



На правах рукописи

Ефремова Ксения Олеговна

**Изменение звуков и структур вокального аппарата в
онтогенезе джейрана (*Gazella subgutturosa*)**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Москва

2015

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
Володин Илья Александрович,
Московский государственный университет
имени М.В.Ломоносова, доцент,
ведущий научный сотрудник

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
Рожнов Вячеслав Владимирович,
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н.Северцова РАН, член-корреспондент
РАН, заместитель директора

кандидат биологических наук,
Беликов Роман Александрович,
Институт океанологии им П.П.Ширшова РАН,
старший научный сотрудник

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский государственный
университет

Защита состоится «18» мая 2015 г. в «15» часов «30» минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, расположенном по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, д.1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1

Факс: 8(495) 939-43-09; e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан «12» марта 2015 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Солдатова И.Б.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Опущенная гортань и половой диморфизм в вокальной анатомии были описаны у самцов нескольких видов гаремных копытных: европейской лани (*Dama dama*), благородного оленя (*Cervus elaphus*) и дзерена (*Procapra gutturosa*) (Fitch, Reby, 2001; Frey, Riede, 2003; McElligott et al., 2006; Frey et al., 2011). Более крупная гортань с длинными голосовыми связками самцов гаремных копытных определяет гораздо более низкие значения основной частоты их криков по сравнению с криками самок (Frey, Riede, 2003). В то же время удлинение вокального тракта за счет опускания гортани приводит к снижению формантных частот звуков (Fitch, Reby, 2001; McElligott et al., 2006; Frey et al., 2008, 2011). Было показано, что низкие крики самцов более привлекательны для рецептивных самок и лучше отпугивают самцов-соперников (Reby et al., 2005; Charlton et al., 2007). Эти данные позволили предположить, что особенности строения и расположения гортани самцов у гаремных видов копытных возникли под давлением полового отбора на их вокальное поведение (Reby, McComb, 2003; McElligott et al., 2006; Frey et al., 2008; Vannoni, McElligott, 2008). Джейран – одна из немногих антилоп с ярко выраженным половым диморфизмом в строении вокального аппарата. У взрослых самцов гортань вдвое крупнее и расположена в шее намного ниже, чем у взрослых самок. Эта особенность джейрана настолько заметна, что была отмечена уже при первом научном описании вида (Güldenstaedt, 1780). Строение вокального аппарата, безусловно, влияет на структуру звуков, издаваемых этими животными. Однако детальных исследований вокальной анатомии и особенностей звуков джейрана, а также их изменение в процессе онтогенеза, до настоящего времени проведено не было. Адаптивное значение увеличения гортани у самцов по сравнению с самками и эволюционные предпосылки формирования этой особенности также до сих пор не изучены.

Цели и задачи. Целью работы было исследовать изменение структуры звуков и особенностей строения вокального аппарата джейрана в процессе онтогенеза. Для этого мы поставили перед собой следующие задачи:

1. Изучить строение вокального аппарата джейрана разного пола и возраста.
2. Описать структурное разнообразие звуков и оценить встречаемость звуков разных типов по мере взросления детенышей джейрана.
3. Изучить формирование половых особенностей в структуре звуков и вокальной анатомии в процессе онтогенеза на основе аудио- и видеозаписей, фотографий и анатомического материала.
4. Проанализировать влияние пола и возраста на массу тела и промеры шеи для сопоставления с различиями в вокальной анатомии и структуре звуков самцов и самок.
5. Разработать методы измерений длины вокального тракта по фото и видео изображениям живых животных и методику оценки возраста по зубной системе и пропорциям черепа.
6. Оценить применимость программы по автоматическому анализу речи для расчета основной частоты звуков детенышей.

Научная новизна. Впервые подробно изучен онтогенез звуков и структур вокального аппарата одного из видов копытных с очень крупной относительно размеров тела и подвижной гортанью. Впервые проведено детальное описание

структуры разных типов звуков детенышей джейрана, изменение встречаемости звуков разных типов от рождения до подросткового возраста, а также формирование половых различий в структуре звуков джейрана с рождения до взрослого возраста. Исследовано строение вокального аппарата, выявлены особенности, связанные с высокой подвижностью гортани. Обнаружена уникальная, ранее не описанная ни для одного вида млекопитающих, структура – спица перстневидного хряща.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты работы вносят существенный вклад в изучение процессов вокального онтогенеза у млекопитающих. Опробованы и усовершенствованы методики препарирования и измерения динамичных вокальных структур, что может послужить руководством для других исследователей при изучении строения вокального аппарата млекопитающих. Полученные данные свидетельствуют о том, что джейран может служить модельным видом для апробации и разработки акустических программ, направленных на изучение речи, как вид, для которого характеристики вокального аппарата и параметров звуков схожи с таковыми у человека. Результаты диссертации с 2008 года используются в курсе «Биоакустика высших позвоночных» биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Апробация работы. Основные результаты работы были доложены на XV и XVI Международных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2008, 2009), VII Международной конференции по поведению, физиологии и генетике диких животных (Берлин, Германия, 2007), 2-й Научной конференции по поведению и поведенческой экологии млекопитающих (Черноголовка, 2009), Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ имени А.Н. Северцова «Актуальные проблемы экологии и эволюции» (Москва, 2010), Международной конференции «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011), XXII и XXIII Международных биоакустических конгрессах (Португалия, Лиссабон, 2009; Франция, Ла-Рошель, 2011), V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2012) и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 16 научных работ, из них 5 – рецензируемые статьи из списка ВАК и WOS, 3 – статьи в других сборниках и журналах, 8 – тезисы научных конференций.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 158 стр. печатного текста и состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 214 работ, из них 177 на иностранных языках. Работа содержит 23 таблицы, 57 рисунков и 2 приложения.

Благодарности

Я глубоко признательна своему научному руководителю, Илье Александровичу Володину, а также Елене Владимировне Володиной за деятельное участие на каждом этапе работы, ценные идеи, терпение и бесценный опыт. Выражаю огромную благодарность Роланду Фраю за руководство морфологической частью диссертации и плодотворные консультации по множеству практических и теоретических вопросов. Я искренне благодарна Н.В. Солдатовой за предоставленную возможность проведения исследования и активное участие в сборе анатомического материала, Э.Т. Юлдашеву за сотрудничество, Н. Джураеву – за помощь, оказанную при работе с животными и стремление

выполнить любые пожелания во время исследований, а также всему персоналу Экоцентра "Джейран" – за безграничное дружелюбие и всестороннюю поддержку. Огромное спасибо Е.Н. Лапшиной и В.А. Матросовой за большую работу, проведённую по сбору материала. Благодарю И.А. Макарова за ценные консультации. Очень признательна С.В. Пыжьянову за труд прочтения моей работы и высказанные замечания и советы. Я благодарна коллективу кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ за дружескую атмосферу и заинтересованность в моей работе, и особенно И.Р. Беме за критический разбор моей работы и ценные замечания. Благодарю за неустанную поддержку и понимание мою семью и друзей. Финансовая поддержка была оказана Российским Фондом Фундаментальных исследований - проекты 09-04-00416-а и 12-04-00260-а, а также Немецкой Академической Службой по Обмену DAAD (2011 и 2014 гг.).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы работы, поставлены цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы.

В разделе **1.1** описаны особенности строения и функционирования вокального аппарата млекопитающих. В разделе **1.2** рассмотрена связь морфологических характеристик тела млекопитающих с параметрами издаваемых ими звуков. Раздел **1.3** включает описание признаков «качества» в акустических сигналах млекопитающих. В разделе **1.4** приведены способы вокального преувеличения размеров тела у млекопитающих, а также морфологические особенности, лежащие в их основе. Раздел **1.5** содержит общую характеристику вида, информацию о его систематическом положении, описание распространения, а также социального и репродуктивного поведения джейрана.

ГЛАВА 2. Материалы и методы.

Материал для данной работы был собран на территории природного питомника Экоцентра «Джейран» (Бухарская обл., Узбекистан) (39°41'С, 64°35'В). Сбор данных в полевых условиях проводили в 2008-2011 и 2013 годах (Табл. 1). Материалом для этого исследования послужили записи звуков, видеозаписи, фотографии, анатомический материал, а также данные по массе и промерам тела, полученные от детенышей и взрослых особей джейрана, содержащихся в вольерном комплексе Экоцентра, и от диких джейранов, обитающих в естественных условиях.

Детенышей джейрана отлавливали каждые 2-3 дня с 29 апреля по 12 мая в 2008 году, с 5 по 13 мая в 2009 году. Все животные, содержащиеся в вольерах Экоцентра, были индивидуально помечены. В первые дни после поимки детенышей индивидуальные метки выстригали на шерсти, в более позднем возрасте всех животных метили урзолом черным Д. Все взрослые джейраны, содержащиеся в вольерном комплексе и участвовавшие в исследовании, были помечены ушными метками с индивидуальными номерами и/или имели хорошо заметные индивидуальные особенности, не встречающиеся среди других наблюдаемых животных.

Запись звуков проводили с помощью профессиональных цифровых рекордеров Zoom-H4 и Marantz-PMD-660 и конденсаторных микрофонов Sennheiser K6-ME66 и Sennheiser K6-ME64, с частотой дискретизации 48 кГц. Расстояние до вокализирующих животных, как правило, составляло 0,5-10 м. Мы записывали звуки почти ежедневно обычно за 10-20 минут до начала кормления 2-3 раза в день. Всего было собрано 175 часов записей криков детенышей, подростков и взрослых джейранов.

Таблица 1. Основные направления исследований, число особей и объем использованного в работе материала.

Основные направления исследований	Число особей		Объем материала
	самцы	самки	
Структурное разнообразие звуков и изменение встречаемости звуков разных типов по мере взросления у детенышей до 6-месячного возраста.	19	24	29984 звуков
Изменение структурных характеристик звуков у детенышей с рождения до 6-месячного возраста.	10	13	2167 звуков
Влияние пола и возраста на массу и промеры тела у детенышей джейрана.	10	13	501 процедура взвешивания и измерений
Изменение структурных характеристик звуков джейранов от рождения до взрослого состояния.	24	29	1451 звуков
Особенности строения и изменение морфологических характеристик вокального аппарата джейрана в процессе онтогенеза.	19	11	30 анатомических образцов

Спектрографический анализ звуков проводили в программах Avisoft SASLab Pro и Praat. Измерения длительности, основной частоты и энергетических параметров звуков проводили в программе Avisoft SASLab Pro 4.33 (Рис. 1). Значения частот первых четырех формант измеряли в программе Praat v. 4.3.21 (Рис. 2).

Каждые 2 недели, начиная с момента поимки и до возраста 16 недель, мы взвешивали детенышей и проводили измерения в области шеи. Для каждого животного с помощью гибкой пластиковой измерительной ленты с точностью до 1 см проводили четыре измерения (Рис. 3): 1) охват шеи через наиболее выступающую точку гортани (охват шеи вверху); 2) охват шеи над грудиной, в месте перехода шеи в туловище (охват шеи внизу); 3) расстояние от угла нижней челюсти до выступа гортани (перпендикуляр, опущенный от угла нижней челюсти к линии охвата через выступ гортани); 4) расстояние от угла нижней челюсти до рострального выступа рукоятки грудины (длина шеи).

Анатомический материал был представлен препаратами целых животных или только области головы и шеи джейранов разного пола и возраста, черепами и другими частями скелета джейранов разного пола и возраста. Большая часть материала (23 животных) была перевезена из Экоцентра «Джейран» в замороженном состоянии в Институт биологии животных в природе и неволе имени Лейбница, Берлин (Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research, Berlin), где в дальнейшем мы провели препарирование 20 анатомических образцов. Суммарно с 2008 г. по 2014 г. было отпрепарировано 30 животных (19 самцов и 11 самок) разных возрастов.

Мы проводили послойное препарирование в области головы и шеи поочередно с каждой стороны. На каждом этапе препарирования проводили измерение анатомических структур и фотосъемку. Наиболее важными для нас были измерения длин носового и ротового вокальных трактов, а также промеры гортани и голосовых связок.

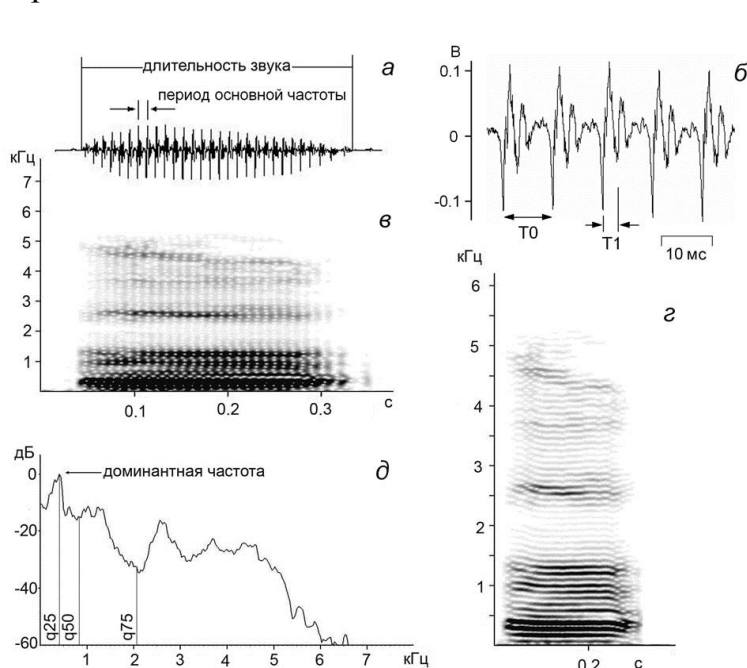


Рис. 1. Носовой звук детеныша джейрана (самки): осциллограммы всего (а) и центральной части звука (б), спектрограммы, демонстрирующие вертикальную исчерченность в результате пульсации голосовых связок (в) и гармоническую структуру звука (г), и энергетический спектр (д). Показаны измерения длительности, периода основной частоты, значений доминантной частоты, нижней (q25), средней (q50) и верхней (q75) энергетических кватрилей звука. T0 – период основной частоты; T1 – период частоты первой форманты. Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: частота дискретизации 16 кГц, окно Хемминга, перекрытие по временной оси 96.87%, перекрытие по частотной оси 50%, длина Быстрого Преобразования Фурье 512 (в) и 1024 (г) точек.

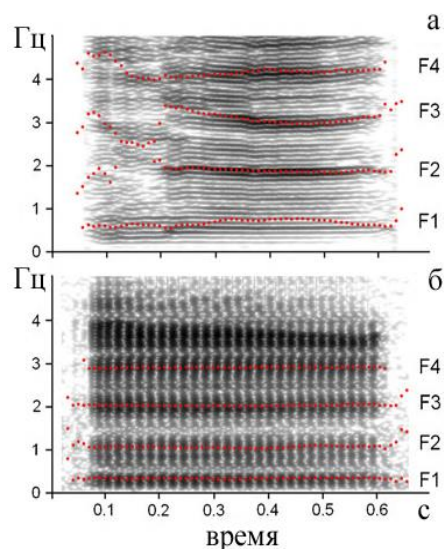


Рис. 2. Треки формантных частот (F1, F2, F3 и F4) ротового звука 1-2-недельного самца (а) и носовых звуков 15-16-недельного самца (б) джейрана, построенные в программе Praat со следующими установками: ковариантный анализ Бурга, временное окно 40 мс с шагом 10 мс, максимальное число формант 4, анализируемый частотный диапазон 4800 Гц для ротового и 3200 Гц для носового звуков.

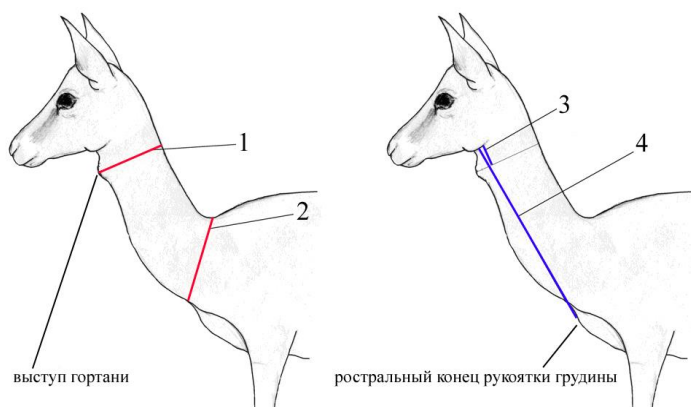


Рис. 3. Измерения охватов и длин в области шеи у детенышей джейрана: 1 - охват шеи через наиболее выступающую точку гортани; 2 - охват шеи в месте перехода шеи в туловище, над грудной; 3 - расстояние от угла нижней челюсти до линии охвата через гортань; 4 - расстояние от угла нижней челюсти до роstralного конца рукоятки грудной.

Измерения длин вокальных трактов проводили на различных этапах препарирования с помощью неэластичного жгута, располагая его вдоль носового или ротового вокального тракта, а затем прикладывая к линейке. Для дальнейших расчетов мы использовали измерения длины вокальных трактов сделанные после экспозиции гортани. Промеры гортани проводили после ее изъятия. При этом с помощью штангенциркуля измеряли максимальную высоту гортани и высоту щитовидного хряща, а с помощью линейки - вентральную длину перстневидного хряща и спицы перстневидного хряща. С помощью неэластичного жгута измеряли вентральную длину гортани и вентральную длину щитовидного хряща. Для оценки размеров голосовых связок гортань разрезали в сагиттальной плоскости. Затем с помощью штангенциркуля измеряли росто-каудальную и дорзо-вентральную длины правой и левой голосовых связок. Измерения длин всех элементов гиоидного аппарата проводили вдоль средней линии его латеральной поверхности.

Перед началом препарирования для 13 (7 самцов, 6 самок) анатомических образцов были получены снимки на компьютерном томографе (General Electric, Milwaukee, WI, USA), что позволило с максимальной точностью определить расположение структур вокального аппарата для дальнейшего препарирования.

Для 30 черепов джейранов (19 самцов, 11 самок) мы измерили базальную длину и описали состояние зубной системы. На основании базальной длины черепа и зубных формул джейранов, возраст которых был известен, а также используя литературные данные, мы смогли установить возраст джейранов, останки которых были собраны на территории Экоцентра и чей возраст на момент смерти не был точно документирован. Для дальнейшего анализа мы выделили пять возрастных классов джейранов: новорожденные (1-7 дней); детеныши (2-3 месяца); подростки (6-9 месяцев); годовалые (12-24 месяца); взрослые (более 24 месяцев).

Видеозапись проводили с помощью цифровой видеокамеры Panasonic NV-GS250 с разрешением 25 кадров в секунду на видеокассеты формата mini-DV, и видеокамеры Panasonic HDC-HS100 с записью файлов на встроенный жесткий диск. Фотографии были сделаны с помощью цифровых фотокамер Canon SX10, Sony Cyber-shot HX200, Nikon D70S. Для анализа были отобраны только те фотографии и видеокадры, на которых животное известного пола и возраста было сфотографировано в строго латеральном положении и были полностью видны его голова и шея, а также четко могло быть определено положение гортани. Измерение длин носового и ротового вокальных трактов на изображениях живых животных проводили с помощью разработанного нами метода Т-линий, позволяющего оценить расположение вокального тракта.

Статистический анализ был проведен в пакете STATISTICA, v. 6.0. Средние значения приведены как среднее $\pm$ SD. Все тесты были двухсторонними, различия считали достоверными при $p < 0.05$. Во всех случаях, где было возможно, применяли параметрические тесты. Сравнение распределений эмпирических переменных и нормального распределения проводили по тесту Колмогорова-Смирнова. Влияние различных факторов на структуру звуков оценивали с помощью дисперсионного анализа: смешанной линейной модели (GLMM), однофакторного и многофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с пост-хок тестами Тьюки и Ньюмана-Кейла (Tukey and Newman-Keuls post hoc tests). Для сравнения парных выборок использовали t -критерий Стьюдента или непараметрический U -критерий Манна-Уитни. Процентные соотношения сравнивали с помощью критерия χ^2 , корреляции рассчитывали с помощью

коэффициентов Пирсона и Спирмана. Более подробные описания статистических процедур приведены в соответствующих главах диссертации.

ГЛАВА 3. Особенности строения вокального аппарата у самцов и самок джейрана разного возраста.

В данной главе подробно описано строение вокального аппарата самок и самцов джейрана и его изменение в процессе онтогенеза. Для описания строения вокального аппарата и изучения его изменений от рождения до взрослого состояния джейранов мы использовали данные, полученные от 19 животных (11 самцов, 8 самок): 2 самцов и 2 самок новорожденных, 3 самцов и 3 самок подростков, 6 самцов и 3 самок взрослых.

Для джейрана характерна крупная и подвижная гортань, состоящая из парных черпаловидных хрящей (*cartilagine arythenoideae*) и непарных – щитовидного (*cartilago thyroidea*), перстневидного (*c. cricoidea*) и надгортанника (*epiglottis*) (Рис. 4). Форма и размер гортани в первую очередь определялась гипертрофированным щитовидным хрящом с ярко выраженным выступом на вентральной поверхности, который был хорошо заметен даже у детенышей.

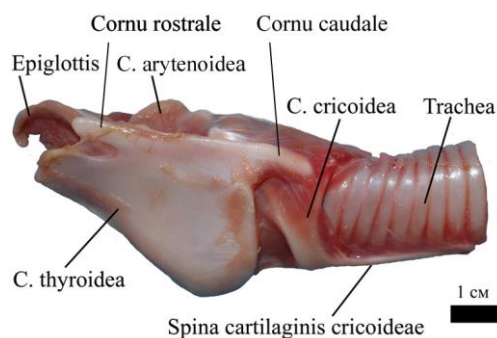


Рис. 4. Гортань и ростральный конец трахеи (вид слева) взрослой самки джейрана. Указаны надгортанник (*epiglottis*), щитовидный хрящ (*c. thyroidea*), передние (*cornu rostrale*) и задние (*cornu caudale*) рожки щитовидного хряща, черпаловидный хрящ (*c. arytenoidea*), перстневидный хрящ (*c. cricoidea*) со спицей (*spina cartilaginous cricoideae*) и трахея (*trachea*).

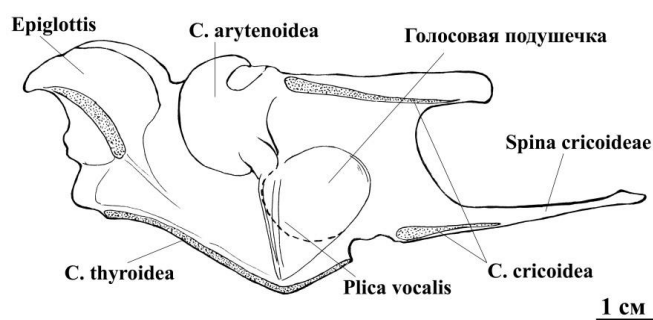


Рис. 5. Сагиттальный разрез гортани (правая половина). На рисунке указаны эпиглоттис (*epiglottis*), щитовидный хрящ (*c. thyroidea*), черпаловидный хрящ (*c. arytenoidea*), перстневидный хрящ (*c. cricoidea*) со спицей (*spina cricoideae*), голосовая связка (*plica vocalis*) с голосовой подушечкой.

Наиболее яркая особенность в строении гортани джейрана - длинная хрящевая спица, являющаяся вентральным продолжением перстневидного хряща. Спица перстневидного хряща (*spina cartilaginis cricoideae*) на каудальном конце имела небольшое полукруглое плоское расширение и располагалась вдоль средней линии вентральной поверхности трахеи, соединяясь с ней тонким слоем соединительной ткани (Рис. 4), она наблюдалась как у самок, так и у самцов всех возрастов.

Надгортанник соединялся со щитовидным хрящом щито-надгортанной связкой (*ligamentum thyroepiglotticus*). Щито-надгортанная связка, как и окружающие ткани, демонстрировала высокую эластичность. В ларингеальной полости располагались голосовые связки, которые были ориентированы перпендикулярно относительно продольной оси гортани. Дорзальный край голосовых связок крепился к голосовым отросткам (*processus vocalis*)

черпаловидных хрящей, а вентральный – к внутренней поверхности щитовидного хряща на уровне выступа гортани (Рис. 5). Голосовые связки джейранов в первые дни жизни имели почти округлую форму. С возрастом дорзо-вентральная длина относительно росто-каудальной увеличивалась, и голосовые связки все больше вытягивались перпендикулярно относительно продольной оси гортани джейранов (Табл. 2).

Таблица 2. Промеры гортани и голосовых связок у новорожденных (1-5 дней), подростков (7-8 месяцев) и взрослых (старше 2 лет) джейранов.

	Новорожденные		Подростки		Взрослые	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Высота гортани, мм	20±1 (N=2)	21±1 (N=2)	33±4 (N=3)	31±0 (N=3)	54±6 (N=4)	43±3 (N=3)
Вентральная длина гортани, мм	36±1 (N=2)	40±4 (N=2)	81±4 (N=3)	68±5 (N=2)	134±19 (N=4)	100±5 (N=3)
Вентральная длина щитовидного хряща, мм	24±6 (N=2)	27±2 (N=2)	44±4 (N=3)	40±4 (N=3)	71±10 (N=3)	50±1 (N=3)
Вентральная длина перстневидного хряща, мм	14±1 (N=2)	17±3 (N=2)	33±1 (N=2)	28±6 (N=2)	43±9 (N=3)	39±7 (N=3)
Длина спицы, мм	10±1 (N=2)	14±4 (N=2)	27±2 (N=3)	25±7 (N=3)	34±9 (N=3)	32±6 (N=3)
Дорзо-вентр. длина, мм	7±1 (N=2)	8±2 (N=2)	14±3 (N=3)	12±0 (N=3)	28±5 (N=6)	17±3 (N=3)
Росто-кауд. длина, мм	5±0 (N=2)	6±1 (N=2)	12±4 (N=2)	9±1 (N=2)	17±3 (N=4)	10±1 (N=3)

На анатомических образцах, которые не подвергались заморозке, мы обнаружили соединительнотканые голосовые подушечки, которые прилежали к латеро-каудальному краю голосовых связок и имели эллипсоидную форму (росто-каудальная длина превосходила дорзо-вентральную) (Рис. 5). Гистологическое исследование голосовых подушечек показало, что они в основном состоят из коллагеновых и эластиновых волокон, погруженных в межклеточный матрикс с редкими включениями жировых клеток и мелкими кровеносными сосудами. Наружный слой подушечек представлен чешуйчатым эпителием.

Геоидный аппарат (*apparatus hyoideus*) джейранов в целом имел типичное для всех жвачных строение и состоял из одного непарного (*basihyoideum*) и пяти парных элементов (*tympanohyoideum*, *stylohyoideum*, *epihyoideum*, *ceratohyoideum*, *thyrohyoideum*) (Рис. 6). Дорзальный конец тимпаногеоида крепился к слуховому пузырю (*bulla tympanica*) и по мере взросления постепенно погружался в эту кость, особенно у самцов. По мере взросления размер геоидного аппарата увеличивался, однако его отдельные элементы росли непропорционально (Табл. 3).

Наибольший интерес представляло собой эластичное соединение между геоидным аппаратом и гортанью, которое обеспечивалось щито-подъязычной связкой (*lig. thyrohyoideum*), расположенной между каудальным концом тирогеоида и передними рожками щитовидного хряща (Рис. 6). Щито-подъязычная связка подвергалась существенному растяжению при оттягивании гортани вручную на анатомических материалах.

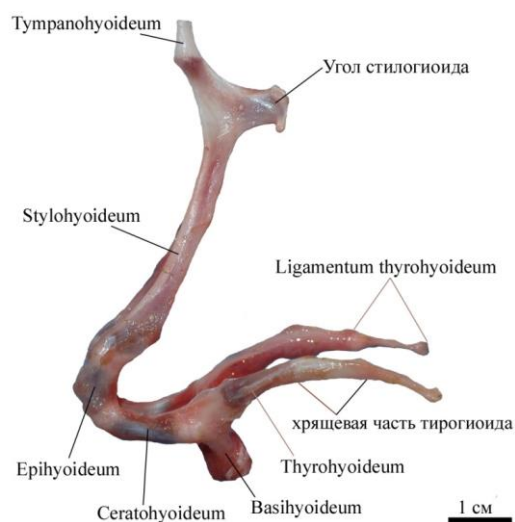


Рис. 6. Гиоидный аппарат (вид слева) и щито-подъязычная связка взрослой самки джейрана. Указаны тимпаногиид (tympanohyoideum), стилогиоид (stylohyoideum), эпигиод (epihyoideum), цератиоид (ceratohyoideum), базигиоид (basihyoideum) и тирогиоид (thyrohyoideum) со щито-подъязычной связкой (ligamentum thyrohyoideum).

Таблица 3. Длина отдельных элементов и суммарная длина всех элементов гиоидного аппарата (общая длина). Отношение тимпаногиоида (Турп %) и тирогиоида (Тхр %) к общей длине гиоидного аппарата. Турп. - тимпаногиоид, Styl. - стлогоид, Epih. - эпигиоид, Cerat. - цератогиоид, Basih. - базиоид, Thyr. – тирогиоид.

	Турп. мм	Styl. мм	Epih. мм	Cerat. мм	Basih. мм	Thyr. мм	Общая длина, мм	Турп %	Thyr %
Новорожденные									
самцы (N=2)	8±0	31±1	4±2	6±2	5±1	11±2	63±8	13	17
самки (N=2)	10±1	35±2	6±1	6±3	6±1	10±1	72±4	14	14
Подростки									
самцы (N=3)	8±3	50±4	10±2	12±3	9±0	21±2	110±6	7	19
самки (N=3)	5±1	45±2	10±3	10±2	7±1	20±1	97±5	6	20
Взрослые									
самцы(N=4)	5±1	58±1	12±2	17±1	9±1	38±5	137±7	4	27
самки (N=2)	6±1	53±1	11±1	14±1	8±0	28±2	118±1	5	23

Как и у других млекопитающих, у джейранов ротовой и носовой вокальные тракты были образованы полостью глотки (pharynx) и ротовой (cavitas oris) и носовой полостями (cavitas nasi), заканчиваясь губами и ноздрями соответственно. По мере роста и увеличения размеров тела у джейранов длины вокальных трактов постепенно возрастали, причем длина носового вокального тракта всегда превосходила длину ротового вокального тракта. У детенышей в возрасте 1-5 дней значения длин носового и ротового вокальных трактов составляли 127±13 мм и 111±13 мм (N=2) для самцов и 141±5 мм и 124±2 мм (N=2) для самок. У взрослых самцов те же значения всегда были выше, чем у самок, и составляли 315±30 мм и 293±31 мм (N=6), в то время как у самок - 255±6 мм и 241±3 мм (N=3) для ротового и носового вокальных трактов соответственно.

В области глотки носовой и ротовой вокальные тракты были разграничены мягким небом (palatinum molle), обладающим высокой эластичностью. В результате наблюдений за животными и анализа видео- и фотоматериала мы обнаружили высокую подвижность гортани у самок и самцов разного возраста во время вокализаций, глотания, зевания. Опускание гортани приводит к удлинению вокальных трактов. Эластичность некоторых структур (таких как щито-

подъязычная связка, мягкое небо и стенки глотки, подъязычно-надгортанная мышца, щито-подъязычная мышца), а также работа ряда мышц, очевидно, играют главную роль в обеспечении подвижности гортани. К основным ретракторам гортани можно отнести грудинно-щитовидную (*m. sternothyroideus*) и грудинно-подъязычную (*m. sternohyoideus*) мышцы, которые имели общее начало на рукоятке грудины (*manubrium sterni*) и, за редким исключением, сливались на протяжении каудальной трети. В месте слияния двух этих мышц имелась косо направленная сухожильная вставка (*intersectio tendineae*), или септа (*septa*). Грудинно-щитовидная мышца оканчивается на латеро-вентральной поверхности щитовидного хряща и является непосредственным ретрактором гортани. Грудинно-подъязычная мышца оканчивалась на базигиоиде и при сокращении, по всей видимости, оттягивает его в каудальном направлении, это приводит к смещению тирогиода и, как следствие, гортани в том же направлении.

Основными мышцами, обеспечивающим движение гортани в роstralном направлении, вероятно, являются щито-глоточная (*m. thyropharyngeus*), перстне-глоточная (*m. cricopharyngeus*) и щито-подъязычная мышца (*m. thyrohyoideus*).

Нервы глоточной области (например гортанные и глоточные ветви блуждающего нерва, *vagus X*) у взрослых особей, особенно у самцов, образовывали ярко выраженные петли, плотно прилегающие друг к другу.

Таким образом, характерной особенностью, как взрослых, так и детёнышей джейранов, является очень крупная относительно размеров тела гортань. Как следствие, большим размером обладают и голосовые связки с прилегающими к ним голосовыми подушечками, расположенные в гортани, что объясняет очень низкие значения основной частоты звуков для животных такого размера. К уникальным чертам гортани джейрана можно отнести не описанную ранее ни для одного вида млекопитающих хрящевую спицу. Это необычное образование присутствует как у детёнышей, так и у взрослых джейранов обоих полов и, вероятно, связано с процессом опускания гортани во время звукопродукции. Гортань джейранов обладает высокой подвижностью даже у новорожденных, что необычно для детёнышей копытных и до настоящего времени не было описано ни для одного вида млекопитающих. Подвижность гортани джейрана обеспечивается рядом морфологических особенностей, таких как эластичная щито-подъязычная связка, удлинённые глотка, мягкое небо и нервы глоточной области, эластичное соединение надгортанника с гиоидным аппаратом и щитовидных хрящом, а также высокая сокращаемость основных ретракторов и протракторов гортани.

ГЛАВА 4. Структурное разнообразие звуков и изменение встречаемости звуков разных типов у детёнышей джейрана с рождения до 6-месячного возраста.

До недавнего времени в русской и англоязычной литературе имелись лишь словесные описания звуков детёнышей и взрослых джейранов. В статье Фрая с соавторами (Frey et al., 2011) подробно описаны структурные характеристики гонных криков самцов, однако репертуар и структура звуков детёнышей до сих пор не были изучены.

В данной главе приведено описание разнообразия звуков, а также исследовано структурные особенности и встречаемость различных типов звуков детёнышей джейрана от рождения до 6-месячного возраста. Были использованы записи звуков, сделанные в 2008 и в 2009 гг. от 43 детёнышей.

На основании структурных особенностей, связанных со способом звукопродукции, мы выделили три типа звуков: носовые, ротовые звуки и фыркание (Рис. 7). Носовые звуки детеныши издавали в различных ситуациях, которые могли влиять на их структуру, что позволило нам выделить два дополнительных подтипа – носовые звуки при сосании и носовые звуки при бодании (Рис. 7). Значения акустических параметров звуков детенышей в возрасте 3-6 недель приведены в Таблице 4.

Таблица 4. Значения (средние±SD) параметров разных типов звуков детенышей джейрана в возрасте 3-6 недель и результаты сравнения величин параметров с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с пост-хок тестом Тьюки. В каждой строке таблицы одинаковые буквы означают отсутствие различий, разные буквы – достоверные статистические различия между значениями параметра разных типов звуков. N – число животных, n – число измеренных звуков, прочерк означает отсутствие параметра.

Параметры звуков	Носовой	Носовой при сосании	Носовой при бодании	Ротовой	Фыркание	ANOVA
N (n)	20 (100)	8 (51)	7 (37)	20 (100)	20 (81)	
Осн. частота, Гц	85±12 ^a	89±12 ^a	84±16 ^a	101±16 ^b	-	F _{3,285} =27.2 p<0.001
Длит., с	0.23±0.12 ^a	0.35±0.22 ^b	0.63±0.25 ^c	0.50±0.13 ^d	0.18±0.07 ^e	F _{4,365} =94.7 p<0.001
1-я форманта, Гц	464±83 ^a	572±92 ^b	567±122 ^b	670±121 ^c	-	F _{3,284} =85.4 p<0.001
2-я форманта, Гц	1330±161 ^a	1340±165 ^a	1582±436 ^b	1931±290 ^c	-	F _{3,277} =111.7 p<0.001
3-я форманта, Гц	2671±215 ^a	2456±238 ^b	2851±403 ^a	2879±309 ^c	-	F _{3,273} =29.4 p<0.001
4-я форманта, Гц	3684±209 ^a	3436±341 ^b	3794±309 ^a	4033±289 ^c	-	F _{3,256} =57.9 p<0.001
Доминантная частота, Гц	325±85 ^a	407±83 ^a	367±167 ^a	800±676 ^a	3057±3811 ^b	F _{4,363} =31.7 p<0.001
Нижняя квартиль, Гц	371±77 ^a	470±89 ^a	264±116 ^a	664±240 ^a	1847±1610 ^b	F _{4,363} =52.8 p<0.001
Средняя квартиль, Гц	864±379 ^a	1133±320 ^a	601±217 ^a	1646±648 ^b	5023±2565 ^c	F _{4,363} =152.6 p<0.001
Верхняя квартиль, Гц	2574±825 ^a	3007±582 ^a	1917±1139 ^a	3133±809 ^b	9008±2449 ^c	F _{4,363} =337.1 p<0.001

Носовые крики представляют собой пульсирующие звуки с относительно равномерным периодом пульсации на всем протяжении (Рис. 7а). Носовые звуки детеныши обычно издавали при ожидании и во время кормления и при изоляции от группы остальных детенышей. Также детеныши издавали носовые звуки во время сосания молока (или воды) из бутылочки и во время бодания. Ротовые звуки (Рис. 7б) детеныши обычно издавали при более высоком уровне возбуждения. Как и в носовых звуках, в ротовых хорошо заметна пульсация, соответствующая основной частоте звука. Дисперсионный анализ показал, что длительность и основная частота в ротовых звуках имели более высокие значения, чем в носовых. Частоты всех четырех формант ротовых звуков также были выше, чем в носовых, что связано с укорочением вокального тракта при открывании рта. Фыркание

представляло собой короткий шумовой относительно тихий звук, возникающий в результате резкого выдоха через нос (Рис. 7в). Этот тип звука был связан с некоторым уровнем возбуждения детеныша и/или настороженностью.

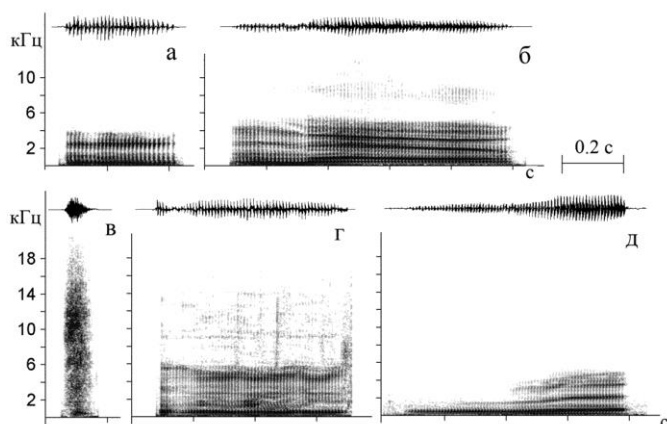


Рис. 7. Спектрограммы (внизу) и осциллограммы (вверху) звуков детенышей джейрана в возрасте 3-6 недель: а – носовой звук; б - ротовой звук; в – фыркание; г – носовой звук при сосании; д- носовой звук при бодании.

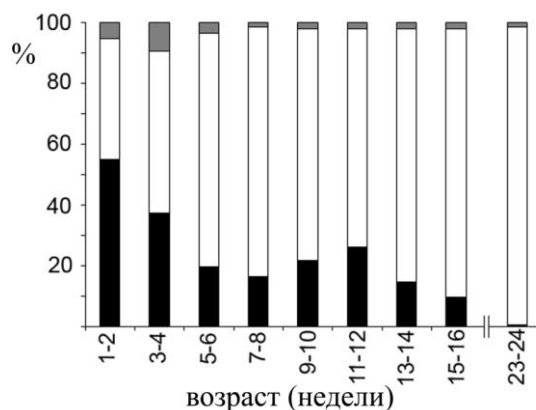


Рис. 8. Встречаемость (в процентах) звуков разных типов по мере взросления детенышей джейрана: ротовые звуки (черный); носовые звуки (белый) и фыркание (серый).

Для оценки изменения встречаемости звуков разных типов по мере взросления детенышей, был рассчитан процент ротовых, носовых звуков и фырканий в каждом возрастном периоде (суммарно 16943 звука, Рис. 8). У детенышей 2-недельного возраста ротовые звуки составляли большинство, однако их встречаемость в ходе онтогенеза постепенно снижалась ($r=-0.88$, $p<0.01$), и они полностью отсутствовали у детенышей 24-недельного возраста. Наоборот, доля носовых звуков постоянно увеличивалась ($r=0.88$, $p<0.01$), составляя более 50% всех звуков в возрасте 3-4 недель и достигая 98% к 23-24-недельному возрасту. Фыркания присутствовали во всех возрастах, но их доля никогда не превышала 9%, кроме того, также наблюдалась тенденция снижения доли фырканий по мере взросления детенышей.

Контактные носовые и ротовые звуки (блеяния) были описаны также для детенышей других видов копытных, например белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*), домашней овцы (*Ovis ammon*), сайгака (*Saiga tatarica*), домашних коз (*Capra hircus domestica*), благородного оленя (Richardson et al., 1983; Sebe et al., 2008; Володин и др., 2009; Briefer, McElligott, 2011a; Volodin et al., 2014).

Изменение доли ротовых звуков может отражать степень потребности детеныша в материнской заботе. По сравнению с носовыми, ротовые звуки гораздо громче, поскольку при вокализации через нос происходит дополнительное ослабление интенсивности звуковой волны за счет ее абсорбции носовым эпителием (Fitch, 2000). Кроме того, в ротовых звуках детенышей джейрана индивидуальные особенности выражены значительно сильнее, чем в носовых (наши данные). Поэтому с помощью более громких ротовых звуков детеныши не только более эффективно призывают мать, но и увеличивают степень индивидуализации своих криков.

Анализ структурных признаков звуков детенышей джейрана показал, что они имеют очень низкие значения основной частоты, которые у двухнедельных детенышей в носовых звуках составляют 93 Гц для самцов и 113 Гц для самок, и в

ротовых звуках 105 Гц для самцов и 123 Гц для самок. Эти величины гораздо ниже, чем известные для детенышей других видов копытных. Значения основной частоты звуков детенышей десяти видов копытных (включая джейрана), а также их возраст и масса тела при рождении приведены в Таблице 5.

Таблица 5. Сравнение значений массы тела при рождении и основной частоты звуков детенышей разных видов копытных в раннем онтогенезе.

Вид	Вес при рождении	Возраст	Основная частота	Ссылки
<i>Gazella subgutturosa</i>	1,7-4,3 кг	2 недели	самцы: 93 Гц (носовые), 105 Гц (ротовые); самки: 112 Гц (носовые), 125 Гц (ротовые)	Наши данные
<i>Saiga tatarica</i>	3,3 кг	0-10 дней	116 Гц (носовые), 126 Гц (ротовые)	1
<i>Taurotragus oryx</i>	30,6 кг	1-10 недель	169 Гц	2
<i>Antilocapra americana</i>	3,3 кг	1-10 недель	385 Гц	2
<i>Cervus elaphus</i>	11,2 кг			
<i>C. e. hippelaphus</i>	-	1-10 недель	737-747 Гц	2,3
<i>C. e. corsicanus</i>	-	1-2 месяца	623 Гц	4
<i>C. e. hispanicus</i>	5,8-11 кг	1-52 дня	694 Гц (носовые) 778 Гц (ротовые)	5, 6, 7, 8
<i>Dama dama</i>	-	28-52 дня	653 Гц	9
<i>Odocoileus virginianus</i>	3,7 кг	1-10 недель	509-546 Гц	2, 10
<i>Odocoileus hemionus</i>	3,7 кг	1-10 недель	964-1016 Гц	2, 10
<i>Rangifer tarandus</i>	4,4-6,1 кг	1-10 недель	110–240 Гц	2, 11, 12
<i>Alces alces</i>	-	первые дни	400–1000 Гц	13
<i>Capra hircus domestica</i>	-	0-10 дней	607-742 Гц	14, 15, 16
<i>Ovis ammon</i>	-	3-14 дней	345 Гц	17
<i>Bos taurus domestica</i>	41,9 кг	0-5 дней	103-124 Гц	18

1 - Volodin et al., 2014; 2 - Teichroeb et al., 2013; 3 - Vankova, Malek, 1997; 4 - Kidjo et al., 2008; 5 - Gaspar-Lopez et al., 2008; 6 - Landete-Castillejos et al., 2009; 7 - Carrion et al., 2010; 8 - Sibiryakova et al., 2015; 9 - Torriani et al., 2006; 10 - Lingle et al. 2007; 11 - Espmark, 1975; 12 - Couturier et al., 2009; 13 - Богомолова и др., 1984; 14 - Lenhardt, 1977; 15 - Terrazas et al., 2003; 16 - Briefer, McElligott, 2011; 17 - Searby, Jouventin, 2003; 18 - Weary, Chua, 2000.

Можно предположить, что столь низкие значения основной частоты звуков детенышей джейрана связаны с большими размерами их голосовых связок.

Довольно низкие значения основной частоты, даже по сравнению с взрослыми людьми, имеющими похожую длину голосовых связок, могут определяться голосовыми подушечками, прилегающими к голосовым связкам.

Мы обнаружили, что во всех возрастах, как у самцов, так и у самок, основная частота носовых звуков всегда была ниже основной частоты ротовых. Эта находка совпадает с данными, полученными для самок и детенышей сайгака, испанского подвиды благородного оленя (*C. e. hispanicus*), овец, а также молодых африканских слонов (*Loxodonta africana*) (Володин и др., 2009; Sebe et al., 2010; Stoeger et al., 2012; Volodin et al., 2014, 2015; Sibiryakova et al., 2015). Повышенная основная частота ротовых звуков по сравнению с носовыми может объясняться тем, что детеныши, как правило, кричат через рот в более возбужденном состоянии. Увеличение основной частоты звуков с ростом эмоционального возбуждения характерно для всех млекопитающих в целом (Briefer, 2012) и для копытных в частности (Charlton, Reby 2011; Lingle et al. 2012). Этот эффект может возникать в результате незначительного опускания гортани во время смены носового крика на ротовой (Fitch, 2000) и незначительного ротационного движения щитовидного хряща относительно перстневидного (Volodin et al., 2011, 2014; Frey et al., 2011; Frey, Riede, 2013).

ГЛАВА 5. Изменение структуры ротовых и носовых звуков, а также морфологических признаков самок и самцов джейрана с рождения до 6-месячного возраста.

В данной главе мы оценили влияние пола и возраста на структуру ротовых и носовых звуков, а также некоторых морфологических признаков как показателей размера тела джейранов с рождения до 6-месячного возраста. Материалом послужили записи звуков и данные по массе тела и промерам шейного отдела 23 (10 самцов, 13 самок) детенышей джейрана в возрасте от 2 до 24 недель (Табл. 6).

Таблица 6. Число самцов и самок, от которых были использованы звуки и данные по взвешиваниям и внешним промерам шеи в каждой возрастной группе. Приведено суммарное количество самцов и самок, а также общий объем материала.

Суммарное количество звуков, а также оценки объема материала.						
Возраст (недели)	Звуки				Взвешивания и промеры шеи	
	ротовые		носовые			
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
2	9	11	10	10	10	13
4	10	10	10	11	10	13
6	9	11	10	13	10	13
8	8	11	10	13	10	13
10	7	11	10	13	10	13
12	10	11	10	13	10	13
14	10	13	10	13	10	13
16	8	7	10	13	10	13
24	-	-	7	11	10	13
Всего животных	10	13	10	13	10	13
Общий объем материала	849 звуков		1318 звуков		227 процедур	
	2167 звуков					

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали сильное достоверное и независимое влияние возраста и пола на массу тела и охваты шеи у детенышей джейрана. Как масса тела ($r=0.936$, $p<0.001$), так и значения охватов

шеи вверх ($r=0.899$, $p<0.001$) и вниз ($r=0.806$, $p<0.001$) достоверно увеличивались с возрастом. Несмотря на то, что средняя масса тела у самок всегда была несколько ниже, чем у самцов, достоверные различия в массе тела между полами появлялись только 10-недельного возраста (Рис. 9).

Достоверные половые различия в охвате шеи вверх были найдены, начиная с возраста 6 недель. В охвате шеи вниз достоверные половые различия были обнаружены во всех возрастах, кроме возраста 6 недель. Значения обоих параметров охватов шеи у самцов всегда превышали соответствующие значения у самок (Рис. 9).

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали достоверное влияние возраста и пола на значения основной частоты, формантных частот, длительности и энергетических параметров ротовых и носовых звуков детенышей джейрана. Совместное влияние факторов возраста и пола было обнаружено только для основной частоты ротовых звуков, а также для доминантной частоты и средней и нижней квартилей носовых звуков. В остальных случаях возраст и пол оказывали независимое влияние на параметры звуков детенышей. Линейный регрессионный анализ показал, что основная и формантные частоты ротовых и носовых звуков джейранов достоверно снижались, а длительность – достоверно увеличивалась с возрастом и увеличением массы тела (Табл. 7).

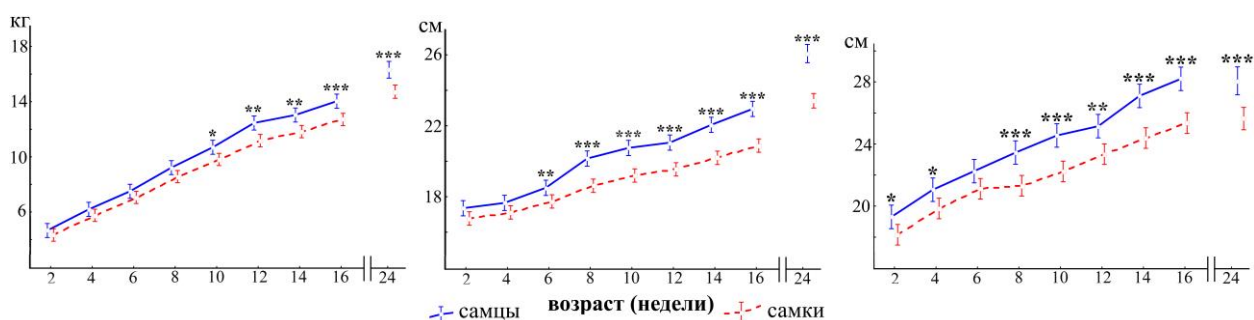


Рис. 9. Изменение массы тела (а) и охватов шеи вверх (б) и вниз (в) у самцов и самок джейрана по мере взросления. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между полами (пост-хок тест Ньюмана-Кейла, * - $p<0.05$, ** - $p<0.01$, *** - $p<0.001$).

Половые особенности в основной частоте ротовых и носовых звуках, а также в формантных частотах ротовых звуков проявлялись уже в возрасте 2 недель. Длительность носовых звуков не различалась между самками и самцами, в то время как половые различия в ротовых звуках были обнаружены только в возрасте 16 недель. Доминантная частота носовых звуков не различалась между полами, а доминантная частота ротовых звуков самцов была достоверно выше, чем у самок, только в возрасте 2 и 10 недель. В ротовых звуках значения энергетических квартилей не различались между самцами и самками, в носовых звуках различия наблюдались только в возрасте 16 и 24 недель. В целом, можно заключить, что половые различия в основной частоте и формантных частотах обоих типов звуков были выражены значительно сильнее, чем различия в длительности, доминантной частоте и энергетических квартилях (Табл. 7). Таким образом, параметры звуков самцов и самок менялись сходным образом по мере взросления и увеличения массы тела детенышей.

Таблица 7. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для оценки отдельного и совместного влияния возраста и пола и результаты линейного регрессионного анализа (корреляция Пирсона) на основную частоту (f0), частоты первых четырех формант (F1, F2, F3 и F4), длительность, доминантную частоту и энергетические квантили ротовых и носовых звуков детенышей джейрана. F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы. N – количество звуков.

Параметры звуков	Двухфакторный дисперсионный анализ			Коэффициент корреляции Пирсона	
	Возраст	Пол	Возр. + пол	возраст	масса тела
Ротовые звуки (N=159)					
f0	F _{7,122} =94,6; p<0,001	F _{1,122} =13,2; p<0,01	F _{7,122} =2,1; p<0,05	r=-0,650; p<0,001	r=-0,705; p<0,001
F1	F _{7,119} =66,2; p<0,001	F _{1,119} =8,6; p<0,01	F _{7,119} =1,1; p=0,37	r=-0,756; p<0,001	r=-0,778; p<0,001
F2	F _{7,119} =66,6; p<0,001	F _{1,119} =14,0; p=0,001	F _{7,119} =1,0; p=0,45	r=-0,755; p<0,001	r=-0,773; p<0,001
F3	F _{7,119} =56,0; p<0,001	F _{1,119} =14,6; p<0,001	F _{7,119} =0,3; p=0,94	r=-0,748; p<0,001	r=-0,778; p<0,001
F4	F _{7,119} =118,5; p<0,001	F _{1,119} =20,8; p<0,001	F _{7,119} =0,3; p=0,94	r=-0,838; p<0,001	r=-0,881; p<0,001
Длительность	F _{7,122} =6,2; p<0,001	F _{1,122} =0,5; p=0,48	F _{7,122} =1,8; p=0,10	r=0,313; p<0,001	r=0,282; p<0,001
Доминантная частота	F _{7,820} = 10.9; p < 0.001	F _{1,820} = 21.2; p < 0.001	F _{7,820} = 4.1; p < 0.001	r=-0,254; p<0,001	r=-0,458; p<0,001
Нижняя квантиль	F _{7,820} = 71.6; p < 0.001	F _{1,820} = 12.1; p < 0.001	F _{7,820} = 1.4; p = 0.22	r=-0,566; p<0,001	r=-0,649; p<0,001
Средняя квантиль	F _{7,820} = 62.7; p < 0.001	F _{1,820} = 12.3; p < 0.001	F _{7,820} = 0.9; p = 0.51	r=-0,540; p<0,001	r=-0,599; p<0,001
Верхняя квантиль	F _{7,820} = 57.4; p < 0.001	F _{1,820} = 7.8; p < 0.01	F _{7,820} = 0.3; p= 0.96	r=-0,533; p<0,001	r=-0,502; p<0,001
Носовые звуки (N=197)					
f0	F _{8,158} =120,9; p<0,001	F _{1,158} =18,0; p<0,001	F _{8,158} =1,1; p=0,36	r=-0,653; p<0,001	r=-0,744; p<0,001
F1	F _{8,158} =96,7; p<0,001	F _{1,158} =7,0; p<0,05	F _{8,158} =1,4; p=0,20	r=-0,846; p<0,001	r=-0,855; p<0,001
F2	F _{8,158} =164,3; p<0,001	F _{1,158} =0,3; p=0,60	F _{8,158} =1,0; p=0,41	r=-0,857; p<0,001	r=-0,888; p<0,001
F3	F _{8,158} =372,1; p<0,001	F _{1,158} =6,5; p<0,05	F _{8,158} =0,9; p=0,52	r=-0,885; p<0,001	r=-0,933; p<0,001
F4	F _{8,158} =285,2; p<0,001	F _{1,158} =16,5; p<0,001	F _{8,158} =1,6; p=0,13	r=-0,854; p<0,001	r=-0,924; p<0,001
Длительность	F _{8,158} =17,1; p<0,001	F _{1,158} =5,7; p<0,05	F _{8,158} =0,3; p=0,93	r=0,331; p<0,001	r=0,424; p<0,001
Доминантная частота	F _{8,128} = 5,7; p < 0,001	F _{1,128} = 0,7; p = 0,40	F _{8,128} = 2,0; p < 0,05	r=-0,139; p<0,001	r=-0,272; p<0,001
Нижняя квантиль	F _{8,128} = 25,9; p < 0,001	F _{1,128} = 17,6; p < 0,001	F _{8,128} = 1,7; p = 0,09	r=-0,300; p<0,001	r=-0,460; p<0,001
Средняя квантиль	F _{8,128} = 6,4; p < 0,001	F _{1,128} = 23,3; p < 0,001	F _{8,128} = 3,2; p < 0,01	r=-0,038; p=0,17	r=-0,062; p=0,39
Верхняя квантиль	F _{8,128} = 4,8; p < 0,001	F _{1,128} = 14,1; p < 0,001	F _{8,128} = 6,6; p < 0,001	r=-0,097; p<0,001	r=-0,195; p<0,001

Длительность как ротовых, так и носовых звуков увеличивалась, тогда как основная частота, формантные частоты и энергетические параметры снижались. Обнаруженные нами закономерности являются общими для большинства млекопитающих, поскольку связаны с ростом звукопроизводящих структур в процессе взросления (Owings, Morton, 1998; Fitch, Hauser, 2002). В то время как половые различия в массе тела у детенышей джейрана появлялись только в 10 недельном возрасте, достоверные различия в характеристиках вокализаций самцов и самок присутствовали уже на самой ранней стадии онтогенеза. Уже у двухнедельных самцов по сравнению с самками как ротовые, так и носовые звуки имели более низкую основную частоту и более низкие значения всех формантных частот ротовых (но не носовых) звуков. Однако результаты анатомических исследований не обнаружили каких-либо различий в длине ротового вокального тракта, в также размере гортани и голосовых связок у самцов по сравнению с самками. Возможно, более низкая основная частота звуков самцов по сравнению с самками связана с гистологическими особенностями строения голосовых связок и голосовых подушечек, а половые различия в формантных частотах ротовых звуков с тем, что самцы чаще издают звуки с опущенной гортанью или сильнее опускают ее, либо и то и другое одновременно.

ГЛАВА 6. Онтогенез структуры звуков и морфологических признаков самцов и самок джейрана с рождения до взрослого состояния.

В предыдущей главе мы проследили изменение структуры звуков и морфологических признаков детенышей джейрана с рождения до подросткового возраста. Однако к подростковому возрасту рост животных, изменение параметров звуков и формирование ярких половых особенностей, характерных для взрослых животных, не завершается. Чтобы проследить дальнейшие изменения, а также сопоставить структуру звуков с изменениями морфологических признаков и массы тела самцов и самок, мы сформировали новую выборку, включающую животных от рождения до взрослого возраста. Для анализа мы использовали только носовые звуки, поскольку именно они встречаются и у самцов, и у самок в любом возрасте. Ротовые звуки практически полностью исчезают из вокального репертуара джейранов уже в подростковом возрасте (Глава 5), а для взрослых животных характерны лишь в определенные периоды: у самок - при взаимодействиях с детенышами, а у самцов – во время гона.

В данной главе мы проследили формирование половых особенностей в параметрах носовых звуков, массе тела, промерах тела и структурах вокального аппарата у джейрана с рождения до взрослого возраста. Материалом послужили записи носовых звуков от 24 самцов и 29 самок, данные по взвешиванию и внешним промерам шеи от 31 самца и 32 самок, а также данные по измерениям вокального аппарата во время препарирования 16 самцов и 10 самок джейрана разных возрастов (Табл. 8).

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали сильное и достоверное влияние возраста и пола на массу тела и охваты шеи у детенышей джейрана. Также было обнаружено совместное влияние факторов возраста и пола на массу тела, охваты шеи и расстояние от угла нижней челюсти до выступа гортани. Мы не обнаружили влияния фактора пола на значение расстояния от угла нижней челюсти до грудины, а для массы тела сравнение величин критерия

Фишера показало, что совместное влияние двух факторов было значительно слабее, чем каждого из них в отдельности.

Таблица 8. Число самцов и самок, от которых в каждом возрастном классе были использованы данные по взвешиваниям и внешним промерам шеи, звуки и данные по измерению структур вокального аппарата на анатомических образцах. Приведено суммарное количество самцов и самок, а также общий объем материала.

Возрастные классы	Взвешивания и промеры шеи		Звуки		Измерения анатомических образцов	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
1	5	6	5	7	2	2
2	5	7	5	7	2	2
3	13	10	9	6	3	3
4	4	4	3	4	3	0
5	4	5	2	5	6	3
Всего животных	31	32	24	29	16	10
Общий объем	63 процедуры		737 звуков		26 образцов	

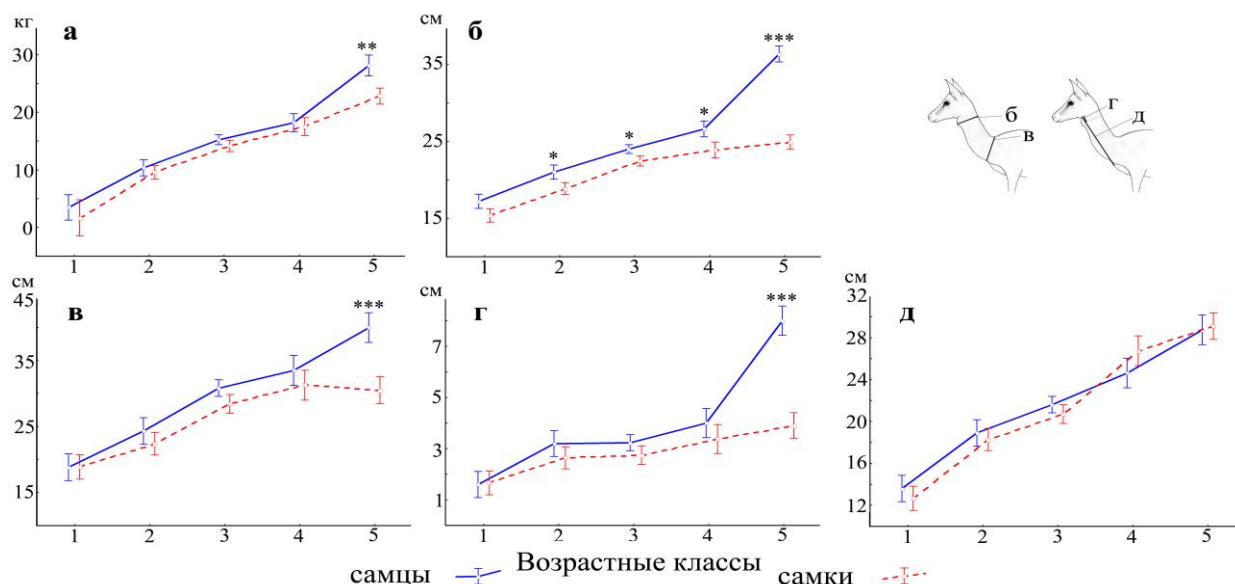


Рис. 10. Изменение массы тела (а), охвата шеи через выступ гортани (б), охвата шеи над грудиной (в), расстояния от угла нижней челюсти до выступа гортани (г) и расстояния от угла нижней челюсти до рострального конца рукоятки грудины (д) по мере взросления джейранов. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между полами (пост-хок Тьюки): * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$.

Масса тела и внешние промеры шеи достоверно увеличивались по мере взросления животных. В то время как охват шеи через выступ гортани имел достоверно большие значения у самцов по сравнению с самками уже с 2-3-месячного возраста, достоверные половые различия в массе тела, охвате шеи над грудиной и расстоянии от угла нижней челюсти до выступа гортани появлялись лишь у взрослых животных (Рис. 10). Расстояние от угла нижней челюсти до грудины (то есть длина шеи) не различалось между самцами и самками ни в одном из возрастных классов (Рис. 10).

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали достоверное влияние фактора возраста на основную частоту, длительность и все четыре формантные частоты носовых звуков джейранов, однако для фактора пола достоверное влияние было обнаружено только на значения основной частоты, третьей и четвертой формант (Табл. 9). Совместное влияние факторов возраста и пола было обнаружено только для формантных частот звуков, в первую очередь третьей и четвертой форманты. По мере взросления животных основная и формантные частоты носовых звуков снижались, а длительность возрастала.

Таблица 9. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, оценка отдельного и совместного влияния возраста и пола на основную частоту, длительность и формантные частоты звуков джейранов. F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы.

Параметры	Дисперсионный анализ		
	Возраст	Пол	Возраст + Пол
Основная частота	$F_{4,43} = 34,1; p < 0,001$	$F_{1,43} = 6,2; p < 0,05$	$F_{4,43} = 0,2; p = 0,9$
Длительность	$F_{4,43} = 4,8; p < 0,01$	$F_{1,43} = 2,6; p = 0,1$	$F_{4,43} = 0,6; p = 0,7$
1-я форманта	$F_{4,43} = 117,6; p < 0,001$	$F_{1,43} = 2,1; p = 0,2$	$F_{4,43} = 1,8; p = 0,2$
2-я форманта	$F_{4,43} = 141,7; p < 0,001$	$F_{1,43} = 3,5; p = 0,06$	$F_{4,43} = 3,6; p < 0,05$
3-я форманта	$F_{4,43} = 207,7; p < 0,001$	$F_{1,43} = 21,1; p < 0,001$	$F_{4,43} = 6,4; p < 0,001$
4-я форманта	$F_{4,43} = 563,8; p < 0,001$	$F_{1,43} = 47,5; p < 0,001$	$F_{4,43} = 9,1; p < 0,001$

Несмотря на то, что значения основной и формантных частот в звуках самок всегда были несколько выше, чем в звуках самцов, достоверные половые различия в значениях второй, третьей и четвертой формант появлялись только у взрослых животных (5 возрастной класс). Значения основной частоты, первой форманты и длительности звуков не различались между самцами и самками ни в одном из возрастных классов (Табл. 9).

Таблица 10. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, оценка отдельного и совместного влияния возраста и пола как фиксированного фактора на базальную длину черепа, длину носового вокального тракта, максимальную высоту гортани и дорзо-вентральную длину голосовых связок джейранов. F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы.

Параметры	Дисперсионный анализ		
	Возраст	Пол	Возраст + Пол
Базальная длина черепа	$F_{4,15} = 95,8; p < 0,001$	$F_{1,15} = 5,4; p < 0,05$	$F_{3,15} = 1,1; p = 0,4$
Длина носового вокального тракта	$F_{4,17} = 44,4; p < 0,001$	$F_{1,17} = 9,0; p < 0,01$	$F_{3,17} = 3,5; p < 0,05$
Максимальная высота гортани	$F_{4,15} = 55,4; p < 0,001$	$F_{1,15} = 4,0; p = 0,06$	$F_{3,15} = 3,5; p < 0,05$
Дорзо-вентральная длина голосовых связок	$F_{4,15} = 20,4; p < 0,001$	$F_{1,15} = 6,1; p < 0,05$	$F_{3,15} = 5,8; p < 0,01$

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали достоверное влияние факторов возраста и пола на базальную длину черепа, длину носового вокального тракта, максимальную высоту гортани и дорзо-вентральную длину голосовых связок (Табл. 10). При этом влияние возраста всегда было сильнее, чем влияние фактора пола и совместного влияния двух факторов. Значения всех

параметров увеличивались по мере взросления джейранов. Самцы и самки достоверно не различались между собой по базальной длине черепа ни в одном из возрастов, хотя черепа самцов были несколько крупнее. Достоверные половые различия в длине носового вокального тракта, размере гортани и голосовых связок появлялись только в пятом возрастном классе, то есть у взрослых животных.

Таким образом, по мере взросления закономерно увеличивается масса и размер тела животных. В свою очередь, рост структур, участвующих в звукопродукции, влияет на параметры звуков. С возрастом постепенно снижаются основная и формантные частоты носовых звуков джейранов, что связано с увеличением размера голосовых связок и длины вокального тракта соответственно (Рис. 11). В обоих случаях мы наблюдали достоверные отрицательные корреляции: между основной частотой и длиной голосовых связок ($r=-0,86$; $p<0,01$; $N=9$) и между значением частоты четвертой форманты и длиной носового вокального тракта ($r=-0,96$; $p<0,001$; $N=9$). Длительность звуков, напротив, немного увеличивается по мере взросления, что, вероятно, связано с увеличением объема легких (Fitch, Hauser, 2002).

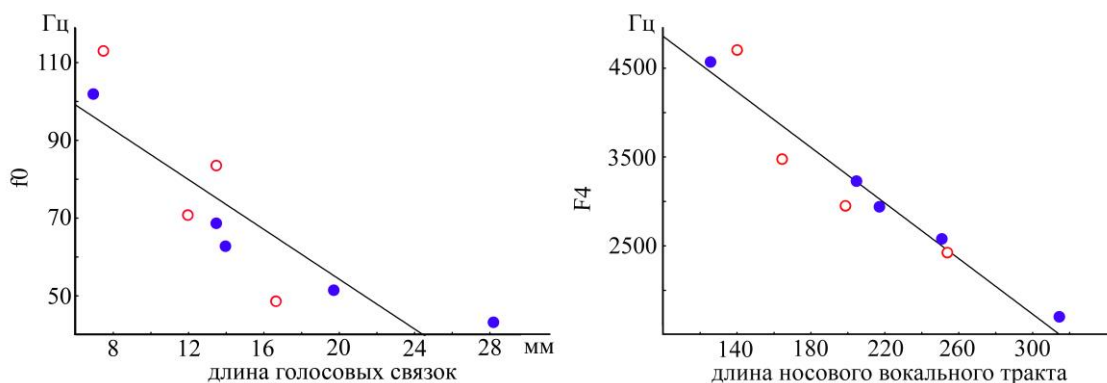


Рис. 11. Корреляция между дорзо-вентральной длиной голосовых связок и основной частотой носовых звуков (слева) и между длиной носового вокального тракта и значением четвертой форманты носовых звуков (справа). Используются средние значения для каждого возрастного класса. Значения указаны сплошными кружками для самцов и открытыми кружками для самок.

Снижение основной и формантных частот с возрастом - типичный путь вокального онтогенеза у млекопитающих. Он характерен и для других копытных: благородного оленя (Vankova, Malek, 1997; Kidjo et al, 2008; Volodin et al., 2015), домашней овцы (Searby, Jouventin, 2003), европейской лани (Torriani et al., 2006), домашней козы (Briefer, McElligott, 2011) и сайгака (Володин и др., 2009; Volodin et al., 2014). Кроме этого, снижение частот звуков по мере взросления было обнаружено для приматов: японских макак *Macaca fuscata* (Inoue, 1988), карликовых мармозеток *Cebuella pigmaea* (Elowson et al., 1992; Ey et al., 2007) и человека (Fitch, Giedd, 1999; Lee et al., 1999); хищных: гепарда *Acinonyx jubatus* (Володина, 1998), тигра *Panthera tigris* и леопарда *Panthera pardus* (Peters, 1978), гиеновой собаки (Wilden, 1997; Hartwig, 2005), а также некоторых грызунов: большой песчанки *Rhombomys opimus* (Никольский, 2007), степного сурка *Marmota bobac* (Nesterova, 1996; Никольский, 2007), чернохвостой луговой собачки *Cynomys ludovicianus* (Owings, Loughry, 1985) и желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris* (Blumstein, Munos, 2005).

Несмотря на то, что основная частота в звуках самцов всегда была несколько ниже, чем в звуках самок, достоверных половых различий не было обнаружено ни

в одном из возрастных классов. Однако размер гортани и голосовых связок у взрослых самцов значительно больше, чем у взрослых самок, и в период гона гортань самцов дополнительно увеличивается (Frey et al., 2011). Для гонных ротовых ревов самцов характерна очень низкая основная частота – 22 Гц (Frey et al., 2011), в то время как основная частота носовых звуков самцов вне периода гона составляет 43 Гц, что почти в два раза выше и близко к значениям основной частоты носовых звуков взрослых самок (48 Гц). Таким образом, носовые звуки взрослые самцы издадут не с максимально возможной низкой основной частотой.

К взрослому возрасту у джейранов возникают значительные половые различия в длине носового вокального тракта и значениях формантных частот, особенно третьей и четвертой. Наши данные показали, что у джейранов отсутствуют половые различия в базальной длине черепа и длине шеи во всех возрастах, включая взрослых половозрелых животных, и различия в длинах носового вокального тракта между самцами и самками возникают за счет более низкого положения гортани в покое у самцов.

ГЛАВА 7. Автоматическое измерение основной частоты звуков детенышей джейрана.

Активное развитие разнообразных компьютерных программ в последние десятилетия позволило значительно повысить качество акустического анализа за счет возможности детальной и многосторонней обработки большого количества звуков. Тем не менее, анализ звуков животных представляет собой весьма трудоемкий процесс, требующий немалых затрат времени, поэтому частичная автоматизация этого процесса может значительно упростить и ускорить его. Акустические программы, изначально разработанные для анализа человеческой речи и включающие в себя возможность автоматического анализа, в настоящее время находят широкое применение в исследованиях звуков других млекопитающих (например, McComb et al., 2003; Owren, 2008; Rendall et al., 2009). Несмотря на то, что речевые программы, как правило, не предполагают значительных вариаций параметров звуков, а иногда рассчитаны только для одного пола и/или возрастной группы, соответствующие изменения настроек часто позволяют использовать такие программы при изучении вокализаций животных.

С другой стороны, для развития программ, направленных на анализ речи, необходимо их тестирование, чтобы знать, как меняются акустические параметры в зависимости от пола и возраста исследуемого объекта. Для тестирования могут быть использованы звуки некоторых видов приматов и копытных, для которых характеристики вокального аппарата схожи с таковыми у человека (Rendall et al., 2005; McComb et al., 2009; Gogoleva et al., 2011; Volodin et al., 2011).

Мы оценили применимость программы по автоматическому анализу человеческой речи для расчета основной частоты звуков детенышей джейрана. В исследовании были использованы записи носовых звуков, сделанные в 2008 году от 23 (10 самцов, 13 самок) детенышей джейрана. Весь массив акустических записей мы разбили на 9 возрастных периодов: 1-2, 3-4,..., 15-16 и 23-24 недели. Основную частоту звуков мы измерили автоматически в программе TF32 (Milenkovic, 2001), изначально разработанную для анализа человеческой речи. Для получения независимых результатов для той же выборки звуков мы измерили основную частоту вручную в программе Avisoft SasLab Pro, предназначенной для анализа звуков животных. Затем мы сравнили данные, полученные в результате

автоматического анализа и измерений вручную для определения границ возможного применения программы TF32.

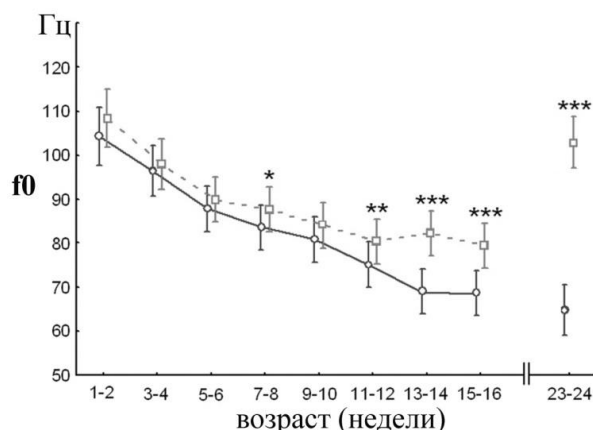


Рис. 12. Изменение основной частоты носовых звуков детенышей джейрана по мере взросления. Результаты измерения вручную показаны сплошной линией, а результаты автоматического измерения — пунктирной линией. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между полами (пост-хок Тьюки): * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$.

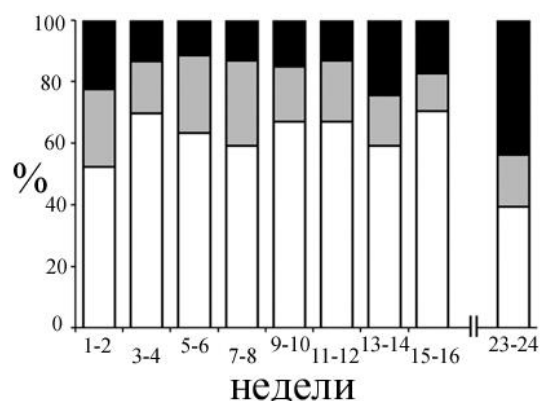


Рис. 13. Процентное соотношение звуков, для которых различия в значении основной частоты, измеренной вручную в программе Avisoft SasLab и автоматически в программе TF32, составляли не более 1 Гц (белый), от 2 до 5 Гц (серый) и более 5 Гц (черный).

Значения основной частоты, измеренной вручную и автоматически имели близкие значения до 12-недельного возраста (Рис. 12). Однако начиная с 12-недельного возраста детенышей значения основной частоты, измеренные автоматически, были достоверно выше значений, полученных при измерениях вручную (Рис. 12).

Сравнение измерений, выполненных вручную и автоматически для 931 звука, показало, что для 40,4% звуков различия между измерениями не превышали 1 Гц, для 61,5% - 2 Гц, для 81,3% - 5 Гц. Для остальных 18,7% звуков различия между измерениями превышали 5 Гц, причем в большинстве звуков значения основной частоты, полученные при автоматических измерениях, превышали значения, полученные в результате измерений вручную (Рис. 13). Количество звуков с некорректным значением основной частоты (различия превышали 5 Гц), измеренной автоматически, колебалось от 11,4 до 24,3% во всех возрастных периодах от 2 до 16 недель, но в возрасте 24 недели увеличивалось до 43,8% ($\chi^2 = 29.55$, $df = 1$, $p < 0.001$).

Данное исследование показало, что для детенышей джейрана значения основной частоты звуков, полученные в результате автоматического анализа, имеют близкие значения к контрольным измерениям, сделанным вручную. Это позволяет рассматривать компьютерные программы, разработанные для изучения человеческой речи, как инструмент для анализа звуков животных со схожими акустическими характеристиками, что, вероятно, связано со сходством строения вокального аппарата людей и детенышей джейрана, несмотря на существенные различия в массе тела. Однако к подростковому возрасту основная частота звуков джейранов выходит за рамки нижней границы частотного диапазона человеческого голоса. Это отражается в систематической ошибке в сторону превышения значений основной частоты звуков джейранов в возрасте 23-24 недель при автоматических измерениях.

ВЫВОДЫ:

1. Для джейранов уже с рождения характерна крупная относительно размеров тела гортань, высокая подвижность которой обеспечивается комплексом морфологических приспособлений, таких как эластичная щито-подъязычная связка; эластичное соединение надгортанника со щитовидным хрящом и гиоидным аппаратом; удлиненные глотка, мягкое небо и нервы глоточной области.

2. Джейраны издают три типа звуков - ротовые, носовые и фыркание, встречаемость которых значительно меняется по мере взросления. Носовые звуки встречаются во всех возрастах и связаны с коммуникацией при близком контакте. Ротовые звуки характерны для детенышей, самцов во время гона, самок при взаимодействиях с детенышами и, вероятно, выполняют функцию дистантной коммуникации.

3. Основная частота звуков даже у детенышей джейрана относительно низкая по сравнению с другими видами копытных, что, вероятно, обеспечивается большими размерами голосовых связок и прилегающими к ним соединительнотканными подушечками.

4. Основная и формантные частоты звуков постепенно снижались, а длительность звуков возрастала по мере взросления джейранов, что отражало общую для млекопитающих зависимость между акустическими параметрами и размерами вокального аппарата.

5. В то время как длины вокальных трактов и значения формантных частот различались между взрослыми самцами и самками, не было обнаружено половых различий в основной частоте звуков, несмотря на существенные различия в размерах гортани между самцами и самками. Это свидетельствует о том, что размер анатомических структур не полностью определяет структуру звуков джейрана.

6. Разработан способ измерения длины вокального тракта джейрана по фото- и видеоизображениям живых животных. Результаты были близки к таковым, полученным при непосредственном измерении анатомических препаратов, а также при расчете длины вокального тракта по формантным частотам звуков.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Володин И.А. Антилопа, кричащая через нос: структура звуков и влияние полового отбора на вокальное поведение у сайгака (*Saiga tatarica*) / Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О. // Зоологический журнал, 2009, т. 88, № 1, с. 113-124.

2. Ефремова К.О. Влияние пола и возраста на структурные признаки носовых звуков и размеры тела у детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*, Artiodactyla, Bovidae) / Ефремова К.О., Володин И.А., Володина Е.В., Фрай Р., Солдатова Н.В., Лапшина Е.Н., Макаров И.С., Горбунов К.С. // Зоологический журнал, 2011, т. 90, № 5, с. 603-615.

3. Efremova K.O. Developmental changes of nasal and oral calls in the goitred gazelle *Gazella subgutturosa*, a nonhuman mammal with a sexually dimorphic and descended larynx / Efremova K.O., Volodin I.A., Volodina E.V., Frey R., Lapshina E.N., Soldatova N.V. // Naturwissenschaften, 2011, v. 98, N 11, p. 919-931.

4. Lapshina E.N. The ontogeny of acoustic individuality in the nasal calls of captive goitred gazelles, *Gazella subgutturosa* / Lapshina E.N., Volodin I.A., Volodina E.V., Frey R., Efremova K.O., Soldatova N.V. // Behavioural Processes, 2012, v. 90, N 3, p. 323-330.

5. Volodin I.A. Vocal group signatures in the goitred gazelle *Gazella subgutturosa* / Volodin I.A., Volodina E.V., Lapshina E.N., Efremova K.O., Soldatova N.V. // *Animal Cognition*, 2014, v. 17, № 2, p.349-357.

Статьи в сборниках

6. Солдатова Н.В. Содержание, выращивание и динамика веса детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*) в неволе / Солдатова Н.В., Юлдашев Э.Т., Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О., Лапшина Е.Н. // *Научные исследования в зоологических парках*, М., 2010, вып. 26, с. 64-71.

7. Ефремова К.О. Структурное разнообразие звуков детенышей джейрана (*Gazella subgutturosa*) и изменение их встречаемости по мере взросления / Ефремова К.О., Лапшина Е.Н., Володин И.А., Солдатова Н.В. // *Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Матер. конф. молодых сотр. и аспирантов ИПЭЭ им. А.Н. Северцева*. М., КМК, 2010, с. 108-113.

8. Volodin I.A. Application of software for automatic analysis of human speech to measuring the fundamental frequency in calls of a nonhuman mammal / Volodin I.A., Makarov I.S., Efremova K.O., Volodina E.V., Soldatova N.V. // *Научные исследования в зоологических парках*, М., 2012, вып. 28, с. 94-102.

Материалы и тезисы конференций

9. Ефремова К.О. Влияние полового отбора на структуру издаваемых через нос вокализаций антилопы сайгака (*Saiga tatarica*) / Ефремова К.О., Володин И.А., Володина Е.В. // *Ломоносов–2008: Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция "Биология"*. М.: МАКС Пресс, 2008, с. 113.

10. Ефремова К.О. Влияние взросления на вокализацию у джейрана (*Gazella subgutturosa*) / Ефремова К.О. // *Ломоносов–2009: Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция "Биология"*. М.: МАКС Пресс, 2009, с. 140-141.

11. Volodina E. The goitred gazelle: sex-specific vocal development and permanently descended and mobile larynx in ungulate species / Volodina E., Volodin I., Frey R., Efremova K., Makarov I., Gorbunov K., Soldatova N. // *The XXII International Bioacoustics Council Conference*, Lisbon, IBAC, 2009, p. 77.

12. Efremova K. The vocal development of the goitred gazelle (*Gazella subgutturosa*), a species with permanently descended larynx / Efremova K., Frey R., Volodin I., Volodina E., Makarov I., Soldatova N. // *7th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife*, Berlin, IZW, 2009, p. 66.

13. Ефремова К.О. Размеры тела и характеристики вокализаций у детенышей джейранов в онтогенезе / Ефремова К.О., Володин И.А., Володина Е.В., Фрай Р., Макаров И.С., Горбунов К.С., Лапшина Е.Н., Солдатова Н.В. // *Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции. ИПЭЭ РАН, М., Тов-во научных изданий КМК*, 2009, с. 54.

14. Володин И.А. Признаки качества самца в вокальном поведении джейрана (*Gazella subgutturosa*) / Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О., Лапшина Е.Н., Фрай Р., Солдатова Н.В. // *Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. Межд. совещ. М., КМК*, 2011, с. 101.

15. Efremova K.O. Vocal behaviour of rutting male goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) reveals mate quality / Efremova K.O., Frey R., Volodin I.A., Volodina E.V., Soldatova N.V. // *The XXIII Meeting of the International Bioacoustics Council*, La Rochelle, IBAC, 2011, p. 102.

16. Лапшина Е.Н. Признаки индивидуальности и пола в носовых и ротовых звуках детенышей и подростков джейрана (*Gazella subgutturosa*) / Лапшина Е.Н., Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О., Фрай Р., Солдатова Н.В. // *V Всероссийская конференция по поведению животных, Сборник тезисов*, М., КМК, 2012, с. 111.