

УДК 591.582+99.735.5

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА НА СТРУКТУРНЫЕ ПРИЗНАКИ НОСОВЫХ ЗВУКОВ И РАЗМЕРЫ ТЕЛА У ДЕТЕНЬШЕЙ ДЖЕЙРАНА (*GAZELLA SUBGUTTUROSA*, ARTIODACTYLA, BOVIDAE)

© 2011 г. К. О. Ефремова¹, И. А. Володин^{1,2}, Е. В. Володина², Р. Фрай³, Н. В. Солдатова⁴,
Е. Н. Лапшина¹, И. С. Макаров⁵, К. С. Горбунов⁵

¹Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

²Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

³Институт биологии диких и зоопарковских животных, Берлин D-10315, Германия

⁴Экоцентр “Джейран”, Бухара, Узбекистан

⁵Институт проблем передачи информации РАН, Москва 127994, Россия

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Поступила в редакцию 26.08.2009 г.

Для самцов джейрана, в отличие от самок, характерна сильно выступающая в виде зоба гортань. Однако развитие полового диморфизма вокального аппарата и структуры звуков в онтогенезе джейрана до сих пор не исследованы. В этой работе мы описываем изменение структурных признаков носовых звуков детенышей джейрана в ходе онтогенеза и прослеживаем формирование половых особенностей в характеристиках звуков и размерах тела от рождения до шестимесячного возраста. Масса тела и объемы шеи детенышей постепенно увеличивались с возрастом. Только основная частота носовых звуков прогрессивно снижалась по мере роста детенышей джейрана и увеличения их массы, тогда как длительность и энергетические параметры звуков менялись нелинейно. Обнаружено, что носовые звуки джейранов были гораздо ниже по основной частоте (94 Гц у самцов и 118 Гц у самок в возрасте 2 недель), чем у детенышей любого другого изученного вида копытных сравнимых размеров. Коэффициент половых различий в основных частотах носовых звуков детенышей джейрана в каждом из возрастов как минимум вдвое превышал коэффициенты половых различий в массе тела и промерах шеи, что свидетельствует о том, что у самцов детенышей джейрана по сравнению с самками гортань была гипертрофированно развита уже с рождения. В то же время, степень половых различий в основной частоте звуков не увеличивалась вплоть до шестимесячного возраста. Возможно, ускоренный рост гортани самцов по сравнению с самками начинается на более поздних стадиях онтогенеза под действием половых гормонов в период полового созревания.

Ключевые слова: онтогенез джейрана, половой диморфизм, вокальный аппарат, носовые звуки.

Джейран (*Gazella subgutturosa*) — одна из немногих антилоп с ярко выраженным половым диморфизмом в вокальной анатомии. У взрослых самцов гортань вдвое крупнее и расположена в шее значительно ниже, чем у взрослых самок (Гептнер и др., 1961). Эта особенность джейрана настолько заметна, что была отмечена уже при первом научном описании этого вида (Güldenstaedt, 1780, рис. 1). Однако детальных исследований вокальной анатомии джейрана 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.

Итоговый звуковой сигнал (у всех наземных млекопитающих, включая человека) всегда является результатом работы как источника звука (гортани), так и надгортанного вокального тракта

(глотки, ротовой и носовой полостей). В соответствии с принятой в современной биоакустике теорией источника-фильтра (source-filter theory), основная частота звуков млекопитающих зависит от частоты колебаний расположенных в гортани голосовых связок и не зависит от изменений резонансных характеристик голосового тракта (Фант, 1964; Сорокин, 1985; Hauser, 1996). Как и у джейрана, у нескольких гаремных видов копытных: благородного оленя (*Cervus elaphus*), европейской лани (*Dama dama*) и дзерена (*Procapra gutturosa*) также наблюдается сильный половой диморфизм в строении вокального аппарата (Fitch, Reby, 2001; Frey, Riede, 2003; McElligott et al., 2006). В более крупной гортани самцов расположены более длинные голосовые связки, что определяет гораздо более низкие основные частоты их криков по сравнению с криками самок. Так, у самцов корсиканского подвида благородного

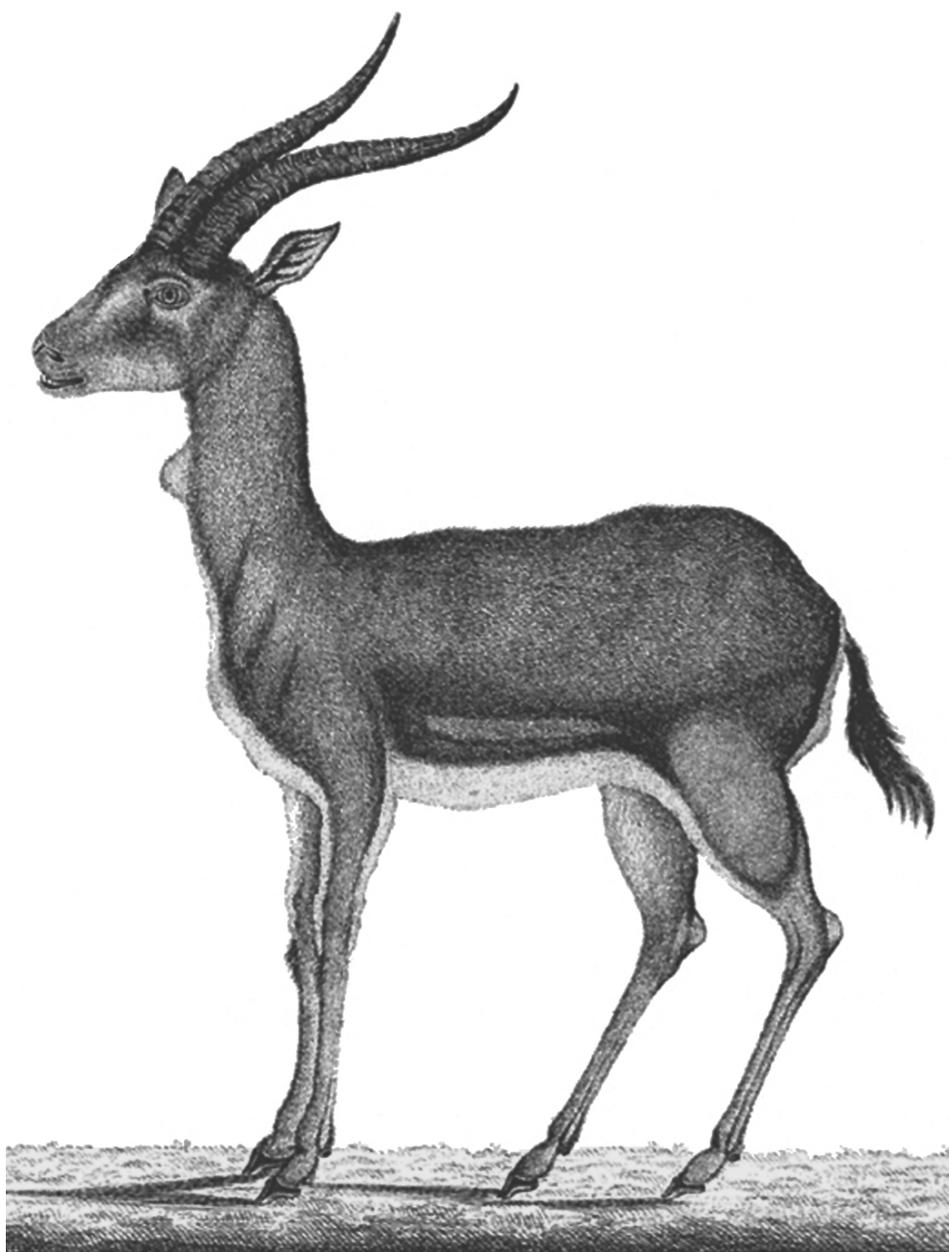


Рис. 1. Рисунок взрослого самца джейрана из описания вида (Güldenstaedt, 1780). Обратите внимание на увеличенную и сильно выступающую гортань, расположенную в шее необычно низко по сравнению с другими антилопами.

олени (*Cervus e. corsicanus*) основная частота криков в 2.5 раза ниже, чем у самок (40 и 103 Гц соответственно, Kidjo et al., 2008), а у самцов лани ниже даже в 10 раз (35 и 365 Гц соответственно, Reby et al., 1998; Torriani et al., 2006). 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).

Для джейрана характерна полигинная система размножения – в зависимости от численности самцы либо занимают территории, либо формируют гаремы и перемещаются вместе с самками (Жевнеров, 1984; Бланк, 1985; Мармазинская, 1996). Взрослые размножающиеся самцы издают рев – низкие булькающие хрипящие звуки, когда отгоняют самцов-соперников или когда пресле-

дуют самок, не давая им покинуть гаремную группу (Жевнеров, 1984; Бланк, 1985; Переладова, 1988). Во время ухаживания самцов за самками рев слышен почти постоянно (Бланк, 1985). Самки джейранов гораздо “молчаливее” самцов, они издают крики только в период выкармливания детенышей: мычания – призывы детенышей, и хрипы-рычания – при защите детенышей от хищников и человека (Жевнеров, 1984; Переладова, Переладов, 1986; Переладова, 1988; Мармазинская, 2008; Kingswood, Blank, 1996). Детеныши джейранов издают звуки, похожие на бляение, когда подбегают к матери (Бланк, 1985); низкочастотные мычания при длительной потере контакта с матерью или при испуге, к примеру, при поимке человеком (Жевнеров, 1984; Переладова, Переладов, 1986; Kingswood, Blank, 1996); ворчания с закрытым ртом – при взаимодействиях с другими детенышами, и фырканья – при опасности (Переладова, 1988; Мармазинская, 2000).

Однако помимо словесных описаний, какие-либо сведения о структуре звуков джейранов в литературе отсутствуют. Кроме того, ни для джейрана, ни для других видов копытных, для которых характерен половой диморфизм в вокальной анатомии, не изучено, когда происходит формирование половых особенностей в звуках, и как оно связано с развитием морфологических различий между самцами и самками в онтогенезе. С одной стороны, половые различия в основной частоте звуков могут вытекать из различий в размерах и весе тела самцов и самок. С другой стороны, они могут превышать эти различия, что может быть связано с гипертрофированным увеличением гортани самцов. Цель нашего исследования – описать изменение структурных признаков звуков детенышей джейрана в ходе онтогенеза и сопоставить характеристики звуков с размерами тела у самцов и самок детенышей джейрана от рождения до шестимесячного возраста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран с 1 мая по 28 августа и с 17 по 29 октября 2008 г. на территории Экоцентра “Джейран” (Бухарская обл., Узбекистан, 39°41' с.ш., 64°35' в.д.) от находящихся на искусственном выкармливании детенышей джейрана. С мая по август под наблюдением находились 23 (10 самцов и 13 самок) детеныша, однако к октябрю после отправки нескольких из них в другие питомники осталось только 18 (7 самцов, 11 самок). Детеныши были отловлены на территории Экоцентра с 29 апреля по 12 мая 2008 г.; возраст детенышей на момент отлова составлял от 3 до 10 дней. Все детеныши были индивидуально помечены, сначала выстриганием или окрашиванием шерсти узором черным Д, а в возрасте 4 месяцев – ушными метками.

Детенышей содержали группами по 5–6 особей в смежных вольерах размером 2 × 4 м. Начиная с 3-недельного возраста, всех детенышей на весь день одной группой выпускали в общую вольеру 25 × 18 м, возвращая их в маленькие вольеры только на ночь. Кормление детенышей молоком происходило в маленьких вольерах, сначала три раза в день, потом только утром и вечером и продолжалось до достижения ими 2,5-месячного возраста. Растительные корма ежедневно выкладывали в общую вольеру до выпуска в нее детенышей.

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 и квантованием 16 бит. Часть записей звуков сопровождалась параллельной видеорегистрацией вокального поведения животных на цифровую miniDV видеокамеру Panasonic NV-GS250. Звуки записывали в маленьких вольерах два-три раза в день в периоды максимальной активности детенышей – при ожидании выпуска в общую вольеру или перед утренним или вечерним кормлением. Во время записи детеныши находились в вольерах по одному или группами из 2–5 особей. В процессе записи комментировали индивидуальную принадлежность каждого звука. Расстояние до животных во время записи 1–4 м. Продолжительность ежедневных записей 40–100 мин; всего собрано около 100 ч аудиозаписей и 18 ч видеозаписей.

Взвешивание детенышей, а также измерение шейного отдела для аппроксимации половых различий в линейных размерах тела проводили каждые две недели перед вечерним кормлением. Поскольку точный возраст отловленных животных был неизвестен, мы приняли в качестве условной даты рождения всех детенышей 2 мая. Исходя из этой даты, возраст детенышей во время первого взвешивания и измерения составлял 2 недели, во время второго – 4 недели и т.д., а во время девятого взвешивания и измерения – 24 недели (табл. 1).

Чтобы снизить беспокойство детеныша во время взвешивания и измерений, ему надевали на глаза матерчатую маску и помещали в тканевую или брезентовую сумку таким образом, чтобы ноги были сложены под телом и животное находилось в естественной для лежащего джейрана позе. При этом шея джейрана принимала вертикальное положение и голова находилась по отношению к шее под углом 90°, что позволяло проводить все измерения единообразно.

С помощью гибкой пластиковой измерительной ленты с точностью до 1 см проводили два измерения (рис. 2): охват шеи через наиболее выступающую точку гортани (охват шеи вверх) и охват шеи над грудиной, в месте перехода шеи в туловище.

Таблица 1. Даты взвешиваний и измерений области шеи, возраст, число животных и число звуков, включенных в анализ

Возраст животных	Дата взвешиваний и измерений	Число самцов/число звуков	Число самок/число звуков
2 недели	15.05.2008	10/48	13/33
4 недели	30.05.2008	10/46	13/43
6 недель	13.06.2008	10/49	13/65
8 недель	29.06.2008	10/50	13/65
10 недель	11.07.2008	10/49	13/63
12 недель	25.07.2008	10/50	13/64
14 недель	06.08.2008	10/50	13/65
16 недель	20.08.2008	10/50	13/65
24 недели	19.10.2008	7/35	11/55

ще (охват шеи внизу). На протяжении периода сбора данных измерения проводили три разных исследователя; замена одного из них другим проводилась только после многократных совпадений

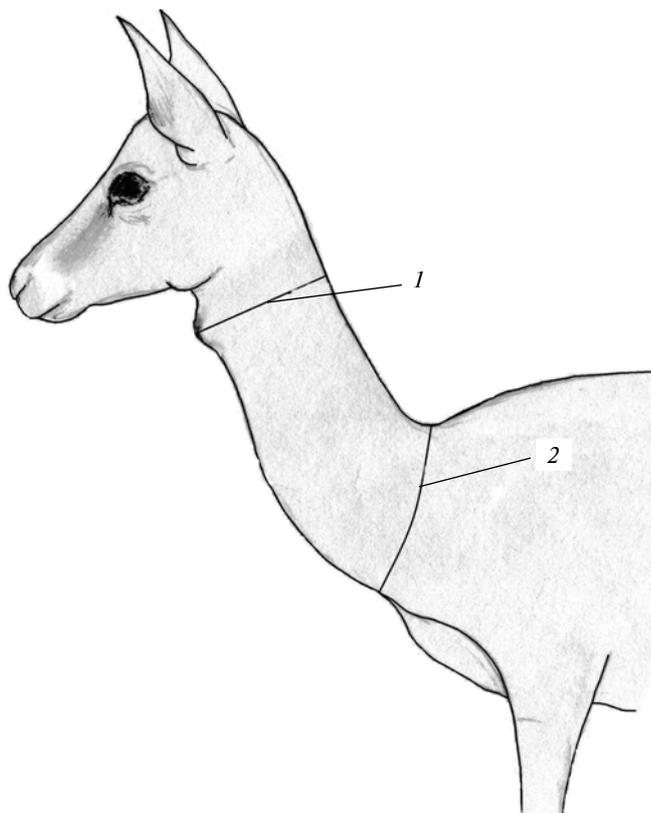


Рис. 2. Измерения охватов шеи у детеныша джейрана: 1 – охват шеи вверх через наиболее выступающую точку гортани, 2 – охват шеи вниз в месте перехода шеи в туловище, над грудиной.

результатов их замеров во время тренировочных измерений.

Массу тела детенышей до возраста 16 недель включительно измеряли на электронных весах с точностью до 10 г. Детенышей в возрасте 24 недели помещали в мешок и взвешивали на рычажных весах с точностью до 100 г вместе с человеком, который держал животное на руках.

Для спектрографического анализа были использованы только носовые звуки (далее по тексту – звуки), которые животные издавали с полностью закрытым ртом. Это единственный тип звуков детенышей, который встречался во всех исследованных возрастах, что позволяло проследить изменения в структурных признаках на протяжении всего периода исследования. Предварительный анализ по сопоставлению видеозаписей криков детенышей и спектрограмм их звуков показал, что носовые звуки имели меньшие длительность и интенсивность, иное распределение энергии в спектре и характерное назальное звучание по сравнению со звуками, издаваемыми через рот. Эти признаки позволяли в дальнейшем выделять носовые звуки только на основании акустических записей, без анализа видео.

Весь массив собранных акустических записей был разбит на девять двухнедельных возрастных периодов, каждый из которых включал неделю до и неделю после даты взвешивания и измерения (табл. 1). Для каждого детеныша в каждом возрастном периоде случайным образом выбирали 5 звуков, однако от некоторых детенышей в некоторых возрастах было доступно меньше звуков. Мы выбирали звуки наилучшего качества, без наложения криков других животных, голоса человека и сильного шума ветра. Для снижения эффекта псевдорепликации, в тех случаях, когда для детеныша было доступно более одной записи за данный возрастной период, в анализ включали звуки из разных записей. Если была доступна только одна запись, то мы выбирали звуки из начала, середины и конца записи, избегая включать в анализ те звуки, которые следовали подряд один за другим. Всего для спектрографического анализа было отобрано 946 звуков.

Поскольку у всех наземных млекопитающих итоговый звуковой сигнал всегда является результатом работы как источника звука, так и надгортанного вокального тракта (Фант, 1964; Сорокин, 1985; Hauser, 1996), их эффекты обязательно проявляются как на осциллограмме, так и на спектрограмме сигнала. Между пульсами основной частоты всегда присутствуют дополнительные амплитудные пики, возникающие в результате возбуждения колебаний на резонансных частотах вокального тракта (формантах), которые могут носить как регулярный, так и нерегулярный характер (Рабинер, Шафер, 1981; Fant, 1993). В отсутствие

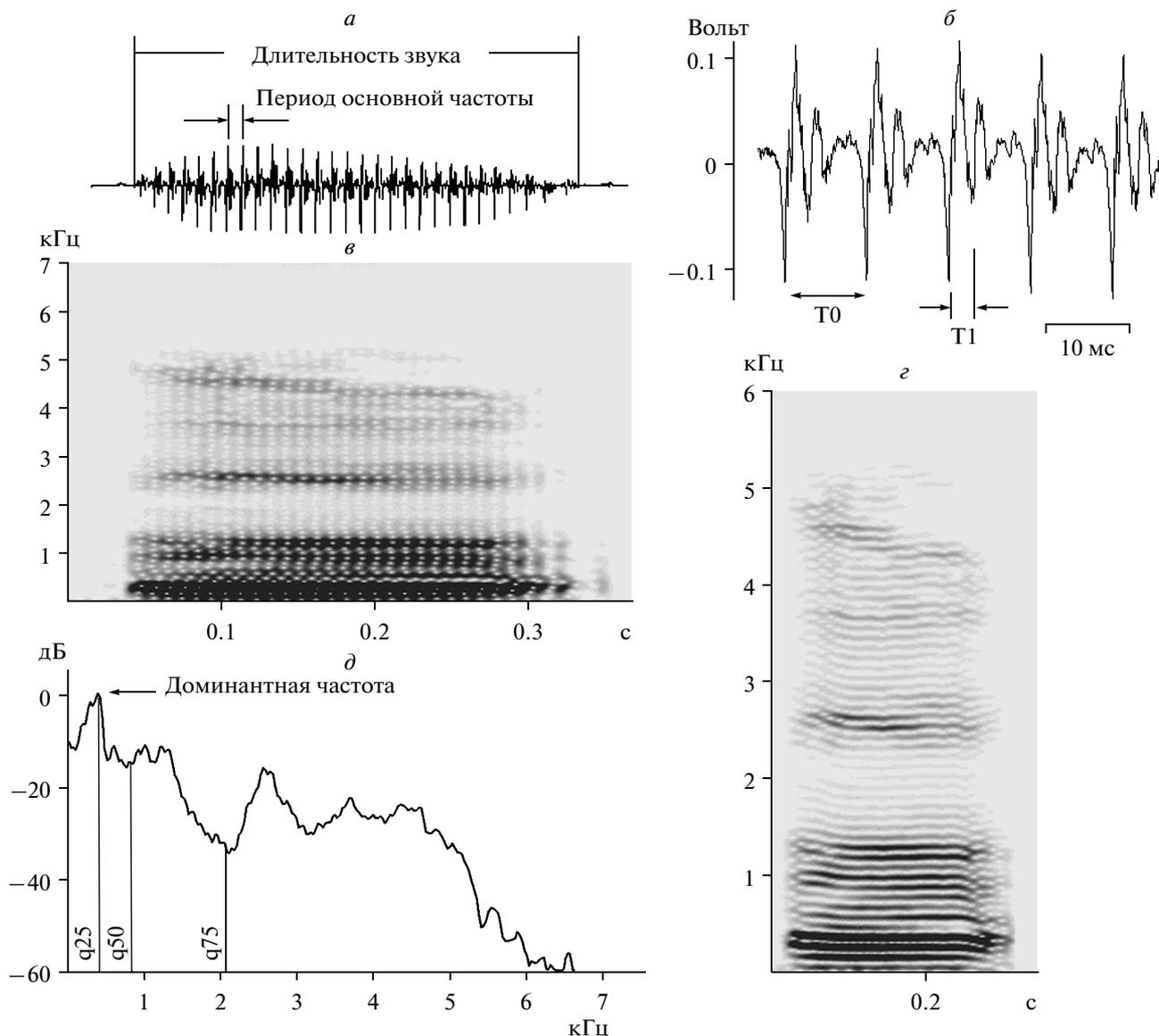


Рис. 3. Носовой звук детеныша джейрана (самки): осциллограммы всего (*а*) и центральной части звука (*б*), спектрограммы, демонстрирующие вертикальную исчерченность в результате пульсации голосовых связок (*в*), гармоническую структуру звука (*г*) и энергетический спектр (*д*). Показаны измерения длительности, периода основной частоты, значений доминантной частоты, нижней (*q25*), средней (*q50*) и верхней (*q75*) энергетических квартилей звука. *T0* – период основной частоты; *T1* – период частоты первой форманты. Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хемминга, перекрытие по временной оси 96.87%, перекрытие по частотной оси 50%, длина Быстрого Преобразования Фурье 512 (*в*) и 1024 (*г*) точек.

нелинейных явлений колебания голосовых связок представляют собой строго периодичный процесс с постепенной сменой одной частоты колебаний другой (Фант, 1964; Сорокин, 1985; Owren, Linker, 1995; Wilden et al., 1998). Единственное колебание с постоянным периодом, видимое на осциллограмме звука джейрана – это высокоамплитудные пульсы, следующие друг за другом с периодом *T0* (рис. 3б). Таким образом, период *T0*, соответствующий периоду колебаний голосовых связок, представляет собой основную частоту звука джейрана.

Период между пульсом основной частоты и первым пульсом отклика вокального тракта (*T1* на рис. 3б) в звуках джейрана соответствует частоте первой форманты ($F1 = 1/T1$), как и в большинстве речевых сигналов человека (Fant, 1993).

В момент открывания голосовой щели спектр звука имеет отклик на всех частотах, что проявляется в виде вертикальной исчерченности спектрограммы (Fujimura, Erickson, 1997; Кодзасов, Кривнова, 2001). Вертикальные спектральные полосы на спектрограмме звука джейрана

(рис. 3в) полностью совпадают с пульсами наивысшей амплитуды, видимыми на осциллограмме, подтверждая, что период T_0 является периодом колебаний голосовых связок. Построение спектрограммы с другими параметрами позволяет увидеть гармоническую структуру звука джейрана (рис. 3г). Нижняя спектральная полоса представляет собой основную частоту, и ее значение равно обратной величине периода пульсации T_0 (для звука на рис. 3: $T_0 = 9.74$ мс, $f_0 = 1/T_0 = 102.7$ Гц). Область максимального усиления энергии в спектре звука соответствует частоте первой форманты, центральное значение которой равно обратной величине периода пульсации T_1 (для звука на рис. 3: $T_1 = 2.68$ мс, $F_1 = 1/T_1 = 373$ Гц). Аналогичный подход к измерению основной частоты в сходных по строению звуках был применен в биоакустических исследованиях на других видах млекопитающих (Riede, Zuberbühler, 2003, 2003a; McElligott et al., 2006; Pfeifferle, Fischer, 2006; Vannoni, McElligott, 2007).

Перед началом измерений частоту дискретизации звуков понижали с 48 кГц до 16 кГц. Длительность звуков и период основной частоты были измерены с помощью экранного курсора в главном окне программы Avisoft SASLab Pro (Specht, 2006) со следующими установками: окно Хэмминга, длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек, перекрытие по частотной оси (frame) 50% (рис. 3а, 3в). Частотное разрешение спектрографического анализа составляло 31 Гц, временное разрешение варьировало от 0.3 до 0.5 мс в зависимости от длительности анализируемого звука. Мы рассчитывали среднюю основную частоту звуков как величину, обратную среднему для звука периоду основной частоты. Энергетические параметры, такие как доминантная частота (частота максимальной интенсивности звука), а также значения нижней, средней и верхней квартилей, измеряли по усредненному для целого звука энергетическому спектру в программе Avisoft (рис. 3д). Все измерения автоматически переносились в базу данных Excel.

Измерения звукопроизводящих структур были проведены в процессе анатомического препарирования области головы и шеи трех морфологических образцов детенышей джейрана (два самца в возрасте 3–4 недели и одна самка в возрасте 8 недель), павших в результате болезней и нападения хищника. Длина голосовых связок детенышей была измерена по внутренней поверхности вдоль голосовой щели с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.5 мм.

Для того чтобы оценить, насколько половые различия в основной частоте звуков определяются различиями в весе тела, мы выделили шесть весовых категорий: до 6 кг, от 6 до 8 кг, от 8 до 10 кг, от 10 до 12 кг, от 12 до 14 кг и более 14 кг. Каждая

весовая категория включала всех животных определенного весового диапазона вне зависимости от их возраста. Далее, мы сравнили основные частоты звуков самцов и самок в пределах каждой из весовых категорий, что позволило проанализировать зависимость основной частоты от пола животных вне зависимости от их веса. Для оценки половых различий в массе тела, охватах шеи и основной частоте звуков мы рассчитывали коэффициент половых различий как разность средних значений параметров для самок и самцов, деленную на среднее значение параметра для самок и умноженную на 100% (Rendall et al., 2005).

Статистический анализ был выполнен в программе STATISTICA 6.0; различия принимались достоверными при $p < 0.05$. Поскольку распределения значений массы тела, измерений охватов шеи и акустических параметров не отличались от нормального (тест Колмогорова–Смирнова, $p > 0.05$), для сравнения влияния факторов возраста и пола мы использовали двухфакторный дисперсионный анализ (factorial MANOVA) с пост-хок тестом Ньюмана–Кейла. Парное сравнение выборок проводили с помощью теста Стьюдента. Корреляцию между возрастом детенышей и значениями массы тела, охватов шеи и параметрами звуков рассчитывали с помощью коэффициента корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали сильное и достоверное влияние как возраста, так и пола на массу тела и охваты шеи у детенышей джейрана (табл. 2). Однако не было обнаружено совместного влияния факторов возраста и пола на массу тела и охват шеи внизу, а для охвата шеи сверху сравнение величин критерия Фишера показало, что совместное влияние двух факторов было значительно слабее, чем каждого из них в отдельности (табл. 2). Таким образом, как возраст, так и пол независимо влияли на массу тела и охваты шеи у детенышей джейрана.

Как масса тела ($r = 0.936$, $p < 0.001$), так и значения охватов шеи сверху ($r = 0.899$, $p < 0.001$) и внизу ($r = 0.806$, $p < 0.001$) достоверно увеличивались с возрастом. Хотя средняя масса тела у самок всегда была несколько ниже, чем у самцов, достоверные различия в массе тела между полами появлялись только начиная с возраста 10 недель (табл. 3, рис. 4). Достоверные половые различия в охвате шеи сверху были найдены, начиная с возраста 6 недель. В охвате шеи внизу 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. 4).

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, оценка отдельного и совместного влияния возраста и пола на массу тела, охваты шеи детенышей джейрана и параметры носовых звуков: основную частоту, длительность, доминантную частоту, нижнюю, среднюю и верхнюю квантили

Параметры	Дисперсионный анализ		
	Возраст	Пол	Возраст + Пол
Масса тела	$F_{8,184} = 420.5; p < 0.001$	$F_{1,184} = 60.5; p < 0.001$	$F_{8,184} = 1.7; p = 0.10$
Охват шеи вверху	$F_{8,184} = 246.5; p < 0.001$	$F_{1,184} = 218.9; p < 0.001$	$F_{8,184} = 5.6; p < 0.001$
Охват шеи внизу	$F_{8,184} = 117.4; p < 0.001$	$F_{1,184} = 130.2; p < 0.001$	$F_{8,184} = 1.7; p = 0.089$
Основная частота	$F_{8,181} = 39.5; p < 0.001$	$F_{1,181} = 147.5; p < 0.001$	$F_{8,181} = 0.8; p = 0.624$
Длительность	$F_{8,181} = 8.7; p < 0.001$	$F_{1,181} = 9.7; p = 0.002$	$F_{8,181} = 0.8; p = 0.594$
Доминантная частота	$F_{8,181} = 15.4; p < 0.001$	$F_{1,181} = 1.2; p = 0.268$	$F_{8,181} = 0.5; p = 0.855$
Нижняя квантиль	$F_{8,181} = 8.3; p < 0.001$	$F_{1,181} = 10.1; p = 0.002$	$F_{8,181} = 2.2; p = 0.031$
Средняя квантиль	$F_{8,181} = 2.2; p = 0.027$	$F_{1,181} = 10.3; p = 0.002$	$F_{8,181} = 2.1; p = 0.035$
Верхняя квантиль	$F_{8,181} = 4.3; p < 0.001$	$F_{1,181} = 13.9; p < 0.001$	$F_{8,181} = 1.9; p = 0.059$

F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы.

Таблица 3. Значения ($x \pm SD$) массы тела, основной и доминантной частот и длительности носовых звуков самцов и самок детенышей джейрана разного возраста

Возраст, недели	Масса тела, кг		Основная частота, Гц		Доминантная частота, Гц		Длительность, с	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
2	4.66 ± 0.67	4.33 ± 0.59	94.4 ± 10.6	117.5 ± 18.7	390 ± 65	380 ± 98	0.18 ± 0.04	0.20 ± 0.09
4	6.19 ± 0.64	5.76 ± 0.50	84.3 ± 7.7	109.6 ± 16.8	381 ± 55	388 ± 56	0.24 ± 0.04	0.18 ± 0.05
6	7.50 ± 0.68	7.06 ± 0.53	78.1 ± 6.1	95.2 ± 10.3	347 ± 44	356 ± 69	0.26 ± 0.04	0.22 ± 0.06
8	9.22 ± 0.77	8.56 ± 0.59	73.5 ± 6.0	91.4 ± 10.0	340 ± 34	346 ± 27	0.28 ± 0.06	0.25 ± 0.06
10	10.69 ± 1.00	9.81 ± 0.75	71.9 ± 7.5	87.8 ± 9.0	330 ± 28	310 ± 30	0.29 ± 0.07	0.24 ± 0.07
12	12.45 ± 1.00	11.18 ± 0.98	64.7 ± 5.9	83.1 ± 11.5	313 ± 25	309 ± 36	0.32 ± 0.06	0.30 ± 0.07
14	13.03 ± 0.79	11.83 ± 0.90	61.7 ± 7.7	74.6 ± 10.2	311 ± 64	312 ± 27	0.30 ± 0.03	0.28 ± 0.06
16	14.04 ± 0.88	12.70 ± 1.15	60.3 ± 7.2	74.9 ± 11.1	273 ± 53	245 ± 31	0.30 ± 0.05	0.28 ± 0.07
24	16.31 ± 1.00	14.73 ± 0.95	53.9 ± 5.9	71.6 ± 9.6	305 ± 56	274 ± 35	0.26 ± 0.05	0.22 ± 0.08

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали достоверное влияние возраста и пола детенышей джейранов на основную частоту, длительность и энергетические параметры звуков, за исключением доминантной частоты, значения которой не зависели от пола (табл. 2). Совместное влияние факторов возраста и пола на параметры звуков было обнаружено только для нижней и средней квантилей, а в остальных случаях возраст и пол оказывали независимое влияние на параметры звуков (табл. 2).

Основная частота звуков достоверно снижалась с возрастом ($r = -0.642, p < 0.001$), тогда как длительность повышалась до 12-недельного возраста ($r = 0.513, p < 0.001$), а затем начинала снижаться ($r = -0.369, p < 0.001$) (табл. 3, рис. 5). Значения доминантной частоты и трех энергетических квантилей звуков достоверно снижались по мере взросления детенышей до возраста 16 недель

($r = -0.612, p < 0.001$; $r = -0.515, p < 0.001$; $r = -0.147, p < 0.05$; $r = -0.323, p < 0.001$ соответственно). Однако между 16 и 24 неделями значения доминантной частоты ($t = -2.15, df = 17, p < 0.05$), нижней ($t = -3.68, df = 17, p < 0.01$) и средней ($t = -2.71, df = 17, p < 0.05$) энергетических квантилей достоверно возрастали (табл. 3, рис. 5).

Половые особенности в основной частоте звуков проявлялись уже в возрасте 2 недель; основная частота звуков самцов всегда была достоверно ниже, чем у самок (рис. 5). Хотя длительность звуков самцов, за исключением возраста 2 недели, всегда была несколько выше, чем у самок, мы не наблюдали достоверных различий в длительности звуков самцов и самок ни в одном из возрастов (табл. 3, рис. 5). Значения доминантной частоты и трех квантилей не различались между самцами и самками до достижения ими возраста 24 недель,

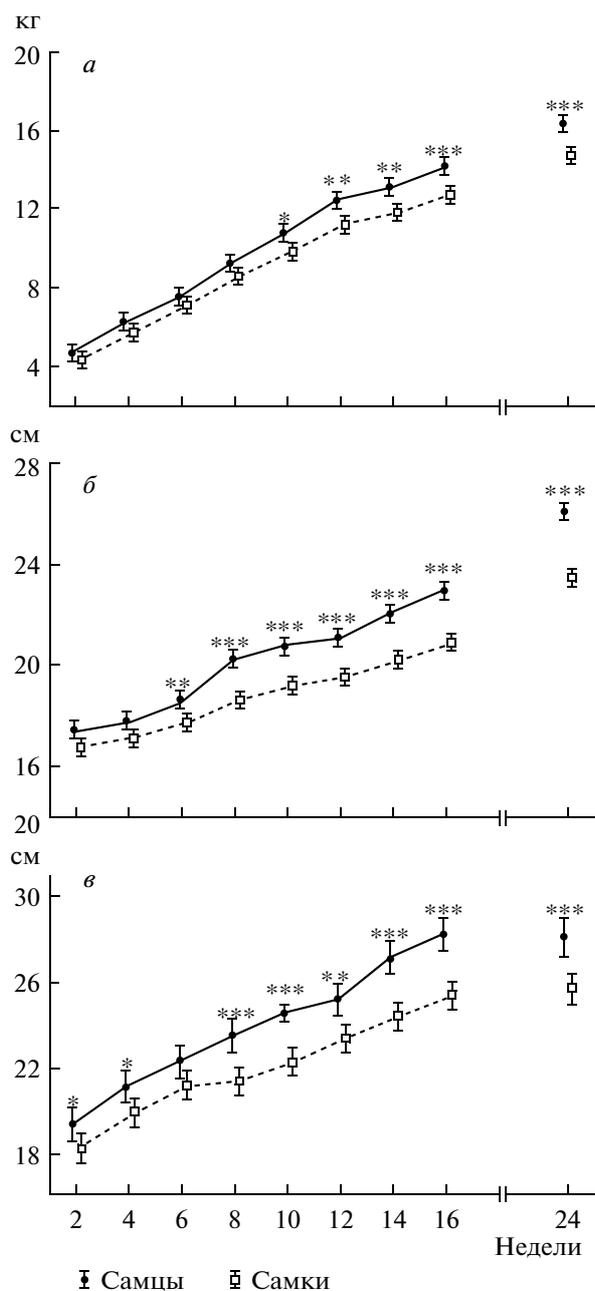


Рис. 4. Изменение массы тела (а) и охватов шеи вверху (б) и внизу (в) у самцов и самок джейрана по мере взросления. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между полами (пост-хок тест Ньюмана-Кейла, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

когда значения нижней и средней квартилей звуков самок стали достоверно превышать таковые самцов (табл. 3, рис. 5).

Основная частота звуков как самцов ($r = -0.800$, $p < 0.001$), так и самок ($r = -0.789$, $p < 0.001$) достоверно снижалась по мере увеличения веса тела детенышей. Поэтому, чтобы оце-

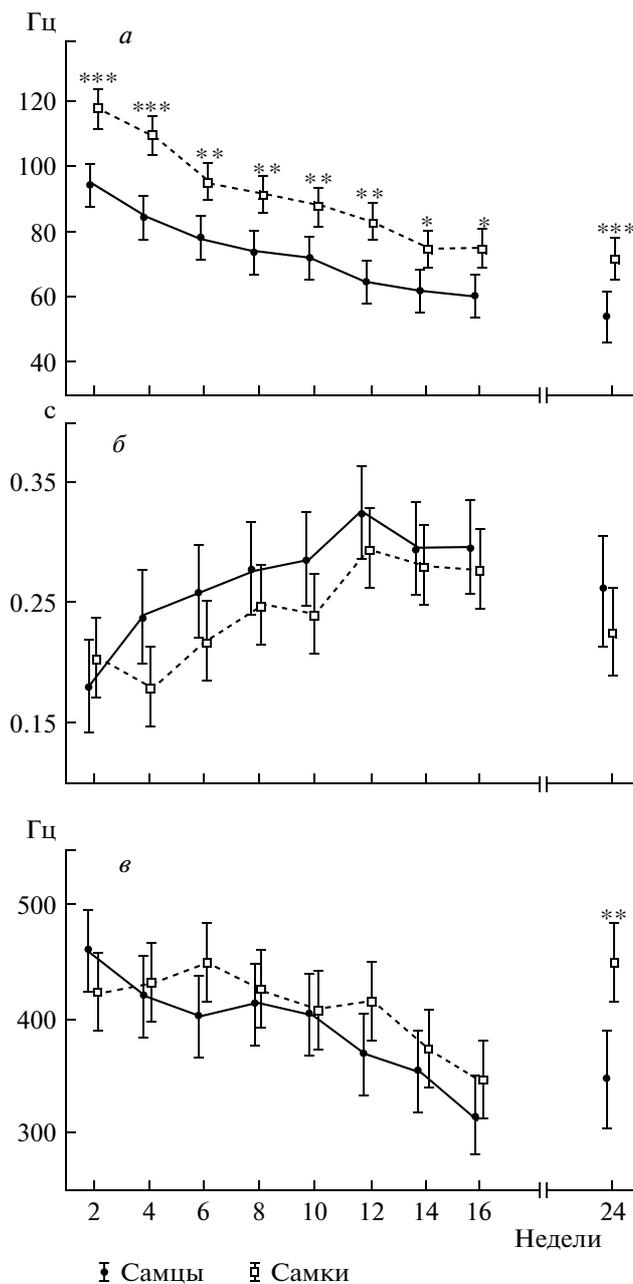


Рис. 5. Изменение основной частоты (а), длительности (б) и значений нижней квартили (в) носовых звуков у самцов и самок джейрана по мере взросления. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между полами (пост-хок тест Ньюмана-Кейла, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

нить, превышают ли различия в основных частотах между полами те, которые проистекают просто из различий в размерах тела между самцами и самками, мы сравнили основные частоты звуков самцов и самок сходного веса. Во всех весовых категориях основная частота звуков самцов была достоверно ниже, чем у самок (табл. 4). Также мы рассчитали и сравнили коэффициенты половых

Таблица 4. Значения ($x \pm SD$) основной частоты носовых звуков (Гц) самцов и самок детенышей джейрана шести весовых категорий и результаты сравнения между полами по тесту Стьюдента

Весовая категория	Самцы	Самки	Тест Стьюдента
До 6 кг	89.1 \pm 10.5 ($n = 13$)	115.5 \pm 17.6 ($n = 20$)	$t = -4.87; p < 0.001$
От 6 до 8 кг	83.7 \pm 10.1 ($n = 15$)	96.1 \pm 10.1 ($n = 18$)	$t = -3.54; p = 0.001$
От 8 до 10 кг	73.0 \pm 6.2 ($n = 13$)	90.4 \pm 9.4 ($n = 20$)	$t = -5.90; p < 0.001$
От 10 до 12 кг	68.9 \pm 8.9 ($n = 13$)	82.9 \pm 10.3 ($n = 24$)	$t = -4.10; p < 0.001$
От 12 до 14 кг	62.5 \pm 8.4 ($n = 20$)	73.3 \pm 8.5 ($n = 22$)	$t = -4.13; p < 0.001$
Больше 14 кг	58.3 \pm 7.5 ($n = 13$)	66.8 \pm 8.1 ($n = 8$)	$t = -2.46; p < 0.05$

n – число животных.

различий по основным частотам звуков, а также по массе тела и промерам шеи. В зависимости от возраста средняя масса тела самцов превышала массу самок на 6.2–11.4%, охват шеи вверху – на 3.1–11.4%, охват шеи внизу – на 5.4–11.3% (табл. 5). Однако различия в средних значениях основной частоты звуков самцов и самок как минимум вдвое превышали различия в массе и промерах шеи в каждом из возрастов, составляя от 20.9 до 32.7% (табл. 5).

Половой диморфизм наблюдался также и в размерах звукопроизводящих структур. Анатомические данные показали, что длина голосовых связок детенышей джейрана составляла 15 мм у каждого из 3–4-недельных самцов и 13.5 мм у восьминедельной самки. Таким образом, у младших по возрасту самцов длина связок была больше, чем у более старшей самки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный в нашем исследовании анализ структурных признаков носовых звуков детенышей джейрана показал, что они имеют очень низкие значения основной частоты, которые у двухнедельных детенышей составляют в среднем 94 Гц для самцов и 117 Гц для самок. Эти величины гораздо ниже, чем известные для детенышей других видов копытных. Так, для детенышей лося (*Alces alces*) в первые дни жизни основная частота писков составляла 800–1000 Гц, а стонов при дискомфорте – 400–800 Гц (Богомолова и др., 1984). Основная частота контактных криков детенышей лани в возрасте 28–52 дня составляла в среднем 653 Гц, а в возрасте 53–78 дней – 611 Гц (Torgiani et al., 2006). Призывные крики двухдневных детенышей благородного оленя при стрессе и изоляции от матери имели средние значения основной частоты 737 Гц у средневропейского подвида (*Cervus e. hippelaphus*) (Vankova, Malek, 1997) и 623 Гц у корсиканского подвида (Kidjo et al., 2008). Основная частота призывных криков двухнедельных детенышей чернохвостого (*Odocoileus hemionus*) и белохвостого оленей (*O. virginianus*)

составляла соответственно 509 и 1016 Гц (Lingle et al., 2007). Детеныши северного оленя (*Rangifer tarandus*) в возрасте 17–21 дня при изоляции от матери издавали призывные крики с основной частотой от 110 до 240 Гц, в среднем 128 Гц (Espmark, 1975). У домашних коз (*Capra hircus domestica*) основная частота ориентировочных криков и криков при дискомфорте понижалась с 627–742 Гц в возрасте 1–5 дней до 250–350 Гц в более старших возрастах (Lenhardt, 1977; Terrazas et al., 2003). Крики ягнят (*Ovis ammon*) в возрасте от 3 до 14 дней при изоляции от матери имели средние значения основной частоты в 345 Гц (Searby, Jouvantin, 2003). Основная частота звуков полуторамесячного детеныша сайгака (*Saiga tatarica*) при ожидании кормления составляла 153–161 Гц (Володин и др., 2009). У телят домашних коров (*Bos taurus domestica*) в возрасте 1–4 дней основная частота криков при отделении от матери варьировала от 103 до 124 Гц (Weary, Chua, 2000). Только у телят северных оленей и домашних коров величины основной частоты были близки к таковым носовых звуков детенышей джейрана. Однако вес те-

Таблица 5. Коэффициент различий (%) между самцами и самками детенышей джейрана разного возраста для средних значений массы тела, охватов шеи вверху и внизу и основной частоты носовых звуков

Возраст, недели	Масса тела	Охватшей вверху	Охватшей внизу	Основная частота
2	7.6	3.5	6.3	-24.6
4	7.5	3.1	6.1	-29.9
6	6.2	4.3	5.4	-21.8
8	7.6	8.2	10.1	-24.4
10	9.0	8.1	10.4	-22.1
12	11.4	7.7	7.7	-28.5
14	10.2	9.2	11.1	-20.9
16	10.5	9.9	11.3	-24.2
24	10.8	11.4	9.5	-32.7

Пояснение в тексте.

лят северных оленей при рождении примерно вдвое (в среднем 5.8–6.1 кг), а телят домашних коров – в десять раз (в среднем 41.9 кг) выше веса детенышей джейрана (Weary, Chua, 2000; Couturier et al., 2009). Поскольку в литературе отсутствуют данные о структуре звуков детенышей других представителей рода *Gazella*, невозможно определить, встречается ли столь низкая частота звуков также и у них, или же эта особенность характерна только для джейрана.

По всей видимости, столь низкие значения основной частоты звуков детенышей джейрана связаны с крупными размерами их голосовых связок. Данные по длине голосовых связок детенышей других копытных отсутствуют, однако длины голосовых связок детенышей джейрана сравнимы с длиной голосовых связок у взрослых людей: 17–25 мм у мужчин и 12.5–19 мм у женщин (Сапин, 2001; Titze, 1994; Roers et al., 2009). Сопоставимые длины голосовых связок могут определять также сходство основных частот в носовых звуках детенышей джейрана и в речи взрослых людей: 107–129 Гц у мужчин и 189–210 Гц у женщин (Monsen, Engebretson, 1977; Lass, Brown, 1978; Rendall et al., 2005; Evans et al., 2006; Apicella et al., 2007). Однако, как и в случае с другими видами копытных, размеры взрослых людей и детенышей джейрана различаются по меньшей мере на порядок.

Мы обнаружили, что половые различия в массе тела и значениях охватов шеи у детенышей джейрана становились заметными вскоре после рождения. Охваты шеи самцов в месте перехода шеи в туловище и в области наиболее выступающей точки гортани начинали достоверно превышать таковые у самок в возрасте 2 и 6 недель, однако самцы становились тяжелее самок только в возрасте 10 недель. Вместе с тем, достоверные половые различия в вокализациях джейранов присутствовали уже на самой ранней стадии онтогенеза – носовые звуки двухнедельных самцов имели более низкую основную частоту, чем у самок. Поскольку у млекопитающих основная частота звука в первую очередь зависит от длины и массы вибрирующей части голосовых связок, то увеличение гортани и голосовых связок по умолчанию должно приводить к снижению основной частоты (Fitch, Hauser, 2002). У детенышей джейрана была найдена ожидаемая закономерность: по мере взросления и увеличения массы тела основная частота звуков у обоих полов устойчиво снижалась. Снижение основной частоты с возрастом характерно для большинства видов млекопитающих (обзор – см. Matrosova et al., 2007), а также для человека (Fitch, Giedd, 1999; Lee et al., 1999). У четырех исследованных видов копытных: благородного оленя, домашней овцы, лани и сайгака, крики детенышей также имели значительно более высокую основную частоту, чем крики взрослых (Володин и др., 2009; Vankova, Malek, 1997; Searby,

Jouventin, 2003; Torriani et al., 2006; Kidjo et al., 2008).

Длительность носовых звуков детенышей джейрана не различалась между полами. Длительность сначала увеличивалась с возрастом (вероятно, следуя за увеличениями размера тела и легких, как резервуара воздуха для продукции крика, см. Fitch, Hauser, 2002; Hewitt et al., 2002), однако с возраста 12 недель начинала постепенно снижаться. К этому времени самки-матери обычно прекращают выкармливание детенышей молоком, и детеныши приобретают большую самостоятельность (Жевнеров, 1984; Мармазинская, 2008). Поскольку после перехода к самостоятельному питанию детеныши перестают использовать крики для того, чтобы требовать молоко от матери, сокращение длительности криков может отражать меньший уровень эмоционального возбуждения детенышей и изменение ситуативной приуроченности этих звуков (Никольский, 1984). Похожие данные были получены при изучении призывных криков детенышей лани – длительность криков возрастала до 8–11-недельного возраста и не различалась между самцами и самками (Torriani et al., 2006).

Доминантная частота и квартали энергетического спектра носовых звуков детенышей также почти не различались в звуках самцов и самок. Эти параметры звуков постепенно снижались с возрастом, однако их значения неожиданно резко возрастали в возрасте 24 недель. Имеющиеся на настоящий момент данные не позволяют объяснить этот результат.

Таким образом, только основная частота звуков прогрессивно снижалась по мере роста детенышей джейрана и увеличения их массы. Длительность и энергетические параметры носовых звуков нелинейно менялись по мере взросления. Скорее всего, изменения этих параметров звуков не были связаны напрямую с изменением морфологии вокального аппарата детенышей, а определялись другими причинами.

Основная частота носовых звуков самцов детенышей джейрана всегда была ниже, чем у самок сходного веса. Также, коэффициент половых различий в основной частоте носовых звуков детенышей джейрана в каждом из возрастов как минимум вдвое превышал соответствующие коэффициенты половых различий в массе тела и промерах шеи. В тех случаях, когда анализ не ограничивается рамками одной половозрастной группы, у млекопитающих основная частота звуков, как правило, связана с размерами гортани (Harries et al., 1997; Fitch, Hauser, 2002). Судя по различиям в значениях основной частоты между полами, у самцов детенышей джейрана по сравнению с самками гортань была гипертрофированно развита уже с рождения. Это согласуется с

данными по взрослым людям, для которых характерен ярко выраженный половой диморфизм в размерах гортани (Fitch, Hauser, 2002), и коэффициент половых различий в значениях основной частоты значительно превышает коэффициенты половых различий в весе и размерах тела (Rendall et al., 2005). О ранних половых различиях в размерах гортани у джейрана косвенно свидетельствуют также и наши морфологические данные — длина голосовых связок самцов превышала длину голосовых связок самки, хотя последняя была на четыре недели старше.

У взрослых джейранов внешние различия в размерах гортани самцов и самок очень ярко выражены и сопоставимы с теми, которые сообщаются для взрослых дзеренов. Поэтому можно ожидать, что, как и у дзерена, различия в размерах гортани и голосовых связок взрослых самцов и самок джейранов могут достигать двукратных величин (Frey, Riede, 2003; Frey et al., 2008). У детенышей джейрана уже в шестимесячном возрасте основная частота звуков самцов была на треть ниже, чем у самок. Можно ожидать, что половой диморфизм в размерах гортани и основной частоте звуков джейранов будет еще более усиливаться по мере взросления, особенно под действием половых гормонов в период полового созревания, который у джейранов приходится на возраст 8–10 месяцев (Гептнер и др., 1961; Жевнеров, 1984). Необходимо дальнейшее изучение вокального поведения и вокальной анатомии джейрана для прояснения этих вопросов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны всем сотрудникам Экоцентра “Джейран” Госкомприроды Узбекистана, особенно Э.Т. Юлдашеву и Н.Б. Джураеву, за огромную помощь в работе с животными. Мы благодарны В.А. Матросовой за помощь в сборе материала, М.Е. Гольцману за просмотр рукописи и ценные комментарии, А.В. Бушуеву за помощь с литературой, а также анонимному рецензенту за детальные и конструктивные критические замечания, которые помогли существенно улучшить рукопись статьи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00416).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бланк Д.А., 1985. Особенности социального и репродуктивного поведения джейрана (*Gazella subgutturosa*) в Илийской долине // Зоол. журн. Т. 64. № 7. С. 1059–1070.
- Богомолова Е.М., Курочкин Ю.А., Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы в коммуникативном поведении лося (*Alces alces*) // Зоол. журн. Т. 63. № 12. С. 1872–1882.
- Володин И.А., Володина Е.В., Ефремова К.О., 2009. Антилопа, кричащая через нос: структура звуков и влияние полового отбора на вокальное поведение у сайгака (*Saiga tatarica*) // Зоол. журн. Т. 88. № 1. С. 113–124.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 776 с.
- Жевнеров В.В., 1984. Джейран острова Барсакельмес. Алма-Ата: Наука. 145 с.
- Кодзасов С.В., Кривнова О.Ф., 2001. Общая фонетика. М.: Рос. гос. гуманитар. ун-т. 592 с.
- Мармазинская Н.В., 1996. Территориальное и маркировочное поведение джейрана *Gazella subgutturosa* (Artiodactyla, Bovidae) в Бухарском Экоцентре // Зоол. журн. Т. 75. № 11. С. 1737–1751. — 2000. Развитие социального поведения джейрана (*Gazella subgutturosa subgutturosa* Guldenstaedt, 1780) // Сохранение биоразнообразия на особо охраняемых территориях Узбекистана. Ташкент: Chinor ENK. С. 87–94. — 2008. Материнско-детские взаимоотношения джейрана *Gazella subgutturosa* Guldenstaedt, 1780 // Труды заповедников Узбекистана. Вып. 6. Ташкент: Госкомприрода Узбекистана. С. 84–102.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 197 с.
- Переладова О.Б., 1988. Акустическое поведение джейранов в питомнике // Коммуникативные механизмы регуляции популяционной структуры у млекопитающих. М.: Всесоюз. териол. об-во. С. 126–129.
- Переладова О.Б., Переладов С.В., 1986. Размножение джейранов в вольерах Сянт-Хасардагского заповедника // Охрана и перспективы восстановления численности джейрана в СССР. М.: ВНИИПрирода. С. 49–59.
- Рабинер Л.Р., Шафер Р.В., 1981. Цифровая обработка речевого сигнала. М.: Радио и связь. 495 с.
- Сапин М.Р. (ред.), 2001. Анатомия человека. Т. 1. М.: Медицина. 640 с.
- Сорокин В.Н., 1985. Теория речеобразования. М.: Радио и связь. 312 с.
- Фант Г., 1964. Акустическая теория речеобразования. М.: Наука. 284 с.
- Apicella C.L., Feinberg D.R., Marlowe F.W., 2007. Voice pitch predicts reproductive success in male hunter-gatherers // Biol. Lett. V. 3. P. 682–684.
- Charlton B.D., Reby D., McComb K., 2007. Female red deer prefer the roars of larger males // Biol. Lett. V. 3. P. 382–385.
- Couturier S., Cote S.D., Otto R.D., Weladji R.B., Huot J., 2009. Variation in calf body mass in migratory caribou: the role of habitat, climate, and movements // J. Mammal. V. 90. № 2. P. 442–452.
- Espmark Y., 1975. Individual characteristics in the calls of reindeer calves // Behaviour. V. 54. № 1–2. P. 50–59.
- Evans S., Neave N., Wakelin D., 2006. Relationships between vocal characteristics and body size and shape in human males: an evolutionary explanation for a deep male voice // Biol. Psychol. V. 72. P. 160–163.

- Fant G., 1993. Some problems in voice source analysis // *Speech Communicat.* V. 13. P. 7–22.
- Fitch W.T., Giedd J., 1999. Morphology and development of the human vocal tract: a study using magnetic resonance imaging // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 106. P. 1511–1522.
- Fitch W.T., Hauser M.D., 2002. Unpacking “honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals // *Acoustic communication*, Springer Handbook of auditory research. N.Y.: Springer. P. 65–137.
- Fitch W.T., Reby D., 2001. The descended larynx is not uniquely human // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 268. P. 1669–1675.
- Frey R., Gebler A., Olson K.A., Odonkhuu D., Fritsch G. et al., 2008. Mobile larynx in Mongolian gazelle: Retraction of the larynx during rutting barks in male Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) // *J. Morphol.* V. 269. P. 1223–1237.
- Frey R., Riede T., 2003. Sexual dimorphism of the larynx of the Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) // *Zool. Anz.* V. 242. P. 33–62.
- Fujimura O., Erickson D., 1997. Acoustic phonetics // *The handbook of phonetic sciences*. Oxford: Blackwell. P. 65–115.
- Güldenstaedt J.A., 1780. Antilope subgutturosa descripta // *Acta Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*. T. 11. Part 1 (1778). P. 251–274.
- Harries M.L.L., Walker J.M., Williams D.M., Hawkins S., Hughes I.A., 1997. Changes in the male voice at puberty // *Archives of Disease in Childhood*. V. 77. P. 445–447.
- Hauser M.D., 1996. *The evolution of communication*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. 760 p.
- Hewitt G., MacLarnon A., Jones K.E., 2002. The functions of laryngeal air sacs in primates: a new hypothesis // *Folia Primatol.* V. 73. P. 70–94.
- Kidjo N., Cargnelutti B., Charlton B.D., Wilson C., Reby D., 2008. Vocal behaviour in the endangered Corsican deer: description and phylogenetic implications // *Bioacoustics*. V. 18. P. 159–181.
- Kingswood S.C., Blank D.A., 1996. *Gazella subgutturosa* // *Mammalian Species*. № 518. P. 1–10.
- Lass N.J., Brown W.S., 1978. Correlational study of speakers heights, weights, body surface areas and speaking fundamental frequencies // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 63. P. 1218–1220.
- Lee S., Potamianos A., Narayanan S., 1999. Acoustics of children’s speech: Developmental changes of temporal and spectral parameters // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 105. № 3. P. 1455–1468.
- Lenhardt M.L., 1977. Vocal contour cues in maternal recognition of goat kids // *Appl. Anim. Ethol.* V. 3. P. 211–219.
- Lingle S., Rendall D., Pellis S.M., 2007. Altruism and recognition in the antipredator defence of deer: 1. Species and individual variation in fawn distress calls // *Animal Behaviour*. V. 73. P. 897–905.
- Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V., Babitsky A.F., 2007. Pups crying bass: vocal adaptation for avoidance of age-dependent predation risk in ground squirrels? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 62. № 2. P. 181–191.
- McElligott A.G., Birrer M., Vannoni E., 2006. Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies // *J. Zool.* V. 270. P. 340–345.
- Monsen R.B., Engebretson A.M., 1977. Studies of variations in the male and female glottal wave // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 62. P. 981–993.
- Owren M.J., Linker C.D., 1995. Some analysis methods that may be useful to acoustic primatologists // *Current topics in primate vocal communication*. N.Y.: Plenum Press. P. 1–27.
- Pfefferle D., Fischer J., 2006. Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons, *Papio hamadryas* // *Anim. Behav.* V. 72. № 1. P. 43–51.
- Reby D., Joachim J., Lauga J., Lek S., Aulagnier S., 1998. Individuality in the groans of fallow deer (*Dama dama*) backs // *J. Zool.* V. 245. № 1. P. 79–84.
- Reby D., McComb K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags // *Anim. Behav.* V. 65. № 3. P. 519–530.
- Reby D., McComb K., Cargnelutti B., Darwin C.J., Fitch W.T., Clutton-Brock T.H., 2005. Red deer stags use formants as assessment cues during intra-sexual agonistic interactions // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* V. 272. P. 941–947.
- Rendall D., Kollias S., Ney C., Lloyd P., 2005. Pitch (F0) and formant profiles of human vowels and vowel-like baboon grants: the role of vocalizer body size and voice-acoustic allometry // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 117. P. 944–955.
- Riede T., Zuberbühler K., 2003. Pulse register phonation in Diana monkey alarm calls // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 113. № 5. P. 2919–2926. – 2003a. The relationship between acoustic structure and semantic information in Diana monkey alarm vocalization // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 114. № 2. P. 1132–1142.
- Roers F., Murbe D., Sundberg J., 2009. Predicted singers’ vocal fold lengths and voice classification - a study of x-ray morphological measures // *J. Voice*. V. 23. № 4. P. 408–413.
- Searby A., Jouventin P., 2003. Mother-lamb acoustic recognition in sheep: a frequency coding // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* V. 270. P. 1765–1771.
- Specht R., 2006. Software tools for automatically detecting, measuring and classifying animal sounds // *Advances in Bioacoustics 2. Dissertationes Classis IV: Historia Naturalis. Slovenian Academy of Sciences and Arts (Ljubljana)*. V. 47. № 3. P. 177–184.
- Terrazas A., Serafin N., Hernandez H., Nowak R., Poindrón P., 2003. Early recognition of newborn goat kids by their mother: II. Auditory recognition and evidence of an individual acoustic signature in the neonate // *Dev. Psychobiol.* V. 43. P. 311–320.
- Titze I.R., 1994. *Principles of voice production*. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 354 p.

- Torriani M.V.G., Vannoni E., McElligott A.G.*, 2006. Mother-young recognition in an ungulate hider species: a unidirectional process // *Amer. Nat.* V. 168. № 3. P. 412–420.
- Vankova D., Malek J.*, 1997. Characteristics of the vocalizations of red deer *Cervus elaphus* hinds and calves // *Bioacoustics*. V. 7. № 4. P. 281–289.
- Vannoni E., McElligott A.G.*, 2007. Individual acoustic variations in fallow deer (*Dama dama*) common and harsh groans: a source-filter theory perspective // *Ethology*. V. 113. № 3. P. 223–234. — 2008. Low frequency groans indicate larger and more dominant fallow deer (*Dama dama*) males // *PLoS ONE*. V. 3. № 9. e3113.
- Weary D.M., Chua B.*, 2000. Effects of early separation on the dairy cow and calf: 1. Separation at 6 h, 1 day and 4 days after birth // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 69. P. 177–188.
- Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G.*, 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // *Bioacoustics*. V. 9. P. 171–196.

SEX AND AGE EFFECTS ON THE STRUCTURAL FEATURES OF NASAL CALLS AND BODY SIZE IN THE GOITRED GAZELLE (*GAZELLA SUBGUTTUROSA*, ARTIODACTYLA, BOVIDAE) CALVES

K. O. Efremova¹, I. A. Volodin^{1,2}, E. V. Volodina², R. Frey³, N. V. Soldatova⁴,
E. N. Lapshina¹, I. S. Makarov⁵, K. S. Gorbunov⁵

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

²*Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia*

³*Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research, Berlin D-10315, Germany*

⁴*Ecocenter "Djeiran", Bukhara, Republic of Uzbekistan*

⁵*Institute for Information Transmission Problems RAS, Moscow 127994, Russia*

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Goitred gazelle males as compared to conspecific females have a highly prominent larynx. However, the development of sex dimorphism in vocal apparatus and call traits has not yet been studied for this species. Structural shifts in the acoustic characteristics of nasal calls and in the body size of the goitred gazelle calves in the course of ontogenesis from birth to six month of age are described. The body mass and neck girths showed the linear increase with age. Consistently, the fundamental frequency of nasal calls decreased progressively with the body growth and body mass gain. At the same time, the duration and power parameters of nasal calls varied nonlinearly with age. Nasal calls of goitred gazelle's calves were much lower in the fundamental frequency (94 Hz in males and 118 Hz in females at the age of 2 weeks) than in juveniles of any other ungulate species of comparable size. In the goitred gazelle calves, the coefficients of sex differences in the fundamental frequency of nasal calls in the animals of each age exceeded as minimum twice the corresponding coefficients in body mass and neck girths. This fact suggests that the laryngeal hypertrophy in males develops already at their birth. The degree of sex differences in the nasal call fundamental frequency did not increase in the animals up to their 6-month age. The accelerated growth of male larynx as compared to those in females appears to start later, at the puberty stage, under the action of sex hormones.