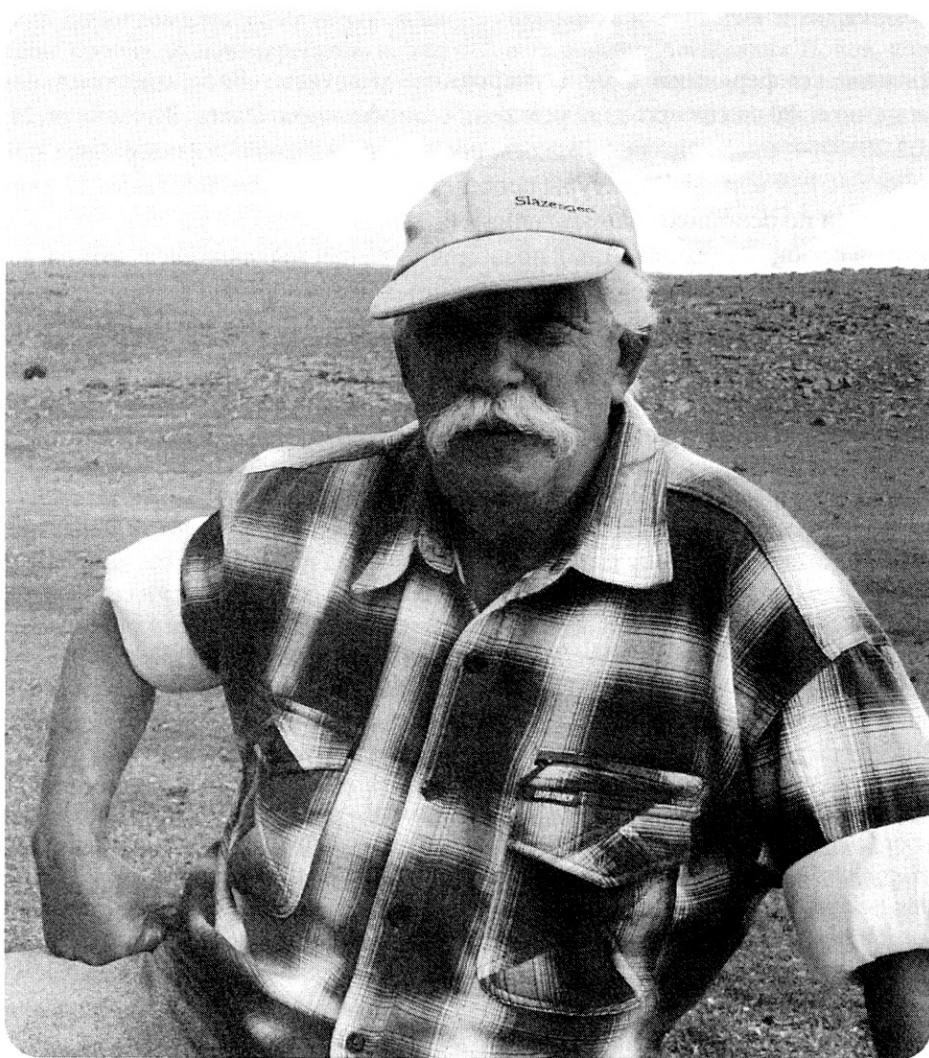


*Узбекское зоологическое общество  
Общество охраны птиц Узбекистана  
Московское общество испытателей природы, Тюменское отделение  
Союз охраны птиц России, Тюменское отделение*

## **ЗООСОЦИОЛОГИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ZOOSOCIOLOGY OF TERRESTRIAL VERTEBRATES**



Материалы конференции с международным участием,  
посвященной 80-летию со дня рождения профессора  
Олега Вильевича Митропольского

Materials of the Conference dedicated to the 80th anniversary  
of birth of Professor Oleg Vilevich Mitropolskiy

*Ташкент  
9–11 октября 2018 г.*

---

**Зоосоциология наземных позвоночных.** Материалы конференции с международным участием, посвященной 80-летию со дня рождения профессора Олега Вильевича Митропольского. Ташкент: Издательство Print Media, 2018.154 с.

*Редактор: М.Г. Митропольский*

Сборник материалов конференции с международным участием «Зоосоциология наземных позвоночных», посвященной 80-летию со дня рождения профессора Олега Вильевича Митропольского (10.10.1938–24.02.2017) — выдающегося зоолога, посвятившего свою жизнь работе в противочумной системе, совмещая ее с изучением структуры сообществ наземных позвоночных Средней Азии. Сборник включает 29 статей по основным направлениям интересов Олега Вильевича: Фауна аридных территорий и их участие в сообществах наземных позвоночных: пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие; паразито-хозяйственные отношения в сообществах наземных позвоночных; комплекс «хищник-жертва» в сообществах наземных позвоночных; роль зоологических коллекций в изучении фауны.

**Zoosociology of terrestrial vertebrates.** Materials of the Conference dedicated to the 80th anniversary of birth of Professor Oleg Vilevich Mitropolskiy. Tashkent: Publishing house Print Media, 2018. 154 p.

*Editor: M.G. Mitropolskiy*

Transactions of the scientific conference "Zoosociology of terrestrial vertebrates" dedicated to the 80th anniversary of the birth of Professor Oleg V. Mitropolskiy (10.10.1938–24.02.2017) — eminent zoologist who spends his life to work in anti-plague system, combining it with the study of communities' structure of terrestrial vertebrates in Central Asia. 29 research papers ate focused on the main areas of Oleg Mitropolskiy's interest: fauna of arid territories and their participation in the communities of terrestrial vertebrates: reptiles, birds, mammals; parasite-based relationships in terrestrial vertebrate communities "Predator-Prey" complex in communities of terrestrial vertebrates; the role of zoological collections in the study of fauna.

Авторы несут полную ответственность за содержание своих работ. Редакционная коллегия намеренно не вносила никаких смысловых и принципиальных правок в авторские тексты. Статьи редактировались исключительно на предмет форматирования, грубых орфографических ошибок и опечаток. На наш взгляд, это позволит участникам конференции и читателям сборника увидеть и обсудить как положительные, так и отрицательные стороны представленных в сборнике работ и сделать соответствующие выводы.

# Акустическая структура и индивидуальность контактных звуков самок и новорожденных детенышней джейрана

Сибирякова О.В.<sup>1</sup>, Володин И.А.<sup>1, 2</sup>, Солдатова Н.В.<sup>3</sup>, Володина Е.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Россия, Москва, Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, osibiryakova@bk.ru

<sup>2</sup>Россия, Москва, Московский зоопарк, <sup>3</sup>Узбекистан, Каган, Экоцентр «Джейран»

## Введение

Вокальное распознавание между матерями и детенышами у копытных зависит от использования двух структурно различных типов контактных звуков — ротовых и носовых. Ротовые и носовые звуки известны для детенышей белохвостого оленя *Odocoileus virginianus* (Richardson et al., 1983), взрослых самок домашних овец *Ovis aries* (Sebe et al., 2010) и домашней коровы *Bos taurus taurus* (Padilla de la Torre et al., 2015), взрослых самок и детенышей благородного оленя *Cervus elaphus* (Sibiryakova et al., 2015; Volodin et al., 2015), сайгака *Saiga tatarica* (Sibiryakova et al., 2017) и джейрана *Gazella subgutturosa* (Ефремова и др., 2011; Volodin et al., 2011). Ротовые звуки животные издают обычно в ситуациях более высокого возбуждения (Volodin et al., 2011; Padilla de la Torre et al., 2015), но ротовые и носовые звуки могут встречаться и в пределах одной серии (например, Volodin et al., 2015).

У копытных ротовые звуки более индивидуализированы по сравнению с носовыми (Volodin et al., 2011; Sibiryakova et al., 2015). Степень индивидуализации звуков также варьирует между видами (Espinmark, 1975; Shillito-Walser et al., 1981; Charrier et al., 2002; Terrazas et al., 2003; Torriani et al., 2006; Sebe et al., 2010; Briefer, McElligott, 2011; Volodin et al., 2011; Sibiryakova et al., 2018) и между детенышами и матерями (Terrazas et al., 2003; Torriani et al., 2006; Briefer, McElligott, 2011; Sibiryakova et al., 2015; Padilla de la Torre et al., 2016; Sibiryakova et al., 2018). Соответственно и вокальное распознавание между матерью и детенышем может быть либо односторонним (Torriani et al., 2006), либо обоюдным (Terrazas et al., 2003; Torriani et al., 2006; Briefer, McElligott, 2011; Padilla de la Torre et al., 2016; Sibiryakova et al., 2018).

В перспективе, синтез исследований вокального поведения разных видов копытных позволит выявить общие для этой группы закономерности, связывающие акустическую структуру контактных звуков (ротовых vs носовых), индивидуальность этих звуков и влияние возраста (матери vs детеныши). В относительно полном объеме сейчас такие данные имеются для сайгака (Sibiryakova et al., 2017), иберийского благородного оленя *Cervus elaphus hispanicus* (Sibiryakova et al., 2015; Volodin et al., 2015) и марала *Cervus elaphus sibiricus* (Sibiryakova et al., 2018). Однако, для джейрана эти данные неполны, что не позволяет включить этот вид в общий синтез исследований. До настоящего времени для взрослых самок джейрана была

описана акустическая структура только для носовых контактных звуков (Volodin et al., 2017a), тогда как индивидуальность не была исследована ни в одном из типов звуков. Для детенышей джейрана в возрасте 1–1.5 месяца было показано, что индивидуальные особенности лучше выражены в ротовых звуках по сравнению с носовыми (Volodin et al., 2011). Однако для новорожденных детенышей джейрана индивидуальность и акустическая структура была описана только для ротовых контактных звуков (Volodin et al., 2017b). Также нет опубликованных данных по сравнению акустической структуры носовых и ротовых звуков взрослых самок и новорожденных детенышей джейрана и степени их индивидуализации. Данное исследование частично заполняет существующий пробел в данных, необходимых для синтеза результатов исследований в этой области.

Целью данной работы было: 1) оценить с помощью дискриминантного анализа степень вокальной индивидуальности в носовых контактных звуках новорожденных детенышей и взрослых самок джейрана, а также 2) проанализировать структуру носовых и ротовых контактных звуков взрослых самок и новорожденных детенышей джейрана для оценки влияния на акустические параметры как способа продукции звука (ротовой или носовой), так и размера животного (взрослый или детеныш).

## Методы

### Сроки и место проведения работы

Сбор данных по джейрану осуществляли в мае-июне 2008–2013 годов в вольерах Экоцентра «Джейран» (Узбекистан) расположенного в юго-западной части Кызылкума, 39°41'N, 64°35'E (Солдатова, Салимов, 1997; Солдатова и др., 2005). Одно из направлений работы Экоцентра — создание резервных популяций джейрана на других территориях, включая заповедники, заказники и зоопарки, на основе выращенных в неволе животных (Солдатова и др., 2005). Сотрудники Экоцентра ежегодно осуществляют отлов около 30 новорожденных детенышей джейрана и производят их искусственное вскармливание с целью дальнейшего распространения, разведения и реинтродукции (Солдатова и др., 2010). По мере взросления детенышей отправляют в различные зоопарки и питомники. Необходимость искусственного выращивания детенышей обусловлена тем, что

джейраны, отловленные во взрослом возрасте очень подвержены стрессу при жизни в неволе, что приводит к высокому травматизму и препятствует размножению. В отличие от взрослых, детеныши, пойманные в первую неделю жизни и выращенные искусственно, значительно меньше боятся человека и могут жить в условиях неволи, поэтому пригодны для создания размножающихся в неволе групп (Солдатова и др., 2010).

Записи ротовых и носовых звуков 21 отловленного детеныша джейрана (11 самцов, 10 самок) в возрасте 1–10 дней были проведены 2–7 мая 2008 г. Записи звуков 8 взрослых самок джейрана (старше 2 лет) содержавшихся в вольерном комплексе Экоцентра были сделаны в мае-июне 2009, 2010 и 2013 годов. Детенышей содержали по 5–7 особей в смежных вольерах размером 2x4 м, одну половину каждой из которых занимал домик со стенками из досок и тростника, а другую — открытый загон из сетки и тростника (Солдатова и др., 2010; Ефремова и др., 2011; Volodin et al., 2011). Детенышей кормили молоком из стеклянных бутылок по 0.33 л с детскими резиновыми насадками-сосками 3 раза в день (Солдатова и др., 2010; Ефремова и др., 2011). Взрослых самок в течение всего года содержали группами в 6–8 особей в двух больших вольерах, совместно с детенышами текущего и прошлого годов, родившимися в неволе. Самок два раза в день кормили свежескошенной и подсушенненной люцерной и комбикормом. Вода была доступна постоянно.

### Запись звуков

Запись звуков проводили с помощью профессиональных цифровых рекордеров Zoom-H4 или Marantz-PMD-660 и конденсаторных микрофонов AKG-C1000S и Sennheiser K6-ME64, с частотой дискретизации 48 кГц. Это оборудование позволяло качественно записывать звуки в диапазоне от 50 Гц до 20 кГц, что полностью покрывает диапазон частот звуков, издаваемых джейранами. Дистанция от микрофона до животного варьировалась от 1 до 5 м. Для документации ротовой и носовой продукции звуков часть аудиозаписей сопровождалась параллельной видеозаписью кричащих животных на цифровые видеокамеры Panasonic NV-GS250 или Panasonic NV-GS320 с разрешением 25 кадров в секунду на видеокассеты формата mini-DV. Животных различали либо по пластиковым ушным меткам (взрослых самок) либо по естественным меткам и по индивидуальным меткам узлом черным Д (детенышей). Во время записи индивидуальную принадлежность звуков животных маркировали голосом.

Звуки детенышей записывали как на открытом воздухе, так и внутри домиков с детенышами. Поскольку домики построены из тростника, их стены почти не отражали звук, поэтому записи практически не содержали эха. В первые дни после отлова, когда детеныши не выпускали в загоны, запись осуществлялась внутри домиков. Когда детеныши стали проводить большую часть времени в загонах маленьких вольер, звуки записывались либо из коридора, либо

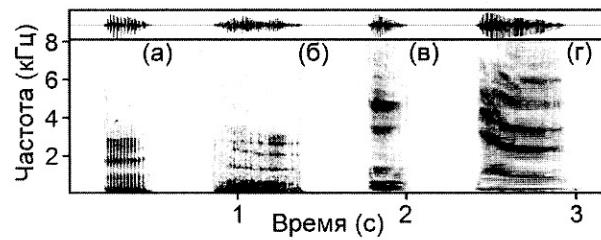
сидя внутри загонов. Звуки детенышей записывали ежедневно по 30–120 мин 2 раза в день, до и во время утреннего и вечернего кормления. Ожидание кормления вызывало повышенное волнение у детенышей, и они начинали активно вокализировать. Всего от детенышей было собрано около 14 часов аудиозаписей.

Звуки самок записывали во время повседневной активности, обычно при ожидании или во время кормления; наблюдатель находился неподалеку от места кормления снаружи вольеры. Всего было собрано 24 часа аудиозаписей.

### Выбор звуков для анализа, формирование выборок

Для акустического анализа мы выбирали звуки наилучшего качества, то есть без наложения звуков других животных, голоса человека и шума ветра. Звуки для анализа выбирали рассредоточено по всему массиву записи, поскольку звуки, идущие подряд в сериях, как правило более сходны между собой (Durbin, 1998). В анализ были включены звуки двух типов: ротовые и носовые (рис. 1). Классификация звуков на носовые и ротовые была проведена на основании видеоклипов, на которых мы могли видеть, был ли рот открыт во время крика, и на комментариях исследователей, записывающих звуки. Всего было проанализировано 388 звуков от 21 детеныша: 253 ротовых и 135 носовых (от 1 до 15 звуков каждого типа на особь), и 184 звука от 8 взрослых самок: 33 ротовых и 151 носовой (от 1 до 35 звуков каждого типа на особь). Один детеныш и одна самка представили только по одному ротовому звуку для анализа.

Для сравнения индивидуальности в носовых звуках взрослых самок и детенышей с помощью дискриминантного анализа использовали выборку в 7 детенышей (5 самцов, 2 самки; по 7–10 звуков на особь) и 7 взрослых самок (по 7–10 звуков на особь). Всего был проанализирован 131 звук: 66 носовых звуков детенышей и 65 носовых звуков. Индивидуальность в ротовых звуках не сравнивали, так как выборка ротовых звуков самок оказалась недостаточной для анализа.



**Рисунок 1.** Спектрограммы (внизу) и осциллографы (вверху), иллюстрирующие контактные звуки джейрана: (а) носовой звук взрослой самки; (б) ротовой звук взрослой самки; (в) носовой звук детеныша; (г) ротовой звук детеныша. Установки для построения спектрограмм: частота дискретизации 24 кГц, окно Хемминга, длина быстрого Преобразования Фурье (FFT) 1024 точек, перекрывание по частотной оси (frame) 50%, перекрывание по временной оси (overlap) 93.75%. Звуки самок и детенышей являются тональными, но при одинаковых установках спектрограмм крики показывают пульсирующий у самок или гармонический у детенышей спектр, поскольку основная частота звуков самок очень низкая.

### Анализ звуков

Для каждого звука было измерено 6 акустических параметров: длительность звука, основная частота и частоты первых четырех формант. Измерения длительности и основной частоты звуков проводили в спектрографической программе Avisoft SASLab Pro (рис. 2). Длительность всего звука измеряли с помощью экранного курсора в окне спектрограммы, построенной со следующими установками: частота дискретизации 48 кГц; окно Хэмминга; длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 1024 точки; перекрывание по частотной оси (frame) 50 %, перекрывание по временной оси (overlap) 93.75 %, которым соответствовали разрешение по частоте 46 Гц и разрешение по времени 1.3 мс. Среднюю основную частоту рассчитывали как величину, обратную среднему для звука периоду основной частоты (рис. 2). Все измерения автоматически экспорттировали в базу данных Excel.

Частоты первых четырех формант звуков измеряли в программе Praat v. 4.3.21 (<http://www.praat.org>) с помощью алгоритма линейного предсказательного кодирования (LPC). Для выбора установок для измерения формант были использованы средние величины длин вокального тракта для новорожденных и взрослых самок джейранов, полученные в результате анатомических препаратов (Efremova et al., 2016). Для построения треков формант в Praat использовали следующие установки: анализ Бурга, временное окно 0.04 с, временной шаг 0.01 с, максимальное число формант 4–5. Для взрослых самок верхняя граница формантных частот составляла 2500–3000 Гц для носовых звуков и 3400–3600 Гц для ротовых звуков. Для детенышей верхняя граница формантных частот составляла 4900–5600 Гц для носовых звуков и 5000–6500 Гц для ротовых звуков. Значения точек формантных треков были экспортированы в Excel и значение каждой форманты данного звука было рассчитано как среднее из значений точек.

### Статистический анализ

Все статистические анализы были выполнены в программах STATISTICA, v. 8.0 (StatSoft, Inc., Tulsa,

OK, USA) и R v.3.0.1 (<https://www.r-project.org>). Средние даны как  $\bar{x} \pm SD$ , все тесты двусторонние, различия считали достоверными при  $p < 0.05$ . Для сравнения использовали средние на особь значения параметров носовых и ротовых звуков. Для сравнения носовых и ротовых звуков детенышей использовали ANOVA повторных измерений. Для сравнения носовых и ротовых звуков самок и сравнения ротовых и носовых звуков детенышей и самок использовали однофакторную ANOVA.

Для сравнения индивидуальности в звуках детенышей и взрослых самок джейрана использовали стандартную процедуру дискриминантного анализа. Вклад каждого параметра в правильное причисление звуков к особям оценивали по величине лямбда Уилкса (Wilks' Lambda). Средние величины правильно причисления к особям сравнивали с помощью  $2 \times 2 \chi^2$  теста. Случайные величины правильного причисления рассчитывали с использованием процедуры рандомизации в программе R (Solow, 1990). Применяя модель унiformной трубки, замкнутой с одного конца, мы рассчитали формантную дисперсию (dF) для носовых и ротовых звуков детенышей с помощью линейной регрессии (Reby, McComb, 2003).

### Результаты

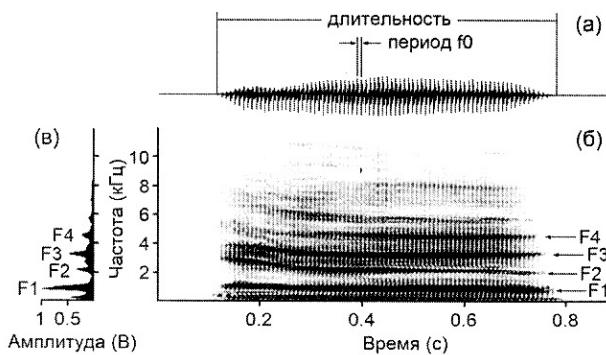
#### Ротовые и носовые звуки

У детенышей ротовые звуки были длиннее носовых. Средняя основная частота и все четыре форманты были ниже в носовых звуках по сравнению с ротовыми (таблица 1). Дистанция между формантами F2–F1 была короче в носовых звуках; дистанция F3–F2 была короче в ротовых звуках, а дистанция F4–F3 не различалась между носовыми и ротовыми звуками (табл. 1). Рассчитанная с помощью линейной регрессии формантная дисперсия в 1303 Гц соответствовала оценочной длине носового вокального тракта в 134 мм. Расчетная формантная дисперсия 1430 Гц соответствовала оценочной длине ротового вокального тракта в 122 мм.

У взрослых самок, как у детенышей, ротовые звуки были длиннее носовых. В отличие от детеныш, средняя основная частота не различалась между носовыми и ротовыми звуками (табл. 1). Как у детенышей, все четыре форманты были ниже в носовых звуках. Как у детенышей, дистанция между формантами F2–F1 была короче в носовых звуках; дистанция F3–F2 была короче в ротовых звуках, а дистанция F4–F3 не различалась между носовыми и ротовыми звуками (табл. 1). Расчетная формантная дисперсия в 690 Гц соответствовала оценочной длине носового вокального тракта в 254 мм. Расчетная формантная дисперсия в 815 Гц соответствовала оценочной длине ротового вокального тракта в 215 мм.

#### Звуки детенышей и взрослых самок

В ротовых звуках все четыре форманты и средняя основная частота были ниже, а дистанции между формантами короче у взрослых самок чем у детенышей, тогда как длительность не различалась между возрастами (табл. 2). В носовых звуках, как



**Рисунок 2.** Ротовой контактный звук семидневного самца джейрана: (а) осциллограмма, (б) спектрограмма, (в) суммарный энергетический спектр звука. Измеряемые акустические параметры: длительность; период основной частоты (период  $f_0$ ); четыре первых форманты (F1–F4). Частоты первых четырех формант показаны на спектрограмме и на энергетическом спектре звука.

Параметры звуков	Детеныши			Взрослые самки		
	Носовые звуки, n = 21	Ротовые звуки, n = 21	ANOVA	Носовые звуки, n = 8	Ротовые звуки, n = 4	ANOVA
duration (с)	0.19±0.05	0.45±0.15	F <sub>1,20</sub> =75.53, p<0.001	0.25±0.06	0.49±0.10	F <sub>1,11</sub> =29.27, p<0.001
f0mean (Гц)	106.8±16.3	118.3±17.5	F <sub>1,20</sub> =51.9, p<0.001	49.3±2.5	57.3±13.2	F <sub>1,11</sub> =3.00, p=0.11
F1(Гц)	581±70	948±80	F <sub>1,20</sub> =261.9, p<0.001	273±19	434±81	F <sub>1,11</sub> =31.24, p<0.001
F2(Гц)	1740±164	2405±247	F <sub>1,20</sub> =82.42, p<0.001	914±102	1345±142	F <sub>1,11</sub> =36.84, p<0.001
F3(Гц)	3273±180	3470±328	F <sub>1,20</sub> =11.24, p<0.001	1802±42	2064±230	F <sub>1,11</sub> =10.73, p=0.008
F4(Гц)	4652±207	4936±246	F <sub>1,20</sub> =34.92, p<0.001	2424±77	2779±234	F <sub>1,11</sub> =16.35, p=0.002
F2-F1(Гц)	1159±146	1457±204	F <sub>1,20</sub> =22.24, p<0.001	641±101	911±90	F <sub>1,11</sub> =20.39, p=0.001
F3-F2(Гц)	1534±246	1065±170	F <sub>1,20</sub> =67.57, p<0.001	887±83	719±111	F <sub>1,11</sub> =8.97, p=0.013
F4-F3(Гц)	1379±189	1467±187	F <sub>1,20</sub> =3.96, p=0.06	623±71	716±161	F <sub>1,11</sub> =2.06, p=0.18

**Таблица 1.** Значения (средние ± SD) акустических параметров носовых и ротовых звуков детенышей и взрослых самок джейрана и результаты их сравнения с помощью дисперсионного анализа (ANOVA). Обозначения: duration — длительность звука, f0mean — средняя основная частота, F1, F2, F3, F4 — частоты первых четырех формант, F2-F1, F3-F2, F4-F3 — дистанции между соседними формантами, n — число особей, от которых были проанализированы средние значения акустических параметров в звуках (одно среднее значение на особь на параметр).

и в ротовых, форманты и средняя основная частота были ниже, а дистанции между формантами короче у взрослых самок чем у детенышей. В отличие от ротовых звуков, носовые звуки детенышей были короче, чем у взрослых самок (табл. 2).

#### Индивидуальность в носовых звуках

Дискриминантный анализ, проведенный по всем 6 параметрам носовых звуков (длительности, средней основной частоте и четырем формантам) показал, что величины правильного причисления: 69.23 % для носовых звуков взрослых самок и 78.79 % для носовых звуков детенышей, были в несколько раз выше случайных ( $37.4 \pm 5.2\%$  и  $36.9 \pm 5.2\%$  соответственно,  $p < 0.001$  для обоих случаев) (рис. 3). Величины правильной классификации к особи были высокими как у детенышей, так и у самок и статистически не различались между ними ( $\chi^2_1 = 1.10$ ,  $p = 0.29$ ) (рис. 3). В классификацию звуков детенышей к особи наибольший вклад (в порядке убывания значимости) вносили средняя основная частота и значения второй и четвертой формант. В классификацию звуков взрослых самок к особи наибольший вклад вносили (в порядке убывания значимости) длительность и значения второй и четвертой формант.

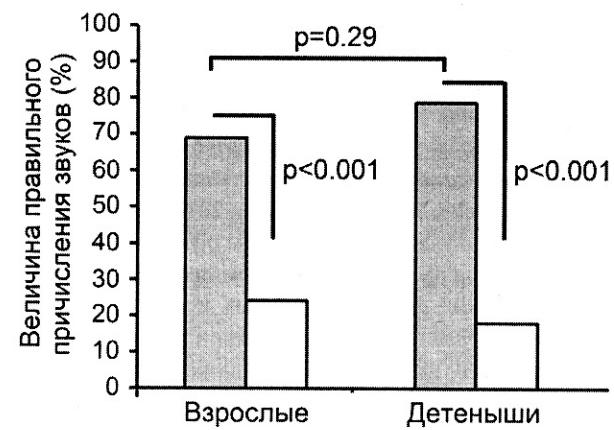
Параметры звуков	Ротовые звуки	Носовые звуки
duration	F <sub>1,23</sub> = 0.31, p = 0.58	F <sub>1,22</sub> = 8.32, p < 0.001
f0mean	F <sub>1,23</sub> = 43.16, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 96.48, p < 0.001
F1	F <sub>1,23</sub> = 138.73, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 149.1, p < 0.001
F2	F <sub>1,23</sub> = 67.81, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 173.93, p < 0.001
F3	F <sub>1,23</sub> = 66.16, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 515.51, p < 0.001
F4	F <sub>1,23</sub> = 261.37, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 865.31, p < 0.001
F2-F1	F <sub>1,23</sub> = 27.04, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 84.49, p < 0.001
F3-F2	F <sub>1,23</sub> = 15.06, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 52.14, p < 0.001
F4-F3	F <sub>1,23</sub> = 56.14, p < 0.001	F <sub>1,22</sub> = 118.84, p < 0.001

**Таблица 2.** Результаты сравнения средних значений акустических параметров ротовых и носовых звуков детенышей и взрослых самок джейрана с помощью однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA). Обозначения: duration — длительность звука, f0mean — средняя основная частота, F1, F2, F3, F4 — частоты первых четырех формант, F2-F1, F3-F2, F4-F3 — дистанции между соседними формантами.

#### Обсуждение

##### Носовые и ротовые звуки

В этом исследовании как у взрослых самок, так и у новорожденных детенышей джейрана средняя основная частота была ниже в носовых, чем в ротовых звуках. Эти результаты соответствуют данным, полученным ранее для детенышей джейрана в возрасте 4–6 недель (Volodin et al., 2011), а также данным для взрослых овец (Sebe et al., 2010), подростков африканских слонов *Loxodonta africana* (Stoeger et al., 2012), взрослых самок и новорожденных детенышей сайгака калмыцкой популяции (Volodin et al., 2014), детенышей иберийского благородного оленя (Sibiryakova et al., 2015) и взрослых самок и детенышей марала (Sibiryakova et al., 2018). Увеличение основной частоты в ротовых звуках может быть результатом ротации щитовидного хряща относительно перстневидного в течение продукции ротовых звуков (см. обсуждение в Volodin et al., 2011), приводящее к усилиению натяжения голосовых связок вследствие сокращений внутренних мускулов гортани, которые сопровождаются сокращением стернотироидного и стерногиоидного



**Рисунок 3.** Сравнение средних величин правильного причисления к особи носовых звуков с помощью дискриминантного анализа для взрослых самок и детенышей (серые столбцы) со случайными величинами, рассчитанными с помощью процедуры randomизации (белые столбцы). Сравнения средних величин правильного причисления сделаны при помощи  $\chi^2$  теста (скобки сверху), сравнения рассчитанных и случайных величин сделаны на основе пермутационного теста (угловые скобки).

мускулов (Sapir et al., 1981; Hong et al., 1997). Однако взрослые самки иберийского благородного оленя (Sibiryakova et al., 2015) и взрослые самки и детеныши сайгака казахской популяции (Sibiryakova et al., 2017) не следовали этому правилу, и у них основные частоты носовых и ротовых звуков не различались.

Кроме того, более высокая основная частота ротовых звуков по сравнению с носовыми может быть результатом более высокого эмоционального возбуждения животных в течение продукции ротовых звуков. Повышение основной частоты при повышении уровня эмоционального возбуждения животного представляет собой общий феномен как для копытных (Charlton, Reby, 2011; Lingle et al., 2012), так и для млекопитающих в целом (обзоры: Володин и др., 2009a; Briefer, 2012). Потенциально, основная частота возрастает, когда увеличивающееся возбуждение запускает определенные изменения в голосовых связках, например, увеличение напряжения голосовых связок путем увеличения жесткости ткани и уменьшение вибрирующей порции голосовой связки (Titze, 1994; Riede, 2010).

К тому же, более высокое эмоциональное возбуждение при продукции ротовых звуков может приводить к усилению потока воздуха из легких и, таким образом, к более высокой скорости потока выдыхаемого воздуха. Более интенсивный поток воздуха через легкие мог быть причиной большей длительности ротовых звуков по сравнению с носовыми у взрослых самок и детенышей джейрана в этом исследовании. Увеличение длительности звуков при увеличении уровня эмоционального возбуждения было показано для приматов, хищных, хоботных, рукокрылых и копытных (обзоры: Володин и др., 2009a; Briefer, 2012). Среди копытных, более длинные ротовые звуки по сравнению с носовыми были найдены у взрослых самок домашних овец (Sebe et al., 2010), у детенышей джейрана в возрасте 1–1.5 месяца (Volodin et al., 2011); у взрослых самок и детенышей сайгака (Володин и др., 2009b; Volodin et al., 2014; Sibiryakova et al., 2017), и у детенышей иберийского благородного оленя (Sibiryakova et al., 2015).

Более низкие форманты в носовых звуках по сравнению с ротовыми звуками взрослых самок и новорожденных детенышей джейрана были ожидаемы, поскольку формантные частоты связаны обратной зависимостью с длиной вокального тракта (Фант, 1964; Fitch, Reby, 2001; Taylor, Reby, 2010). Носовой вокальный тракт всегда длиннее, чем ротовой (Efremova et al., 2016), и, следовательно, форманты носовых звуков всегда ниже формант ротовых звуков (Volodin et al., 2017a). Более низкие форманты в ротовых звуках по сравнению с носовыми были также найдены в грохотаниях подростков африканского слона (Stoeger et al., 2012), в контактных звуках самок и детенышей сайгака (Volodin et al., 2014; Sibiryakova et al., 2017), и в предшествующем исследовании звуков однолетних детенышей джейрана (Volodin et al., 2011).

### Звуки детенышей и взрослых самок

Средняя основная частота была выше в звуках

детенышей по сравнению со звуками взрослых самок. Снижение основной частоты с возрастом у джейрана могло быть связано с ростом голосовых связок, поскольку длина голосовых связок — важный предиктор частоты вибрации голосовых связок у млекопитающих (Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002; Riede, Brown, 2013). У новорожденных детенышей джейрана длина голосовой связки составляет 7.4 мм, а у взрослых самок 16.6 мм (Efremova et al., 2016). Снижение основной частоты с возрастом от детенышей к взрослым самкам также было обнаружено у трех подвидов благородного оленя (Vankova, Malek, 1997; Kidjo et al., 2008; Sibiryakova et al., 2015) и сайгака (Volodin et al., 2014; Sibiryakova et al., 2017). Однако у канадскогоwapiti *Cervus canadensis*, марала и домашних коров максимальная основная частота контактных звуков неотличима между детенышами и взрослыми самками (Feighny, 2005; Padilla de la Torre et al., 2015; Volodin et al., 2016; Sibiryakova et al., 2018). Возможно, это связано с использованием иного механизма продукции звука, без участия голосовых связок, что недавно было показано для wapiti и марала (Reby et al., 2016; Golosova et al., 2017).

Результаты сравнения формантных частот звуков взрослых самок и детенышей также полностью соответствовали предсказаниям теории источника-фильтра (Фант, 1964; Titze, 1994; Taylor, Reby, 2010): взрослые самки, обладающие более длинным вокальным трактом, издавали звуки с более низкими формантами, чем детеныши, обладающие более коротким вокальным трактом. Более низкие формантные частоты в звуках взрослых самок по сравнению со звуками детенышей были также найдены у домашних коз (Briefer, McElligott, 2011) и сайгака (Володин и др., 2009b; Volodin et al., 2014; Sibiryakova et al., 2017).

Носовые звуки взрослых самок джейрана были более длительными по сравнению с детенышами. Аналогичные результаты были получены для ротовых звуков сайгака калмыцкой популяции (Volodin et al., 2014), носовых звуков сайгака казахской популяции (Sibiryakova et al., 2017), ротовых и носовых звуков иберийского благородного оленя (Sibiryakova et al., 2015), и носовых звуков марала (Sibiryakova et al., 2018). Большая длительность звуков взрослых самок по сравнению со звуками детенышей была также найдена у европейской лани *Dama dama* (Torriani et al., 2006) и у домашних коз (Briefer, McElligott, 2011). Вокализации копытных производятся на выдохе, поэтому длительность каждого звука зависит от объема воздуха, который может выдохнуть животное за один раз и, следовательно, от объема легких. Объем легких увеличивается с ростом размера тела, и у взрослых животных он больше, чем у детенышей, поэтому взрослые особи могут производить более длинные звуки.

### Индивидуальность в носовых звуках

Индивидуальные особенности были хорошо выражены в носовых контактных звуках как детенышей, так и взрослых самок джейрана, степень индивидуализации звуков в несколько раз превышала

случайную величину. Набор акустических ключей к индивидуальности был сходен для звуков взрослых самок и детенышей, и у тех и у других вторая и четвертая форманта вносили важный вклад в классификацию звуков к особи.

Индивидуальность была в одинаковой степени выражена в носовых звуках детенышей джейрана, чем в носовых звуках взрослых самок. В отличие от джейрана, у домашних коров носовые звуки взрослых самок были более индивидуализированы чем носовые звуки детенышей (Padilla de la Torre et al., 2015). Также, ротовые звуки взрослых самок были более индивидуализированы по сравнению с ротовыми звуками детенышей у сайгака казахской популяции (Sibiryakova et al., 2017), иберийского благородного оленя (Sibiryakova et al., 2015), европейской лани (Torriani et al., 2006) и у домашних коз (Briefer, McElligott, 2011). В то же время, в носовых звуках иберийского благородного оленя (Sibiryakova et al., 2015) и в ротовых звуках марала (Sibiryakova et al., 2018) достоверных различий между взрослыми самками и детенышами по степени выраженности индивидуальности в звуках не наблюдалось.

Высокий процент правильного причисления звука к особи в дискриминантном анализе не эквивалентен демонстрации распознавания индивидуальности детенышами и матерями, так как высокие проценты правильного причисления звуков к особи не всегда могут быть подтверждены такой же высокой степенью индивидуального распознавания звуков при проигрывании их животным (Lingle et al., 2007 a, b). Однако в большинстве случаев эксперименты по проигрыванию звуков животным согласуются с результатами анализа способности звуков кодировать индивидуальную принадлежность методом дискриминантного анализа. Так в экспериментах по проигрыванию звуков детеныши европейской лани достоверно сильнее реагировали на звуки своих матерей, чем на звуки чужих самок, а взрослые самки не отличали своих детенышей от чужих, что хорошо

согласуется с большой разницей в процентах правильного причисления звука к особи между взрослыми самками и детенышами (81.7 % у взрослых самок и 32.1 % у детенышей, Torriani et al., 2006). У домашних коз, домашних коров и центральноевропейского благородного оленя как детеныши, так и матери распознавали друг друга по звукам (Vankova et al., 1997; Briefer, McElligott, 2011; Padilla de la Torre et al., 2016), хотя авторы отмечали, что у благородного оленя детеныши несколько лучше распознают матерей, чем матери детенышей (Vankova et al., 1997). А у северного оленя *Rangifer tarandus* детеныши различают матери несколько хуже, чем матери своих детенышей (Esmark, 1971). В случае северного оленя детеныши реагировали на проигрывание звуков своей матери только если находились в изолированном помещении и не реагировали, когда лежали на своих местах в стаде (Esmark, 1971).

Таким образом, наше исследование показало, что носовые и ротовые контактные звуки джейрана различаются по акустическим признакам и что носовые контактные звуки индивидуализированы как у взрослых самок, так и у новорожденных детенышей джейрана. Поскольку первые недели жизни детеныши джейрана затаиваются на индивидуальных участках матерей (Blank et al., 2015), вокальная индивидуальность новорожденных детенышей видимо не используется для распознавания их по голосу матерями. Однако индивидуальные особенности в голосе могут приобретать важное значение начиная с возраста 4–6 недель, после начала следования детеныша за матерью (Volodin et al., 2011).

### Благодарности

Мы благодарны сотрудникам Экоцентра «Джейран» за помощь и поддержку при сборе данных для этого исследования, и К.О. Ефремовой за помощь в обработке данных. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского Научного Фонда, грант 14-14-00237-П.

### Список литературы:

- Володин И.А., Володина Е.В., Гоголева С.С., Доронина Л.О. Индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека // Журнал общей биологии, 2009а. Т. 70. С. 210–224.
- Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О. Антилопа, кричащая через нос: структура звуков и влияние полового отбора на вокальное поведение у сайгака (*Saiga tatarica*) // Зоологический журнал, 2009б. Т. 88. С. 113–124.
- Ефремова К.О., Володин И.А., Володина Е.В., Фрай Р., Солдатова Н.В., Лапшина Е.Н., Макаров И.С., Горбунов К.С. Влияние пола и возраста на структурные признаки носовых звуков и размеры тела у детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*, Artiodactyla, Bovidae) // Зоологический журнал, 2011. Т. 90. С. 603–615.
- Солдатова Н.В., Салимов Х.В. Современное состояние, численность, размещение и стратегия охраны популяции джейрана в Узбекистане // Труды заповедников Узбекистана. Ташкент, 1997. Вып. 2. С. 84–94.
- Солдатова Н.В., Солдатов В.А., Солдатова О.В. Экоцентр «Джейран» — питомник по разведению редких видов: джейрана, кулана, лошади Пржевальского // Копытные в зоопарках и питомниках. М., 2005. С. 191–201.
- Солдатова Н.В., Юлдашев Э.Т., Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О., Лапшина Е.Н. Содержание, выращивание и динамика веса детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*) в неволе // Научные исследования в зоологических парках. М., 2010. Вып. 26. С. 64–71.
- Фант Г. Акустическая теория речеобразования. // М., 1964. 284 с.
- Blank D.A., Ruckstuhl K., Yang W. Antipredator strategy of female goitered gazelles (*Gazella subgutturosa* Guld., 1780) with hiding fawn // Behaviour Processes, 2015. V. 119. P. 44–49.
- Briefer E.F. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence // Journal of Zoology, 2012. V. 288. P. 1–20.
- Briefer E.F., McElligott A.G. Mutual mother-offspring vocal recognition in an ungulate hider species (*Capra hircus*). Animal Cognition, 2011. V. 14. P. 585–598.
- Charlton B.D., Reby D. Context-related acoustic variation in male fallow deer (*Dama dama*) groans // PLoS ONE, 2011// V. 6(6):e21066. doi:10.1371/journal.pone.0021066
- Charrier I., Mathevon N., Jouventin P. How does a fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis* // Journal of Experimental Biology, 2002. V. 205. P. 603–612.

- Durbin L.S. Individuality in the whistle call of the asiatic wild dog *Cuon alpinus* // *Bioacoustics*, 1998. V. 9. P. 197–206.
- Efremova K.O., Frey R., Volodin I.A., Fritsch G., Soldatova N.V., Volodina E.V. The postnatal ontogeny of the sexually dimorphic vocal apparatus in goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) // *Journal of Morphology*, 2011. V. 277. P. 826–844.
- Espmark Y. Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship // *Behaviour*, 1971. V. 40. P. 295–301.
- Espmark Y. Individual characteristics in the calls of reindeer calves // *Behaviour*, 1975. V. 54. P. 50–59.
- Feighny J.A. Ontogeny of wapiti vocalizations: Development, environmental and anatomical constraints. PhD Thesis. University of Northern Colorado. Colorado, 2005.
- Fitch W.T., Hauser M.D. Unpacking "honesty": vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals // *Acoustic Communication. Springer Handbook of Auditory Research* (Simmons, A., Fay, R. R. & Popper, A. N., eds.). Berlin, 2002. P. 65–137.
- Fitch W.T., Reby D. The descended larynx is not uniquely human // *Proceedings of the Royal Society B*, 2001. V. 268. P. 1669–1675.
- Golosova O.S., Volodin I.A., Isaeva I.L., Volodina E.V. Effects of free-ranging, semi-captive and captive management on the acoustics of male rutting calls in Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* // *Mammal Research*, 2017. V. 62. P. 387–396.
- Hong K.H., Ye M., Kim T.M., Kevorkian K.F., Berke G.S. The role of strap muscles in phonation - in vivo canine laryngeal model // *Journal of Voice*, 1997. V. 11. P. 23–32.
- Kidjo N., Cargnelutti B., Charlton B.D., Wilson C., Reby D. Vocal behaviour in the endangered Corsican deer: description and phylogenetic implications // *Bioacoustics*, 2008. V. 18. P. 159–181.
- Lingle S., Rendall D., Pellis S.M. Altruism and recognition in the antipredator defence of deer: 1. Species and individual variation in fawn distress calls // *Animal Behaviour*, 2007a. V. 73. P. 897–905.
- Lingle S., Rendall D., Wilson W.F., Deyoung R.W., Pellis S.M. Altruism and recognition in the antipredator defence of deer: 2. Why mule deer help nonoffspring fawns // *Animal Behaviour*, 2007b. V. 73. P. 907–916.
- Lingle S., Wyman M.T., Kotrba R., Teichroeb L.J., Romanow C.A. What makes a cry a cry? A review of infant distress vocalizations // *Current Zoology*, 2012. V. 58. P. 698–726.
- Padilla de la Torre M., Briefer E.F., Ochocki B.M., McElligott A.G., Reader T. Mother-offspring recognition via contact calls in cattle, *Bos Taurus* // *Animal Behaviour*, 2016. V. 114. P. 147–154.
- Padilla de la Torre M., Briefer E.F., Reader T. McElligott A.G. Acoustic analysis of cattle (*Bos taurus*) mother-offspring contact calls from a source-filter theory perspective // *Applied Animal Behaviour Science*, 2015. V. 163. P. 58–68.
- Reby D., McComb K. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags // *Animal Behaviour*, 2003. V. 65. P. 519–530.
- Reby D., Wyman M.T., Frey R., Passilongo D., Gilbert J., Locatelli Y., Charlton B.D. Evidence of biphonation and source-filter interactions in the bugles of male North American wapiti (*Cervus canadensis*) // *Journal of Experimental Biology*, 2016. V. 219. P. 1224–1236.
- Richardson L.W., Jacobson H.A., Muncy R.J., Perkins C.J. Acoustics of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) // *Journal of Mammalogy*, 1983. V. 64. P. 245–252.
- Riede T. Elasticity and stress relaxation of rhesus monkey *Macaca mulatta* vocal folds // *Journal of Experimental Biology*, 2010. V. 213. P. 924–932.
- Riede T., Brown C. Body size, vocal fold length, and fundamental frequency — implications for mammal vocal communication // *Nova Acta Leopoldina NF*, 2013. V. 111. P. 295–314.
- Sapir S., Larson C. Effect of geniohyoid, cricothyroid and sternothyroid muscle stimulation on voice fundamental frequency of electrically elicited phonation in rhesus macaque // *Laryngoscope*, 1981. V. 91. P. 457–468.
- Sebe F., Duboscq J., Aubin T., Ligout S., Poindron P. Early vocal recognition of mother by lambs: contribution of low- and high-frequency vocalizations // *Animal Behaviour*, 2010. V. 79. P. 1055–1066.
- Shillito-Walser E.E., Hague P., Walters E. Vocal recognition of recorded lambs' voices by ewes of three breeds of sheep // *Behaviour*, 1981. V. 78. P. 260–272.
- Sibiryakova O.V., Volodin I.A., Frey R., Zuther S., Kisebaev T.B., Salemgareev A.R., Volodina E.V. Remarkable vocal identity in wild-living mother and neonate saiga antelopes: a specialization for breeding in huge aggregations? // *Science of Nature*, 2017. V. 104:11. doi: 10.1007/s00114-017-1433-0
- Sibiryakova O.V., Volodin I.A., Matrosova V.A., Volodina E.V., Garcia A.J., Gallego L., Landete-Castillejos T. The power of oral and nasal calls to discriminate individual mothers and offspring in red deer, *Cervus elaphus* // *Frontiers in Zoology*, 2015. V. 12:2. doi: 10.1186/s12983-014-0094-5
- Sibiryakova O.V., Volodin I.A., Volodina E.V. Advertising individual identity by mother and adolescent contact calls in Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* // *Ethology*, 2018. doi: 10.1111/eth.12804
- Solow A.R. A randomization test for misclassification probability in discriminant analysis // *Ecology*, 1990. V. 71. P. 2379–2382.
- Stoeger A.S., Heilmann G., Zeppelzauer M., Ganswindt A., Hensman S., Charlton B.D. Visualizing sound emission of elephant vocalizations: evidence for two rumble production types // *PLoS ONE*, 2012. V. 7:e48907. doi: 10.1371/journal.pone.0048907
- Taylor A.M., Reby D. The contribution of source–filter theory to mammal vocal communication research // *Journal of Zoology*, 2010. V. 280. P. 221–236.
- Terrazas A., Serafin N., Hernandez H., Nowak R., Poindron P. Early recognition of newborn goat kids by their mother: II. Auditory recognition and evidence of an individual acoustic signature in the neonate // *Developmental Psychobiology*, 2003. V. 43. P. 311–320.
- Titze, I. R. *Principles of Voice Production* / Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1994.
- Torriani M.V.G., Vannoni E., McElligott A.G. Mother-young recognition in an ungulate hider species: a unidirectional process // *American Naturalist*, 2006. V. 168. P. 412–420.
- Vaňková D., Bartoš L., Malek J. The role of vocalisations in the communication between red deer hinds and calves // *Ethology*, 1997. V. 103. P. 795–808.
- Vaňková D., Málek J. Characteristics of the vocalizations of red deer *Cervus elaphus* hinds and calves // *Bioacoustics*, 1997. V. 7. P. 281–289.
- Volodin I.A., Efremova K.O., Frey R., Soldatova N.V., Volodina E.V. Vocal changes accompanying the descent of the larynx duringontogeny from neonates to adults in male and female goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) // *Zoology*, 2017a. V. 120. P. 31–41.
- Volodin I.A., Lapshina E.N., Volodina E.V., Frey R., Soldatova N.V. Nasal and oral calls in juvenile goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) and their potential to encode sex and identity // *Ethology*, 2011. V. 117. P. 294–308.
- Volodin I.A., Matrosova V.A., Volodina E.V., Garcia A.J., Gallego L., Márquez R., Llusia D., Beltrán J.F., Landete-Castillejos T. Sex and age-class differences in calls of Iberian red deer during rut: reversed sex dimorphism of pitch and contrasting roars from farmed and wild stags // *Acta Ethologica*, 2015. V. 18. P. 19–29.
- Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Frey R., Efremova K.O., Soldatova N.V., Zuther S., Kisebaev T.B., Salemgareev A.R., Volodina E.V. Individuality of distress and discomfort calls in neonates with bass voices: Wild living goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) and saiga antelopes (*Saiga tatarica*) // *Ethology*, 2017b. V. 123. P. 386–396.
- Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Kokshunova L.E., Frey R., Volodina E.V. Nasal and oral calls in mother and young trunk-nosed saiga antelopes, *Saiga tatarica* // *Bioacoustics*, 2014. V. 23. P. 79–98.
- Volodin I.A., Sibiryakova O.V., Volodina E.V. Sex and age-class differences in calls of Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* // *Mammalian Biology*, 2016. V. 81. P. 10–20.

## Acoustic structure and individuality in contact calls of adult female and neonate Goitred Gazelles

Sibiryakova O.V.<sup>1</sup>, Volodin I.A.<sup>1,2</sup>, Soldatova N.V.<sup>3</sup>, Volodina E.V.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Russia, Moscow, Lomonosov Moscow State University, <sup>2</sup>Russia, Moscow, Moscow Zoo, <sup>3</sup>Republic of Uzbekistan, Kagan, Ecocenter "Djeiran"

Oral (open-mouth) contact calls are strongly individualistic in neonate Goitred Gazelles (*Gazella subgutturosa*), but territorial mothers seem do not distinguish voices of their neonate from the alien young and approach to calls of any young and even on human imitations of neonate voices. Vocal individuality was not studied so far in voices of adult females. This study revealed that in neonate and adult female Goitred Gazelles, the nasal and oral contact calls differed in the

acoustics and that the nasal contact calls were equally strongly individualistic in both neonates and adult females. We discuss, that, although the vocal identity of the hider neonates seems to be unimportant for individual recognition by their mothers, the individualistic voices of both mother and young might become functional further, when the young start following their mothers at 4–6 weeks of age.