таблица, рис. 6). Формантная дисперсия также достоверно снижалась с возрастом, однако у 5-месячного детеныша уже не отличалась от таковой взрослых самок (рис. 6).

Влияние открывания рта на структуру пульсирующих звуков детеныша

Так как детеныш сайгака в возрасте 1.5 мес издавал некоторые пульсирующие звуки с открытым ртом или начинал кричать с закрытым ртом

и открывал рот во время вокализации, мы могли оценить эффект открывания рта на структуру звуков (таблица). Поскольку носовой вокальный тракт сайгака длиннее ротового, открывание рта резко укорачивало длину вокального тракта и приводило к ожидаемому скачкообразному увеличению формантных частот и формантной дисперсии (рис. 7, таблица). Частота первой форманты была достоверно выше в звуках с открытым ртом по сравнению со звуками с закрытым ртом (тест Стьюдента, $t = 16.2$, $p < 0.001$). Неожиданно, что значения основной частоты также увеличивались при открывании рта ($t = 7.9$, $p < 0.001$). Длительность звуков с открытым ртом была достоверно больше, чем звуков с закрытым ртом ($t = 7.6$, $p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наше исследование показало, что в неволе сайгаки издают три типа звуков: фырканье, найденное у всех половозрастных групп, рокот, обнаруженный только у взрослых самцов и самок, и пульсирующий звук, который также был отмечен у всех половозрастных групп. Функция последнего типа звука различна для разных половозрастных групп сайгака: он служит для коммуникации между матерью и детенышем, а у взрослых самцов во время гона является составной частью полового поведения. Для пульсирующего звука были выявлены постепенные изменения структуры по мере взросления, а также различия между разными половозрастными группами, проявляющиеся в снижении как основной частоты, так и формантных частот.

Сравнение структуры звуков сайгака с другими копытными

В отличие от других копытных, сайгаки издают все типы криков через нос, в том числе и самые громкие, используемые самцами во время гона. Эта особенность сайгака необычна в связи с тем, что носовая полость гораздо сильнее адсорбирует звуковую энергию по сравнению с ротовой, что приводит к затуханию звука примерно на 15 дБ (Fitch, 2000). У других копытных большинство криков производится через рот, как у благородного оленя, *Cervus elaphus* (Никольский, 1975; Fitch, Reby, 2001); лани, *Dama dama* (McElligott et al., 2006); лося, *Alces alces* (Богомолова и др., 1984); домашних коров, *Bos taurus* (Kiley, 1972; Watts, Stookey, 1999); овцебыка, *Ovibos moschatus* (Frey et al., 2006); такина, *Budorcas taxicolor* (Frey, Hofmann, 2000); европейской и сибирской косуль, *Capreolus capreolus* и *C. pygargus* (Соколов и др., 1987); кабарги, *Moschus moschiferus* (Соколов и др., 1984); домашних свиней, *Sus scrofa* (Kiley, 1972; Fitch, 2000) и домашних коз, *Capra hircus* (Fitch, 2000).

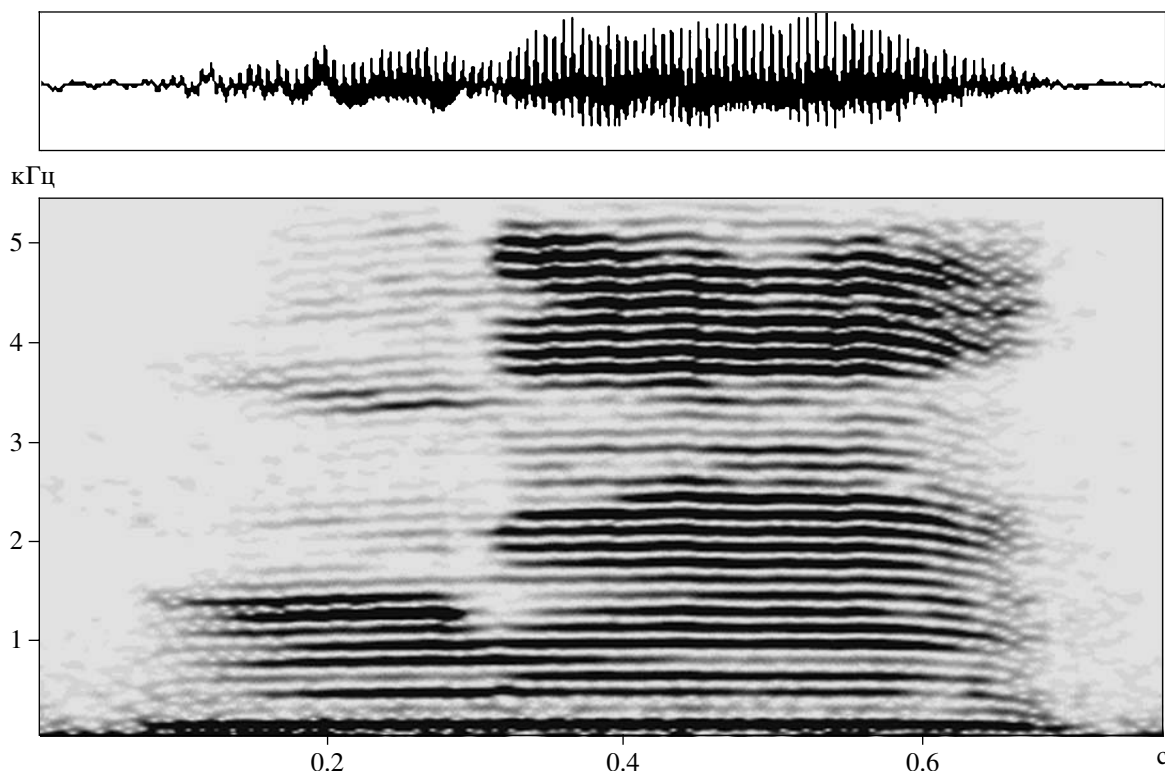


Рис. 7. Осциллограмма (вверху) и спектрограмма (внизу) пульсирующего звука 1.5-месячного детеныша сайгака. До 0.3 с рот закрыт и звук издается через нос, после 0.3 с рот открыт и звук издается через него.

Вместе с тем, некоторые виды копытных также могут издавать звуки через нос, особенно при беспокойстве или опасности (Thompson, 2005). Эти звуки могут быть похожи на пульсирующие носовые выдохи, как у бизона, *Bison bison* (Frey et al., 2007), фырканы, как у джейрана, *Gazella subgutturosa* (наши неопубликованные данные), крикание уток, как у газели доркас, *G. dorcas* или пистолетный выстрел, как у газели Спика, *G. spekei*, которая способна раздуть свой нос до половины величины теннисного мяча (Walther, 1979).

Низкие значения основной частоты пульсирующих звуков взрослых самцов сайгака во время гона (45 Гц) примерно соответствуют значениям основной частоты гонного рева самцов некоторых других копытных: лани (35 Гц; Reby et al., 1998), благородного оленя (65–142 Гц; Reby, McComb, 2003) и северного оленя, *Rangifer tarandus* (55 Гц; Frey et al., 2007a). Однако самцы такина и овцебыка, размеры которых значительно превосходят сайгака, издают громкие ревящие крики с более высокими значениями основной частоты – 210 и 90–120 Гц, соответственно (Frey, Hofmann, 2000; Frey et al., 2006).

Удлинение назального региона и использование его для продукции звуков у млекопитающих

Помимо сайгака, использование модифицированного или удлиненного назального региона для

издания звуков известно для самых разных групп млекопитающих. Зубатые киты и летучие мыши семейств Megadermatidae и Rhinolophidae используют носовой тракт для продукции и направленного излучения высокочастотных эхолокационных сигналов (Suthers, Fattu, 1973; Cranford et al., 1996; Филатова, Шулежко, 2006). Полное или частичное использование носа для продукции криков сообщалось также для африканского слона, *Loxodonta africana* (McComb et al., 2003; Stoeger-Horwath et al., 2007); обезьяны-носача, *Nasalis larvatus* (Kawabe, Mano, 1972); южного морского слона, *Mirounga leonine* (Sanvito, Galimberti, 2000; Sanvito et al., 2007) и тюленя-хохлача, *Cystophora cristata* (Ballard, Kovacs, 1995).

Только у африканского слона найдены типы звуков, издаваемые исключительно через хобот, при закрытом рте – фырканы (по-видимому, аналогичное фырканию у сайгака) и громыхание, которое используется как громкий дистантный крик (McComb et al., 2003; Stoeger-Horwath et al., 2007). Использование хобота для издания крайне низкочастотного громыхания (основная частота 17 Гц) самками африканских слонов позволяет им формировать очень низкие, но лежащие выше инфразвукового уровня формантные частоты, которые “поднимают” энергию звука выше фонового шума и обеспечивают коммуникацию на расстоянии до 2–2.5 км (McComb et al., 2003). Од-

нако если взрослые слоны производят громыхание только через хобот, то слонята от рождения до 18-месячного возраста способны производить этот тип крика как через хобот с закрытым или почти закрытым ртом, так и через открытый рот (Stoeger-Horwath et al., 2007). Похожее вокальное поведение мы наблюдали и у сайгака: взрослые особи кричали только через хобот с закрытым ртом, а детеныш сайгака был способен производить пульсирующие звуки как через хобот с закрытым ртом, так и через широко открытый рот.

Самцы южных морских слонов также надуют свой хобот при продукции громких ревов во время сезона размножения. Однако, в отличие от сайгака, их рот при этом широко открыт (Sanvito, Galimberti, 2000). Расчет формантных частот показал, что большая часть энергии звука излучается через рот, тогда как предполагаемая носовая форманта имеет очень низкую амплитуду (Sanvito et al., 2007). Вероятно, раздутый хобот взрослых самцов может выступать преимущественно как визуальный сигнал статуса, тем более что его размеры связаны с возрастом и качеством самцов (Sanvito et al., 2007a). Та же функция предполагается для демонстрации раздутой носовой полости самцами тюленя-хохлача во время сезона размножения, хотя некоторые типы криков их вокального репертуара издаются только во время этой демонстрации (Ballard, Kovacs, 1995).

Половые различия в пульсирующих звуках сайгака: связь с размерами тела и роль полового отбора

Исходя из физики звука, более крупные животные должны издавать звуки с более низкой основной частотой за счет больших размеров и массы вибрирующих структур вокального аппарата. Также, более крупные животные должны производить звуки с более низкими формантными частотами, поскольку их значения связаны обратно пропорциональной зависимостью с длиной вокального тракта (Fitch, Hauser, 2002).

Как и у многих других видов копытных, у сайгака наблюдается хорошо выраженный половой диморфизм в размерах тела. Длина тела самцов превышает таковую самок в среднем на 14.3%, высота в холке – на 7.6% (Данилкин, 2005). Половые различия в размерах черепа у сайгака примерно соответствуют различиям в размерах тела: максимальная длина черепа самцов в среднем на 9.6% больше, чем у самок, максимальная ширина – на 15.6%, длина мозговой части – на 15.3%, длина лицевой части – на 11.3%, длина носовых костей – на 16.1% (Соколов, Жирнов, 1998; Данилкин, 2005). Обнаруженные нами различия в значениях основной частоты пульсирующих звуков у взрослых самок и взрослых самцов сайгака вне периода гона (12.6%) были сопоставимы с половыми

различиями в размерах тела. В то же время, половые различия в значениях частоты первой форманты и формантной дисперсии вне периода гона (48.8 и 37.6%, соответственно) были значительно большими, чем это следовало из различий в размерах между самцами и самками (таблица). Это означает, что хобот у самцов сайгака непропорционально длиннее, чем можно было бы ожидать исходя из линейных различий в размерах тела. Более того, во время гона самцы еще больше динамически удлиняют свой хобот, принимая специфическую вокальную позу во время крика, что приводит к дополнительному снижению формантных частот примерно на 20% по сравнению с криками вне периода гона.

Можно предположить, что на самцов сайгака действует отбор в сторону все большего снижения формантных частот пульсирующих звуков через увеличение длины вокального тракта. У млекопитающих значения формантных частот (в первую очередь величина формантной дисперсии) служат наиболее надежными показателями размеров тела (Fitch, Hauser, 2002). Снижение формантных частот криков приводит к “вокальному преувеличению размера”, когда животное на слух кажется больше, чем оно есть на самом деле (Fitch, Reby, 2001; McElligott et al., 2006). Для снижения формантной дисперсии млекопитающие могут удлинять вокальный тракт двумя способами: либо опуская гортань, либо формируя хобот (Fitch, Hauser, 2002). У благородного оленя и лани гаремные самцы во время крика динамически тянут гортань вниз почти до грудины, увеличивая длину вокального тракта вдвое по сравнению с состоянием покоя (Fitch, Reby, 2001; McElligott et al., 2006). Крики самцов с низкими формантными частотами более привлекательны для самок (Reby et al., 2005; Charlton et al., 2007), и такие самцы имеют наибольший репродуктивный успех (Reby, McComb, 2003). У сайгака мы наблюдаем второй вариант удлинения вокального тракта – через использование хобота и его динамическое удлинение во время издавания криков. Поэтому можно предположить, что половой диморфизм в размерах хобота у сайгака, превышающий различия в размерах тела, сформировался под действием полового отбора на вокальное поведение гаремных самцов.

Эволюция использования носа для вокальных демонстраций у сайгака

Развитие сложного вокального поведения гаремных самцов сайгака могло включать несколько последовательных этапов. Сначала увеличенное преддверие носа эволюционно развилось как фильтр от пыли и у самцов и у самок сайгака, с тем чтобы сдвинуть назад носовую раковину и защитить ее от повреждений (Банников и др., 1961).

На этой стадии различия в размерах хобота были пропорциональны различиям в размерах тела у разных полов. Затем, в связи с требованиями к быстрой локомоции при повышенной концентрации пыли в воздухе и освобождения дыхательных путей от попадающей в них частиц пыли, возникла необходимость регулярных резких выдохов через нос – фырканий. Это способствовало развитию специфического звукового поведения с изданием вокализаций не через рот, а через нос. На данной стадии эволюции отбор в сторону назальной продукции криков все еще действовал одинаково на животных обоих полов.

В дальнейшем использование хобота взрослыми самцами для продукции криков во время гона запустило эволюцию полового диморфизма с помощью механизмов полового отбора (Дарвин, 1953). Издавание пульсирующих звуков через нос самцами во время гона поддерживалось отбором, поскольку длина назального вокального тракта сайгака превышает длину орального примерно на 20% (Frey et al., 2007). Более длинный вокальный тракт приводит к снижению формантной дисперсии и “вокальному преувеличению размера”. Поскольку спаривания у сайгака преимущественно происходят в сумерках и по ночам (Банников и др., 1961; Данилкин, 2005), потенциальные слушатели не могут оценить реальные размеры кричащего животного, что способствует закреплению вокальной мимикрии под животных более крупного размера (Fitch, Hauser, 2002). Такой отбор на связанное с репродукцией вокальное поведение привел к развитию полового диморфизма в размерах хобота. Дальнейшее давление отбора на снижение формантной дисперсии в гонных криках привело к возникновению специфической вокальной демонстрации гаремных самцов, связанной со значительным напряжением и вытягиванием хобота при каждом крике.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны всем сотрудникам Зоопитомника Московского зоопарка, которые помогли нам при сборе материала, особенно Екатерине Куприковой и Владимиру Кашинину. Мы благодарны Андрею Володину за техническую поддержку, Анне Банниковой и Людмиле Савинцевой за помощь с литературой, а также Роланду Фрею, Тобиасу Риду и Елизабет Ваннони за сотрудничество и ценные комментарии.

Исследование было выполнено при финансовой поддержке РФФИ (06-04-48400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Г., Журнов Л.В., Лебедева Л.С., Фандеев А.А., 1961. Биология сайгака. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы. 333 с.

Богомолова Е.М., Курочкин Ю.А., Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы в коммуникативном поведении лося (*Alces alces*) // Зоол. журн. Т. 63. № 12. С. 1872–1882.

Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 776 с.

Данилкин А.А., 2005. Полорогие (Bovidae). М.: Товарищество научных изданий КМК. 550 с.

Дарвин Ч., 1953. Происхождение человека и половой отбор. Сочинения. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР.

Никольский А.А., 1975. Основные модификации брачных криков самцов бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*) // Зоол. журн. Т. 54. № 12. С. 1897–1900.

Соколов В.Е., Громов В.С., Румовская М.В., 1987. Звуковая сигнализация у европейской (*Capreolus capreolus*) и сибирской (*C. pygargus*) косуль // Зоол. журн. Т. 66. № 3. С. 430–443.

Соколов В.Е., Журнов Л.В. (отв. ред.), 1998. Сайгак: филогения, систематика, экология охрана и использование. М.: РАН. 356 с.

Соколов В.Е., Приходько В.И., Румовская М.В., 1984. Звуковая сигнализация кабарги (*Moschus moschiferus*) // Зоол. журн. Т. 63. № 2. С. 263–271.

Сорокин В.Н., 1985. Теория речеобразования. М.: Радио и связь. 312 с.

Фант Г., 1964. Акустическая теория речеобразования. М.: Наука. 284 с.

Филатова О.А., Шулежко Т.С., 2006. Акустическая коммуникация зубатых китов // Успехи соврем. биол. Т. 126. № 3. С. 310–317.

Ballard K.A., Kovacs K.M., 1995. The acoustic repertoire of hooded seals (*Cystophora cristata*) // Can. J. Zool. V. 73. P. 1362–1374.

Charlton B.D., Reby D., McComb K., 2007. Female red deer prefer the roars of larger males // Biol. Lett. V. 3. P. 382–385.

Cranford T.W., Amundin M., Norris K.S., 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation // J. Morphol. V. 228. P. 223–285.

Fitch W.T., 2000. The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: comparative cineradiographic observations of vocalizing animals // Phonetica. V. 57. P. 205–218.

Fitch W.T., Hauser M.D., 2002. Unpacking “honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals // Acoustic communication, Springer Handbook of auditory research. N.Y.: Springer. P. 65–137.

Fitch W.T., Reby D., 2001. The descended larynx is not uniquely human // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 268. P. 1669–1675.

Frey R., Gebler A., Fritsch G., 2006. Arctic roars – laryngeal anatomy and vocalization of the muskox (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780, Bovidae) // J. Zool. V. 268. P. 433–448.

Frey R., Gebler A., Fritsch G., Nygren K., Weissengruber G.E., 2007a. Nordic rattle: the hoarse vocalization and the inflatable laryngeal air sac of reindeer (*Rangifer tarandus*) // J. Anat. V. 210. P. 131–159.

- Frey R., Hofmann R.R., 2000. Larynx and vocalization of the takin (*Budorcas taxicolor* Hodgson, 1850 – Mammalia, Bovidae) // *Zool. Anz.* V. 239. P. 197–214.
- Frey R., Volodin I., Volodina E., 2007. A nose that roars: anatomical specializations and behavioural features of rutting male saiga // *J. Anat.* V. 211. № 6. P. 717–736.
- Kawabe M., Mano T., 1972. Ecology and behavior of the wild proboscis monkey, *Nasalis larvatus* (Wurmb.) in Sabah, Malaysia // *Primates.* V. 13. P. 213–228.
- Kiley M., 1972. The vocalizations of Ungulates, their causation and function // *Z. Tierpsychol.* V. 31. № 2. P. 171–222.
- McComb K., Reby D., Baker L., Moss C., Sayialel S., 2003. Long-distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants // *Anim. Behav.* V. 65. P. 317–329.
- McElligott A.G., Birrer M., Vannoni E., 2006. Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies // *J. Zool.* V. 270. P. 340–345.
- Owren M.J., Bernacki R.H., 1998. Applying linear predictive coding (LPC) to frequency-spectrum analysis of animal acoustic signals // *Animal acoustic communication: Sound analysis and research methods.* N.Y.: Springer-Verlag. P. 129–161.
- Reby D., Joachim J., Lauga J., Lek S., Aulagnier S., 1998. Individuality in the groans of fallow deer (*Dama dama*) backs // *J. Zool.* V. 245. № 1. P. 79–84.
- Reby D., McComb K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags // *Anim. Behav.* V. 65. № 3. P. 519–530.
- Reby D., McComb K., Cargnelutti B., Darwin C.J., Fitch W.T., Clutton-Brock T.H., 2005. Red deer stags use formants as assessment cues during intra-sexual agonistic interactions // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* V. 272. P. 941–947.
- Riede T., Fitch T., 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*) // *J. Exp. Biol.* V. 202. P. 2859–2867.
- Sanvito S., Galimberti F., 2000. Bioacoustics of southern elephant seals. I. Acoustic structure of male aggressive vocalizations // *Bioacoustics.* V. 10. P. 259–285.
- Sanvito S., Galimberti F., Miller E.H., 2007. Vocal signalling of male southern elephant seals is honest but imprecise // *Anim. Behav.* V. 73. P. 287–299.
- Sanvito S., Galimberti F., Miller E.H., 2007a. Having a big nose: structure, ontogeny, and function of the elephant seal proboscis // *Can. J. Zool.* V. 85. P. 207–220.
- Stoeger-Horwath A.S., Stoeger S., Schwammer H.M., Kratochvil H., 2007. Call repertoire of infant African elephants: First insights into the early vocal ontogeny // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 121. № 6. P. 3922–3931.
- Suthers R.A., Fattu J.M., 1973. Mechanisms of sound production by echolocating bats // *Amer. Zool.* V. 13. P. 1215–1226.
- Thompson V.D., 2005. Behavioral response of 12 ungulate species in captivity to the presence of humans // *Zoo Biol.* V. 8. № 3. P. 275–297.
- Titze I.R., 1994. Principles of voice production. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 354 p.
- Walther F., 1979. Die Gazellen und ihre Verwandten // *Grzimeks Tierleben.* Bd. 13. Munich: Deutscher Taschenbuch Verlag. P. 431–449.
- Watts J.M., Stookey J.M., 1999. Effects of restraint and branding on rates and acoustic parameters of vocalization in beef cattle // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 62. № 2–3. P. 125–135.

ANTELOPE, CALLING THROUGH THE NOSE: STRUCTURE OF SOUNDS AND EFFECT OF SEXUAL SELECTION ON THE VOCAL BEHAVIOR OF THE SAIGA (*SAIGA TATARICA*)

I. A. Volodin^{1,2}, E. V. Volodina², K. O. Efremova¹

¹Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119991, Russia

²Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

The trunk of saiga (*Saiga tatarica*) has developed as an adaptation to dust filtration during fast locomotion (Bannikov et al., 1961). It is also used for vocalization. The structures for three types of calls producing by saiga in captivity – snort, rumble and pulsed call, or roar – are described. Parameters of the pulsed call in all sex-age groups of saiga, including juvenile female, subadult males, adult females, and adult males are analyzed. The structural differences in the pulsed call structure in the animals of the sex-age groups are consistent with the size differences between the callers. The pulsed calls (roars) of rutting adult males change due to harem holder males use specific vocal posture. This posture, with strongly tensed and extended trunk, results in an additional decrease of formant frequencies in the roars. As the low formant frequencies are strictly related to the large body sizes in mammals, the lowering of formant frequencies in calls of saiga harem holders gives rise the vocal exaggeration of apparent size of a caller. The results obtained are discussed in relation to the probable impact of sexual selection on the vocal behavior of saiga.