



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

СИБИРЯКОВА Ольга Викторовна

**ВОКАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ МАТЬ-ДЕТЕНЫШ У ТРЕХ ВИДОВ
КОПЫТНЫХ: ДЖЕЙРАНА *Gazella subgutturosa*, САЙГАКА *Saiga tatarica*
И БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ *Cervus elaphus***

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

Москва

2018

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова.

Научный руководитель

доктор биологических наук,
доцент
Володин Илья Александрович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Рутовская Марина Владимировна
ФГБУН Институт проблем экологии и
эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
лаборатория изучения поведения и
поведенческой экологии млекопитающих

доктор биологических наук
Полетаева Инга Игоревна,
ФГБОУ ВПО Московский
государственный
университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет,
кафедра высшей нервной деятельности

кандидат биологических наук
Сморкачева Антонина Викторовна,
ФГБОУ ВПО Санкт-Петербургский
государственный университет,
биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных

Защита диссертации состоится « 26 » ноября 2018 г. в 15:30 на заседании диссертационного совета МГУ.03.07 Московского Государственного Университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д.27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/149103193/>

Автореферат разослан «___» _____ 2018 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Для копытных, как и для многих других млекопитающих, взаимное распознавание между матерью и детенышем, основанное на визуальных, ольфакторных и акустических ключах, критически важно для выживания детеныша (Крученкова, 2009; Nowak, 2006). При этом акустический канал связи играет важную роль в данном процессе. Тогда как обоняние поддерживает распознавание только на коротких дистанциях и используется матерями для подтверждения индивидуальной принадлежности детенышей перед началом кормления, акустические сигналы эффективны как на коротких, так и на дальних дистанциях (Searby, Jouventin, 2003; Nowak, 2006). Вокальное распознавание используется в нескольких важных ситуациях: для того, чтобы кормить только своего детеныша, для защиты от хищников, опасных для детеныша, но не опасных для матери, и для поддержания пространственной близости детеныша с матерью или стадом (Lingle et al., 2007a,b; Brandlova et al., 2013).

Взаимное узнавание по голосу между матерями и их детенышами основано на индивидуальных особенностях звуков, закодированных в их структуре. Однако многие копытные, как взрослые самки, так и дети, издают два типа контактных звуков - носовые и ротовые (Sebe et al., 2010; Volodin et al., 2011). Коммуникативная значимость контактных звуков разных типов не ясна, и только для детенышей джейрана было показано, что индивидуальные особенности лучше выражены в ротовых звуках по сравнению с носовыми. Вместе с тем, структура носовых и ротовых звуков значительно различается, т.к. носовой вокальный тракт всегда длиннее ротового и формантные частоты носовых звуков расположены ниже, чем в ротовых (Volodin et al., 2011). Кроме этого основная частота может несколько повышаться при переходе от кричания через нос к кричанию через рот даже в звуках одного животного (Володин и др., 2009a; Sebe et al., 2010; Volodin et al., 2011). Также до настоящего момента не ясны детали кодирования информации об индивидуальной принадлежности в звуках разной структуры. Имеются ли общие ключи к опознаванию родственной особи независимо от типа звука, либо животным приходится запоминать два набора признаков для двух типов звуков. Все это не позволяет делать обоснованных предположений о значимости носовых и ротовых контактных звуков в коммуникации между матерями и детенышами у копытных.

Кроме этого, на вокальную коммуникацию между матерью и детенышем может влиять стратегия избегания хищника детенышами в первые дни жизни. Первое время после рождения детеныши копытных лежат, затаившись в траве. Затем, окрепнув, они начинают следовать за матерью. Длительность фазы затаивания определяет стратегию избегания хищника (Fisher et al., 2002; Torriani et al., 2006). У видов с короткой фазой затаивания детеныши уже через несколько часов после рождения способны следовать за матерью и другими членами стада. При нападении хищника они убегают от него вместе со взрослыми животными. Это стратегия "следования", характерная для копытных "открытых" местообитаний - тундры, степей и пустынь. Для копытных, обитающих в "закрытых" лесных местообитаниях, позволяющих надежно спрятаться, характерна стратегия "затаивания", при которой переход к фазе следования отсрочен. В первые недели жизни детеныши лежат, затаившись, дожидаясь прихода матери и следующего кормления, и начинают следовать за ней в возрасте 2-4 недель. Различия в длительности фазы затаивания вероятно могут влиять на процесс взаимной коммуникации между матерью и детенышем. В первом случае и матери и детеныши должны очень быстро научиться распознавать знакомый голос в стаде, отличать его от голосов других животных. Во втором случае детеныши скорее должны запоминать голос матери, чем наоборот, поскольку самки могут пользоваться визуальными ключами для обнаружения места, где был оставлен детеныш. Кроме того, для самок менее рискованно обнаруживать свое присутствие, издавая звуки, чем для затаившегося детеныша. Однако, подробных исследований на большом спектре видов пока проведено не было.

Также на акустическую структуру звуков влияет возраст животного. С возрастом понижаются основная частота и формантные частоты вследствие увеличения размера голосовых связок и вокального тракта (Никольский, 2007; Matrosova et al., 2007; Efremova et al., 2011). Однако неясно, как эти процессы могут влиять на степень выраженности индивидуальных особенностей в звуках.

Таким образом, контактные звуки у копытных позволяют рассмотреть влияние разных факторов на структуру и использование звуков в коммуникации между матерью и детенышем: влияние способа звукопродукции (ротовые и носовые), возраста (детеныши и взрослые) и стратегии избегания хищника (следование и затаивание).

Цель и задачи исследования.

Цель исследования - изучение роли факторов, влияющих на вокальную изменчивость и индивидуальность в акустической коммуникации мать-детеныш у трех видов копытных.

Основные задачи исследования:

1. Проанализировать и сравнить структуру носовых и ротовых звуков детенышей и взрослых самок джейрана, сайгака и благородного оленя.

2. Оценить выраженность индивидуальных особенностей в носовых и ротовых звуках детенышей и взрослых самок джейрана, сайгака и благородного оленя.

3. Определить признаки, определяющие индивидуальность в носовых и ротовых звуках и одновременно в обоих типах звуков.

4. Оценить влияние степени дискомфорта на акустическую структуру и выраженность индивидуальных особенностей в ротовых звуках детенышей джейрана и сайгака.

5. Сделать заключение о коммуникативном значении носовых и ротовых контактных звуков у копытных с разной длительностью фазы затаивания у новорожденных детенышей.

Научная новизна. Впервые было проведено сравнение акустических параметров ротовых и носовых звуков в пределах одного звука при переключении с носовой на ротовую продукцию, что позволило объяснить наблюдаемые расхождения в основной частоте между ротовыми и носовыми звуками. Впервые обнаружены различия в путях вокального онтогенеза между подвидами одного вида у млекопитающих – у марала, подвида благородного оленя, обнаружен необычный онтогенез основной частоты, не снижающейся с возрастом. Впервые описано использование контактных звуков самцами копытных (у марала) и использование самками звуков, структурно сходных с гонными криками самцов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведено детальное описание акустической структуры звуков, используемых для коммуникации между матерью и детенышем у трех видов копытных. Описана акустическая структура двух типов контактных звуков взрослых самок и детенышей джейрана, двух популяций сайгака и двух подвигов благородного оленя. Выявлены общие для трех видов закономерности в значениях акустических параметров в разных типах звуков. Предложено объяснение расхождения теоретически предсказанных и полученных результатов по значениям основной частоты в ротовых и носовых звуках, выявившее значительное влияние эмоционального состояния на структуру звука. Предложено объяснение влияния структурных особенностей звуков на их функциональную роль. Проведено сравнение выраженности индивидуальных особенностей в ротовых и носовых контактных звуках взрослых самок и детенышей трех видов копытных, а также (для испанского подвида благородного оленя) проанализирована устойчивость индивидуальных признаков в звуках в течение двух лет.

Методология и методы исследования. Методической основой диссертационного исследования стал детальный биоакустический анализ, включающий запись звуков в полевых условиях, измерение структуры звуков и

статистическую обработку. Запись звуков (48 кГц, 16 бит) производилась при помощи профессиональной звукозаписывающей техники – цифрового магнитофона Zoom-H4 или Marantz-660 с конденсаторными микрофонами Sennheiser K6-ME64, Sennheiser K6-ME66 и AKG – 1000 от индивидуально распознаваемых животных, что позволило изучить особенности кодирования индивидуальности в звуках животных. Для записи вокализаций взрослых самок и детенышей сайгаков казахстанской популяции мы также использовали 3 автоматических звукозаписывающих устройства Song Meter SM2+, осуществляющих автоматическую запись звуков (22,05 кГц, 16 бит, стерео). Анализ полученных звуков производился при помощи профессиональных полуавтоматических компьютерных спектрографических программ Avisoft SASLab pro (Германия) и PRAAT (Нидерланды). Для детального описания структуры звуков был использован традиционный спектрографический анализ на основе алгоритма быстрого преобразования Фурье (FFT-анализ), позволяющий измерять параметры основной частоты, длительности и энергетические параметры спектра звука, а также анализ формантной структуры звука, основанный на алгоритме линейного предсказательного кодирования (LPC-анализ). Статистическая обработка полученных данных была произведена при помощи пакета программ STATISTICA, v. 8.0 и R v.3.0.1.

Положения, выносимые на защиту:

1. Ротовые и носовые контактные звуки изученных видов копытных различаются по своей акустической структуре и по степени выраженности индивидуальных особенностей, что может быть связано с их различными коммуникативными функциями и делает коммуникацию мать-детеныш у копытных более гибкой.

2. Возраст в большинстве случаев значительно влияет на акустическую структуру контактных звуков копытных, но не на степень выраженности индивидуальности. У благородного оленя существуют различия в вокальном онтогенезе основной частоты между подвидами, что представляет собой уникальный случай для млекопитающих.

3. Стратегия избегания хищников новорожденными детенышами копытных не влияет на степень индивидуализации звуков при коммуникации мать-детеныш.

4. Усиление дискомфорта влияет на акустическую структуру и снижает степень индивидуальности контактных звуков детенышей джейрана, но не сайгака, звуки которого всегда остаются высоко индивидуализированными, поскольку быстрый переход детенышей сайгака к фазе следования требует ускоренного развития индивидуальных особенностей в звуках.

Личный вклад автора. Соискатель лично принимал участие во всех этапах работы: планировании исследования, сборе данных в полевых условиях, статистической обработке данных, анализе и обобщении результатов, подготовке и публикации статей и докладов, представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обоснована достаточным объемом данных, воспроизводимостью результатов, использованием современных методов записи и анализа звуков, корректным применением статистических методов, критическим анализом результатов исследования и сопоставлением их с актуальными данными литературы по данной тематике.

Апробация работы. Результаты, полученные в диссертационном исследовании, были представлены в виде 9 устных докладов (6 на русском и 3 на английском языках) и 14 стендовых сообщений (5 на русском и 9 на английском языках) на 17 конференциях, в том числе на XX и XXII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2013, 2015); VI Всемирном Конгрессе мараловодов (Усть-Каменогорск, Казахстан, 2014); X съезде Всероссийского Териологического общества (Москва, 2016); Всероссийской научной конференции «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных»

(Пенза, 2016); VI Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2017); Международной конференции «Зоосоциология наземных позвоночных» (Ташкент, Узбекистан, 2018); 8th International Deer Biology Congress and International Wildlife Management Symposium (Harbin, Китай, 2014); 10th and 11th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife (Berlin, Германия, 2015, 2017); XXV and XXVI International Bioacoustics Congress (Murnau, Германия, 2015; Haridwar, Индия, 2017); 8th and 9th European Conference of Behavioural Biology (Vienna, Австрия, 2016; Liverpool, Великобритания, 2018); 22nd International Congress of Zoology (Okinawa, Япония, 2016); 12th International Mammalogical Congress (Perth, Австралия, 2017); 35th International Ethological Conference (Estoril, Португалия, 2017). Также материалы диссертации были апробированы на заседании кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова 27 апреля 2018 года.

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 печатная работа: 9 статей в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science, и 23 публикации в материалах и тезисах конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 182 страницах, содержит 22 таблицы и 37 рисунков и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты и обсуждение результатов (в трех главах), заключение, выводы, благодарности, публикации по теме диссертации, список литературы. Список литературы включает 148 источников, из которых 111 – на английском языке.

Благодарности. В первую очередь хочу выразить огромную благодарность моим научным руководителям - Илье Александровичу Володину и Елене Владимировне Володиной за неоценимую помощь на всех этапах работы, поддержку, вдохновение, понимание, безграничное терпение и бесценный опыт. Благодарю Людмилу Есиновну Кокшунову, предоставившую для обработки видеозаписи поведения самок и новорожденных детенышей сайгака. Благодарю Ксению Ефремову, Веру Матросову, Екатерину Лапшину, Светлану Гоголеву и Ольгу Голосову за сбор материала по джейрану и благородному оленю и помощь в его обработке, а также за ценные советы и поддержку. Благодарю Роланда Фрая за выполнение анатомических измерений и консультации. Выражаю глубокую признательность Томасу Ландете-Кастильос, Андреасу Гарсиа и сотрудникам экспериментальной оленьей фермы Университета Кастилии Ла-Манча, Николаю Романенко, Алексею Ермолаеву и сотрудникам Костромского мараловодческого комплекса, а также Наталье Солдатовой и сотрудникам Экоцентра "Джейран" за предоставленную возможность проведения исследования, помощь в сборе материала, информацию, бесценные советы и очень доброжелательное отношение. Я бесконечно благодарна своим родителям, Виктору Георгиевичу Сибирякову и Наталии Васильевне Сибиряковой, которые неустанно поддерживали меня и помогали во время работы над диссертационным исследованием. Также я искренне благодарна коллегам и друзьям, и всем, с кем мы вместе работали во время проведения этого исследования. Спасибо всем, кто так или иначе поддерживал меня, делился собственным опытом и вдохновлял.

Исследование поддержано грантом РНФ № 14-14-00237, грантом РФФИ № 12-04-00260а, а также грантом РФФИ №16-34-01230 мол_а.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Обзор литературы

В обзоре литературы описаны имеющиеся данные по вокальным взаимодействиям между матерью и детенышем у копытных, их роль и функции, способы вокальной продукции у млекопитающих, параметры звуков, кодирующие индивидуальную принадлежность в звуках копытных, влияние степени дискомфорта на акустические параметры звуков, а также биология видов, включенных в исследование.

ГЛАВА 2. Материал и методы исследования

Сбор данных для исследования осуществляли с 2002 по 2015 годы в пяти локалитетах: Экоцентр “Джейран”, Узбекистан (джейран, с 2008 по 2013 годы), экспериментальная оленья ферма Университета Кастилия-Ла Манча, Испания (испанский подвид благородного оленя, с 2011 по 2012 годы), Костромской мараловодческий комплекс, Россия (сибирский подвид благородного оленя, с 2013 по 2015 годы), Центр диких животных Республики Калмыкия, Россия (сайгак, 2002 год), Тургайская степь, Казахстан (сайгак, 2014 год). Общий объем собранного материала показан в таблице 1.

Таблица 1. Общий объем собранного материала.

| Виды животных | | Годы | Аудио- и видеозаписи | Количество особей | Количество измеренных звуков |
|-------------------|---------------------|-----------|----------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------|
| Джейран | | 2008-2013 | 39 ч. аудио-записей | 47 детенышей, 8 взрослых самок | 685 от детенышей, 184 от взрослых самок |
| Сайгак | Казахская популяция | 2014 | 200 ч аудио-записей | 63 детеныша, 39 взрослых самок | 550 от детенышей, 360 от взрослых самок |
| | Калмыцкая популяция | 2002 | 3 ч. видео-записей | 30 детенышей, 20 взрослых самок | 198 от детенышей, 315 от взрослых самок |
| Благородный олень | Испанский подвид | 2011-2012 | 30 ч. аудио-записей | 31 детеныш, 28 взрослых самок | 469 от детенышей, 801 от взрослых самок |
| | Марал | 2013-2015 | 15 ч. аудио-записей | 24 детеныша, 43 взрослые самки | 466 от детенышей, 412 от взрослых самок |
| Всего | | | 287 ч. аудио-записей | 148 детенышей, 130 взрослых самок | 1683 от детенышей, 1888 от взрослых самок |

Звуки записывали во время повседневной активности, при поиске самкой затаившегося детеныша и при поиске детенышем своей матери, при ожидании или во время кормления, во время рутинных зоотехнических процедур, при временной сепарации самок и детенышей, а также при отловах во время учетов численности.

Запись звуков (48 кГц, 16 бит) проводили с помощью профессиональных цифровых рекордеров Zoom-H4 или Marantz-PMD-660 и конденсаторных микрофонов AKG-C1000S, Sennheiser K6-ME64 и Sennheiser K6-ME66. В некоторых случаях аудиозапись сопровождалась параллельной видеозаписью кричащих животных. Для видеозаписи использовали цифровые видеокамеры Panasonic NV-GS250 или Panasonic NV-GS320. Для записи вокализаций взрослых самок и детенышей сайгаков казахстанской популяции мы также использовали 3 автоматических звукозаписывающих устройства Song Meter SM2+, осуществляющих автоматическую запись звуков (22.05 кГц, 16 бит, стерео). Аудио- и видеозаписи сайгака калмыцкой популяции были сделаны Л.Е. Кокшуновой на видеокамеру SONY CCD-TR640 с частотным ответом микрофона 20 Гц–20 кГц. Звуковые дорожки с видеозаписей были оцифрованы с частотой дискретизации 48 кГц и разрешением 16 бит.

Анализ структуры звуков был проведен в профессиональных полуавтоматических спектрографических программах Avisoft SASLab Pro (Германия) и PRAAT (Нидерланды). В анализ были включены звуки двух типов: ротовые, и носовые. Мы классифицировали звуки на носовые и ротовые, основываясь на видеоклипах, на которых мы могли видеть, был ли рот открыт во время крика, на комментариях исследователей, записывающих звуки, и на специфическом “назальном” звучании звуков, произведенных через нос (Volodin et al., 2011). Также для сайгака калмыцкой популяции мы включили в анализ носоротовые звуки, первая часть которых производилось через нос с закрытым ртом, а вторая через рот. Для акустического анализа мы выбирали звуки наилучшего качества, то есть без наложения звуков других животных, голоса человека и с незначительным шумом. При выборе звуков мы избегали брать звуки, идущие подряд в сериях, и стремились выбирать их максимально рассредоточено по всему массиву записи.

В звуках джейрана и сайгака мы измеряли 6 акустических параметров: длительность звука, основную частоту и частоты первых четырех формант (Рис. 1). Измерения длительности и основной частоты звуков проводили в программе Avisoft, величины первых четырех формантных частот измеряли в программе Praat с помощью алгоритма линейного предсказательного кодирования (LPC). Для расчета установок для LPC анализа были использованы средние величины длин вокального тракта отпрепарированных животных. Примерные значения формант были оценены на основе модели закрытой с одного конца равномерной трубки (Fitch, Reby, 2001). Дополнительно в звуках взрослых самок джейранов и в звуках взрослых самок и детенышей сайгаков казахстанской популяции в программе Avisoft в суммарном энергетическом спектре каждого звука были измерены значения доминантной частоты (f_{peak}) и нижней, средней и верхней квартилей энергетического спектра (q_{25} , q_{50} и q_{75}), которые покрывают соответственно 25%, 50% и 75% энергии спектра звука.

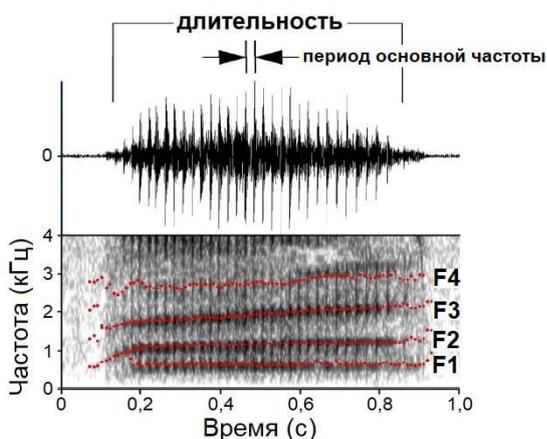


Рис. 1. Измерения акустических параметров на осциллограмме (вверху) и спектрограмме (внизу) ротового звука взрослой самки сайгака: длительность, период основной частоты и треки первых четырех формант (F1 - F4). Установки LPC-анализа: анализ Бурга, временное окно 0,04 с, временной шаг 0,01 с, максимальное число формант 4, анализируемый частотный диапазон 3200 Гц.

В звуках благородного оленя было измерено 13 акустических параметров: 2 временных параметра, 6 параметров основной частоты (f_0) и 5 энергетических параметров (Рис. 2). Длительность всего звука ($durat$), длительность от начала звука до момента набора максимальной основной частоты ($dur-to-max$), начальная (f_0beg), максимальная (f_0max) и конечная (f_0end) основные частоты были измерены в программе Avisoft. В программе Praat были измерены минимальная (f_0min), максимальная (f_0max), средняя (f_0mean) основная частота и глубина частотной модуляции (Δf_0). Энергетические параметры (значения доминантной частоты (f_{peak}) и нижней, средней и верхней квартилей энергетического спектра (q_{25} , q_{50} и q_{75}) были измерены в программе Avisoft. Для построения энергетического спектра выбирали 50-100 мс участок звука в районе максимального значения основной частоты. В звуках благородного оленя мы не анализировали формантные частоты, так как они могут быть измерены только в низкочастотных звуках с

близкорасположенными гармониками, либо в шумовых звуках, в которых энергия распределяется по всему спектру звука (Taylor, Reby, 2010; Frey et. al., 2012; Volodin et. al., 2015).

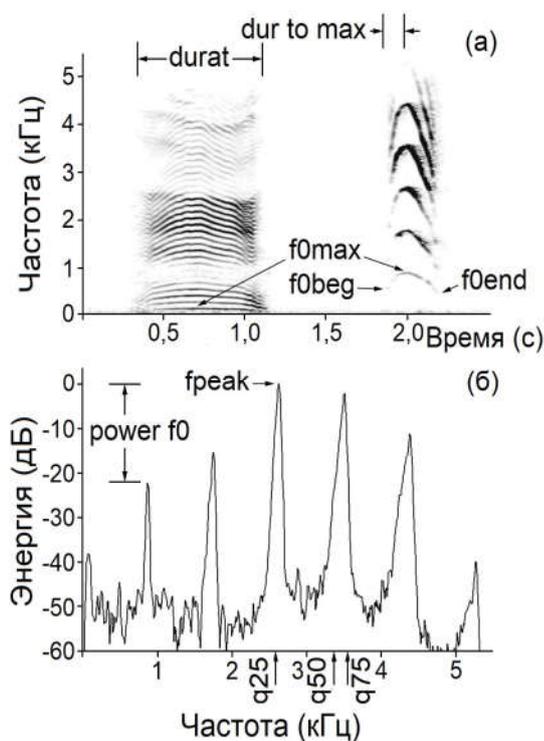


Рис. 2. (а) Измерения акустических параметров на спектрограмме носового звука взрослой самки (слева) и ротового звука детеныша (справа) благородного оленя испанского подвида: начальная ($f_{0\text{beg}}$), максимальная ($f_{0\text{max}}$) и конечная ($f_{0\text{end}}$) основная частота, длительность (durat) и длительность до достижения максимальной основной частоты (dur-to-max). (б) Измерения на энергетическом спектре 50 мс фрагмента звука детеныша: доминантная частота (f_{peak}), нижняя (q_{25}), средняя (q_{50}) и верхняя (q_{75}) квантили энергетического спектра, разница в энергии между основной частотой и доминантной частотой (power-f0). Установки для построения спектрограмм: частота дискретизации 11,025 кГц, окно Хемминга, длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT) 1024 точек, перекрытие по частотной оси (frame) 50%, перекрытие по временной оси (overlap) 96,87%.

Все статистические анализы были выполнены в программе STATISTICA, v. 8.0 и R v.3.0.1. Средние величины приведены как $\text{среднее} \pm \text{SD}$, различия принимали достоверными при $p < 0,05$. Во всех случаях, где было возможно, применяли параметрические тесты. Влияние различных факторов на структуру звуков оценивали с помощью дисперсионного анализа: дисперсионного анализа повторных измерений (*repeated measures ANOVA*), однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа (*one-way ANOVA* и *two-way ANOVA*), с пост-хок тестом Tukey. Для сравнения парных выборок использовали t -критерий Стьюдента. Для оценки выраженности индивидуальных особенностей использовали стандартную процедуру дискриминантного анализа для расчета величины правильного причисления звуков к особи. Для оценки относительного вклада каждого параметра в дискриминацию звуков оценивали величину лямбды Уилкса (Wilks' Lambda). Сравнение средних величин правильного причисления проводили с помощью $2 \times 2 \chi^2$ теста, сравнение процентов правильного причисления звуков разных типов к конкретным особям проводили по критерию Вилкоксона для сопряженных рядов. Для оценки результатов дискриминантного анализа, для каждого вида и для каждой возрастной группы при помощи процедуры рандомизации в программе R была рассчитана случайная величина правильного причисления (Solow, 1990).

ГЛАВА 3. Акустическая структура контактных звуков взрослых самок и детенышей

В данной главе проведено подробное описание акустической структуры двух типов контактных звуков (ротовых и носовых) взрослых самок и детенышей для оценки влияния способа продукции звука и размера животного на акустическую структуру. Для джейрана в анализ были включены 253 ротовых и 135 носовых звуков от 21 детеныша и 33 ротовых и 151 носовой звук от 8 взрослых самок. Для сайгака калмыцкой популяции в анализ были включены 158 носовых, 95 ротовых и 62

носороговых звука от 20 самок и 11 носовых, 168 ротовых и 19 носороговых звуков от 30 новорожденных детенышей. Для сайгака казахстанской популяции было проанализировано 168 носовых звука от 18 взрослых самок и 192 ротовых звука от 21 взрослой самки и 197 ротовых звуков от 22 детенышей и 78 носовых звуков от 16 детенышей. Для испанского подвида благородного оленя в анализ были включены 354 ротовых и 447 носовых звуков от 28 взрослых самок и 281 ротовых и 188 носовых звуков от 31 детеныша. Для марала мы включили в анализ 288 ротовых (71 звук от 10 детенышей, 195 звуков от 28 взрослых самок и 22 звука от 3 взрослых самцов) и 155 носовых звуков (49 звуков от 10 детенышей, 83 звука от 17 взрослых самок и 23 звука от 4 взрослых самцов).

Основная частота носовых и ротовых звуков

В большинстве случаев – у взрослых самок и новорожденных детенышей джейрана, взрослых самок и новорожденных детенышей сайгака калмыцкой популяции, у детенышей испанского благородного оленя и у взрослых самок и детенышей марала, средняя и максимальная основная частота были ниже в носовых, чем в ротовых звуках (Рис. 3, 4). Исключением стали взрослые самки испанского благородного оленя и взрослые самки и детеныши сайгака казахстанской популяции, у которых средняя основная частота носовых и ротовых звуков не различались (Рис. 3, 4). При сравнении основной частоты внутри носорогового звука, в котором происходит переключение с продукции звука через нос на продукцию через рот, проведенном дополнительно для самок и детенышей сайгака, мы обнаружили, что основная частота не различается между носовыми и ротовыми частями внутри звука ни у взрослых самок, ни у детенышей (Рис. 3), что хорошо согласуется с теорией источника-фильтра, постулирующей независимость источника (голосовых связок, определяющих основную частоту звука) и фильтра (вокального тракта, определяющего формантные частоты звука) для млекопитающих (Фант, 1964; Titze, 1994; Taylor, Reby, 2010). Более высокая основная частота ротовых звуков, по сравнению с носовыми, может быть результатом более высокого эмоционального возбуждения животных в течение продукции ротовых звуков. Повышение основной частоты при повышении уровня возбуждения животного представляет собой общий феномен для млекопитающих (обзоры: Володин и др., 2009б; Briefer, 2012) и, в частности, для ротовых звуков копытных (Charlton, Reby, 2011; Lingle et al., 2012).

Также мы изучили влияние размера и возраста на основную частоту. Основная частота была выше в звуках детенышей по сравнению со звуками взрослых самок ($p < 0,001$ для всех случаев, дисперсионный анализ) у всех исследованных видов за исключением марала. Снижение основной частоты с возрастом связано с ростом голосовых связок по мере взросления и наблюдается у большинства видов млекопитающих (Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002; Riede, Brown, 2013). Однако у марала мы обнаружили специфический онтогенез основной частоты, не снижающейся с возрастом, в отличие от испанского благородного оленя, для которого характерно снижение основной частоты звуков с возрастом. Таким образом мы впервые показали, что разные онтогенетические траектории основной частоты возможны в пределах одного вида млекопитающих.

Также у марала мы обнаружили, что взрослые самцы тоже способны издавать контактные звуки, хотя ранее контактные звуки были описаны только для взрослых самок и детенышей. При этом средняя и максимальная основная частота контактных звуков взрослых самцов, взрослых самок и детенышей не различалась (Рис. 5).

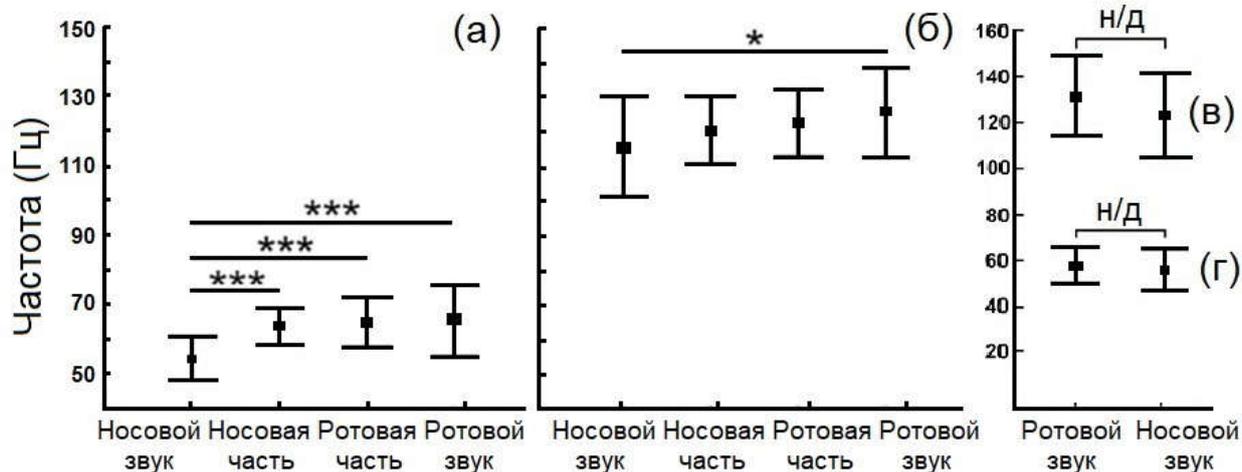


Рис. 3 Средняя основная частота носовых звуков, носовых и ротовых частей носоротовых звуков и ротовых звуков взрослых самок (а) и детенышей (б) сайгака калмыцкой популяции и ротовых и носовых звуков детенышей (в) и взрослых самок (г) сайгака казахстанской популяции. Центральные точки соответствуют средним значениям, усы - SD. н/д - нет достоверных различий; * - $p < 0,05$; *** - $p < 0,001$, пост-хок тест Tukey.

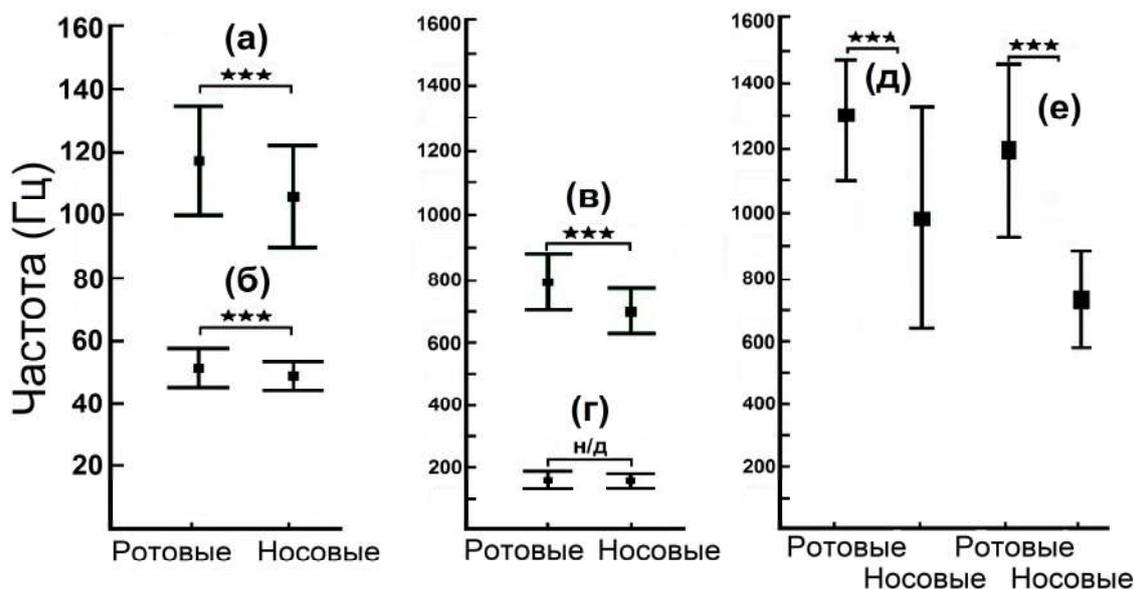


Рис. 4. Средняя основная частота носовых и ротовых звуков детенышей (а) и взрослых самок (б) джейрана, детенышей (в) и взрослых самок (г) испанского подвида благородного оленя и детенышей (д) и взрослых самок (е) марала. Центральные точки соответствуют средним значениям, усы - SD. н/д - нет достоверных различий; *** - $p < 0,001$, пост-хок тест Tukey.

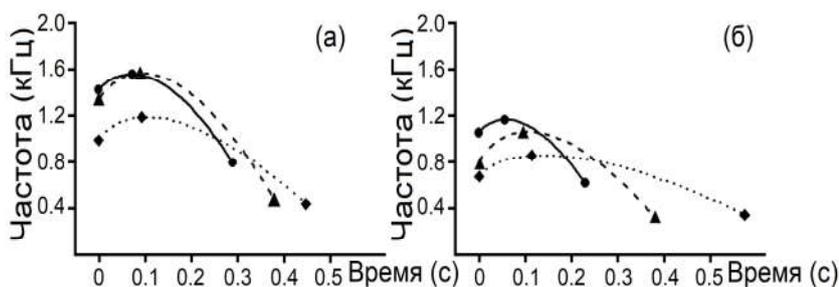


Рис. 5. Контуры основной частоты (а) ротовых и (б) носовых контактных звуков марала. Сплошные линии с кружками обозначают звуки детенышей, пунктирные линии с треугольниками – звуки взрослых самок, точечные линии с ромбиками – звуки взрослых самцов. Кружки, треугольники и ромбики обозначают положение начальной, максимальной и конечной основной частоты звука.

Кружки, треугольники и ромбики обозначают положение начальной, максимальной и конечной основной частоты звука.

Формантные частоты носовых и ротовых звуков

Мы рассчитали средние значения первых четырех формант для сайгаков и джейранов по двум возрастам (мать и детеныш) и по двум типам звуков (ротовые и носовые), и рассчитали и провели линию регрессии через полученные четыре значения для каждого животного, возраста и типа звука. Также мы рассчитали формантную дисперсию (dF), то есть среднее расстояние между соседними формантами, с помощью модели равномерной трубки, замкнутой с одного конца, по методу Reby и McComb (2003).

Формантные частоты были достоверно выше в ротовых по сравнению с носовыми звуками, а также в ротовых частях носоротовых звуков по сравнению с носовыми частями ($p < 0,001$ для всех случаев, дисперсионный анализ). Это полностью согласуется с теорией источника-фильтра, согласно которой более короткий вокальный тракт приводит к более высоким значениям формантных частот, так как формантные частоты связаны обратной зависимостью с длиной вокального тракта (Фант, 1964; Titze, 1994; Володин и др., 2009a; Taylor, Reby, 2010; Ефремова и др., 2011). Соответственно, в носоротовых звуках взрослых самок и детенышей сайгака форманты носовой и ротовой частей были неотличимы от соответствующих формант носовых и ротовых звуков. Результаты сравнения формантных частот звуков взрослых самок и детенышей также полностью соответствовали предсказаниям теории источника-фильтра: взрослые самки, обладающие более длинным вокальным трактом, издавали звуки с более низкими формантами, чем детеныши, обладающие более коротким вокальным трактом ($p < 0,001$ для всех случаев, дисперсионный анализ) (Рис. 6).

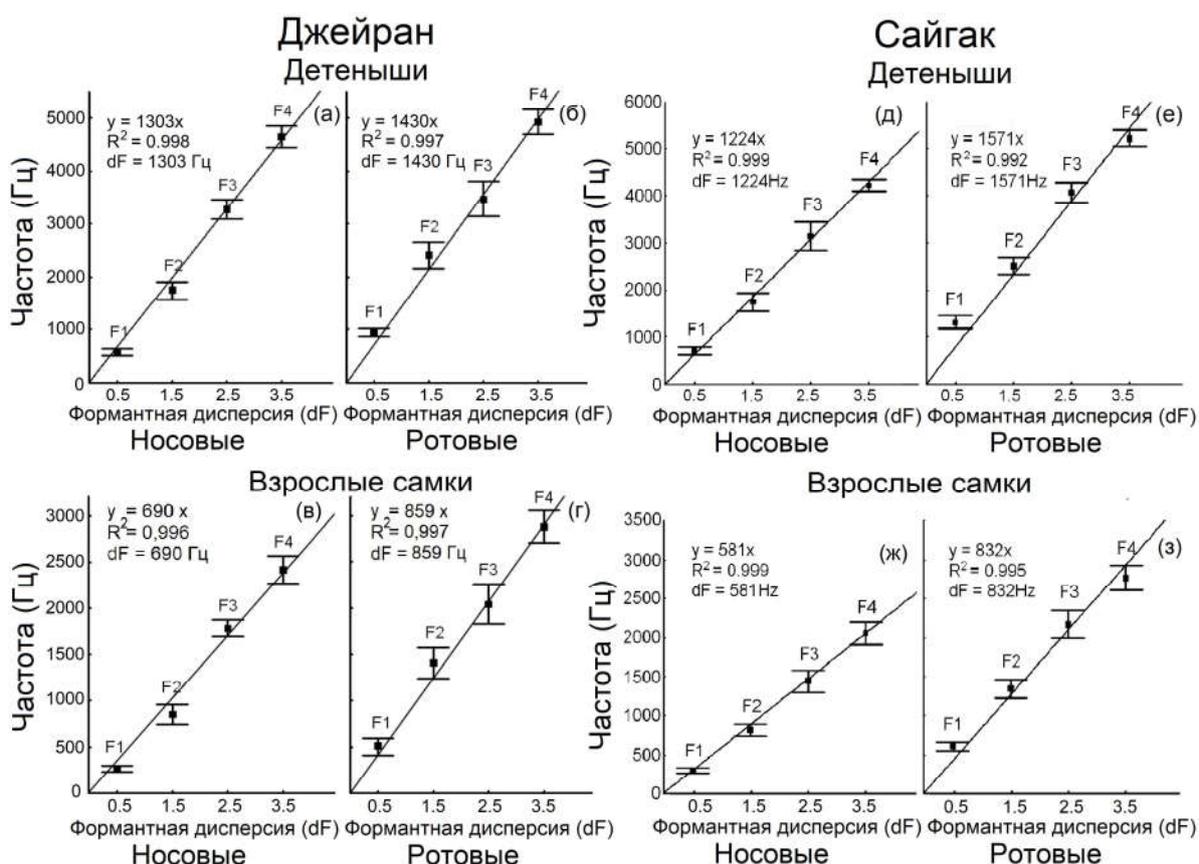


Рис. 6. Оценка формантной дисперсии (dF) в носовых (а) и ротовых (б) звуках детенышей и в носовых (в) и в ротовых (г) звуках взрослых самок джейрана и в носовых (д) и ротовых (е) звуках детенышей и в носовых (ж) и в ротовых (з) звуках взрослых самок сайгака казахстанской популяции с использованием линейной регрессии. Центральные точки соответствуют средним значениям первых четырех формант (F1-F4), усы - SD.

Хотя модель вокального тракта как равномерной трубки широко применяется в биоакустических исследованиях, реальные формы вокальных трактов млекопитающих сильно отклоняются от равномерной модели (например, Riede et al., 2005; Frey et al., 2007; Gamba et al., 2012; Frey, Riede, 2013). Мы обнаружили, что и в ротовых, и в носовых звуках джейранов и сайгаков расстояние между соседними формантами было неодинаковым (Рис. 7). Это указывает на то, что внутренний диаметр вокального тракта этих видов не одинаков на всем протяжении и меняется с возрастом.

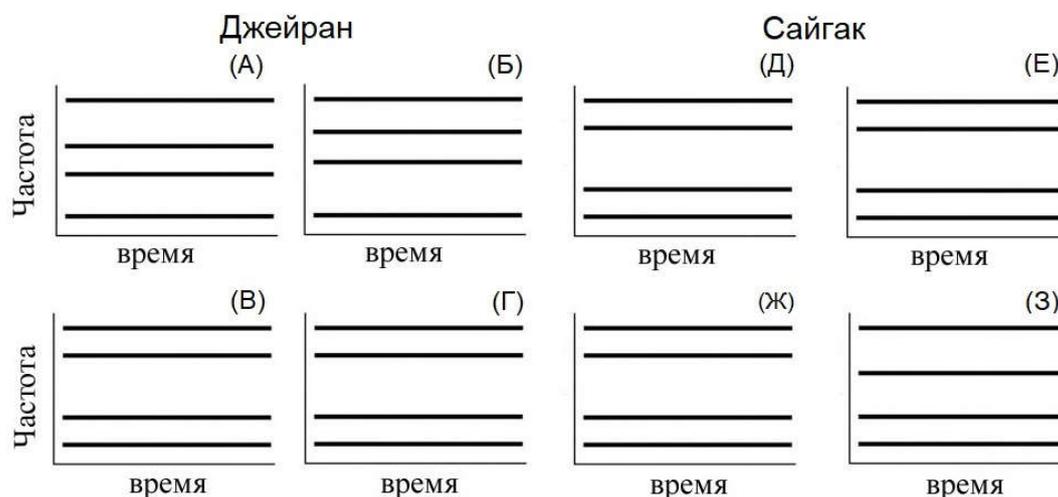


Рис. 7. Схематическое представление формантных паттернов в звуках: ротовые звуки детенышей (А) и взрослых самок (Б) джейрана, носовые звуки детенышей (В) и взрослых самок (Г) джейрана, ротовые звуки детенышей (Д) и взрослых самок (Е) сайгака, носовые звуки детенышей (Ж) и взрослых самок (З) сайгака. Полосы показывают взаимное положение первых четырех формант.

Длительность и энергетические параметры носовых и ротовых звуков

В большинстве случаев (у взрослых самок и детенышей джейрана и сайгака обеих популяций и у детенышей испанского подвида благородного оленя) длительность ротовых звуков была больше, чем носовых (Таблица 2). Тип звукопродукции (ротовой или носовой) также влиял на энергетические параметры звуков (Таблица 3). Более чем в половине случаев (в звуках детенышей и взрослых самок сайгака казахстанской популяции и детенышей, и взрослых самок оленя испанского подвида) доминантная частота и две нижние энергетические квартили были выше в ротовых звуках по сравнению с носовыми. Большая длительность и более высокие значения энергетических параметров могут быть результатом более высокого эмоционального возбуждения животных (Volodin et al., 2011), так как ротовые звуки как правило издаются в ситуациях длительной потери контакта между матерью и детенышем, голода или схватывания детеныша хищником (Lingle et al., 2012).

Возраст влиял на длительность звуков лишь в половине случаев, но всегда однонаправленно: звуки взрослых животных были более длительными, чем звуки детенышей (Таблица 2). Вокализации копытных производятся на выдохе, поэтому длительность каждого звука зависит от объема воздуха, который может выдохнуть животное за один раз и, следовательно, от объема легких (Fitch, Hauser, 2002). Объем легких увеличивается с ростом размера тела и у взрослых животных он больше, чем у детенышей, поэтому взрослые особи могут продуцировать более длинные звуки.

Энергетические параметры звуков (доминантная частота) были ниже у взрослых самок по сравнению со звуками детенышей во всех шести сравнениях (для ротовых и носовых звуков сайгака казахстанской популяции, оленя испанского

подвида и марала) (Таблица 3). Энергетические квартили были ниже в звуках взрослых самок в трех из шести случаев (в ротовых звуках сайгака казахстанской популяции и в ротовых и носовых звуках благородного оленя испанского подвида) ($p < 0,001$ для всех случаев, дисперсионный анализ). Это может быть связано с тем, что звуки взрослых животных (за исключением марала) в целом ниже по частотам, чем звуки детенышей, поэтому доминантная частота и три энергетические квартили сдвигаются в более низкие частотные области.

Таблица 2. Длительность (средние \pm SD, с) ротовых и носовых звуков и результаты сравнения с помощью дисперсионного анализа.

| Виды животных | | Джейран | Сайгак | | Благородный олень | |
|-------------------|-----------|---------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|------------------------------|
| | | | Калмыцкая популяция | Казахская популяция | Испанский подвид | Марал |
| Детеныши | Ротовые | 0,45 \pm 0,15 | 0,50 \pm 0,17 | 0,74 \pm 0,20 | 0,26 \pm 0,08 | 0,29 \pm 0,10 |
| | Носовые | 0,19 \pm 0,05 | 0,37 \pm 0,14 | 0,38 \pm 0,17 | 0,23 \pm 0,04 | 0,23 \pm 0,06 |
| | Сравнение | $F_{1,20}=75,53$ $p<0,001$ | $F_{3,194}=10,16$ $p<0,001$ | $F_{1,36}=37,92$ $p<0,001$ | $F_{1,30}=9,79$ $p=0,004$ | $F_{1,65}=0,37$ $p=0,55$ |
| Взрослые самки | Ротовые | 0,51 \pm 0,16 | 0,55 \pm 0,17 | 0,71 \pm 0,13 | 0,76 \pm 0,24 | 0,38 \pm 0,12 |
| | Носовые | 0,26 \pm 0,09 | 0,45 \pm 0,16 | 0,53 \pm 0,16 | 0,79 \pm 0,25 | 0,38 \pm 0,14 |
| | Сравнение | $F_{1,175}=148,14$ $p<0,001$ | $F_{3,311}=12,27$ $p<0,001$ | $F_{1,37}=14,30$ $p<0,001$ | $F_{1,27}=0,69$ $p=0,414$ | $F_{1,65}=0,37$ $p=0,55$ |
| Сравнение ротовых | | $F_{1,23}=0,31$ $p=0,58$ | $F_{1,261}=5,21$ $p=0,02$ | $F_{1,41}=0,67$, $p=0,42$ | $F_{1,57}=122,2$ $p<0,001$ | $F_{2,65}=11,9$ $p<0,001$ |
| Сравнение носовых | | $F_{1,27}=8,32$ $p<0,001$ | $F_{1,167}=741,4$ $p=0,08$ | $F_{1,32}=7,58$ $p<0,001$ | $F_{1,57}=144,41$ $p<0,001$ | $F_{2,65}=11,9$ $p<0,001$ |

Таблица 3. Доминантная частота (средние \pm SD, Гц) ротовых и носовых звуков и результаты сравнения с помощью дисперсионного анализа.

| Виды животных | | Джейран | Сайгак | | Благородный олень | |
|-------------------|-----------|--------------------------------|---------------------|---------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|
| | | | Калмыцкая популяция | Казахская популяция | Испанский подвид | Марал |
| Детеныши | Ротовые | Нет данных | Нет данных | 2305 \pm 1334 | 2973 \pm 684 | 2,55 \pm 0,60 |
| | Носовые | Нет данных | Нет данных | 481 \pm 176 | 2289 \pm 948 | 2,21 \pm 0,54 |
| | Сравнение | Нет данных | Нет данных | $F_{1,36}=29,32$, $p<0,001$ | $F_{1,30}=19,39$, $p<0,001$ | $F_{1,66}=1,59$ $p=0,21$ |
| Взрослые самки | Ротовые | 278 \pm 167 | Нет данных | 749 \pm 574 | 1418 \pm 555 | 1,78 \pm 0,45 |
| | Носовые | 408 \pm 702 | Нет данных | 279 \pm 364 | 1060 \pm 568 | 2,01 \pm 0,72 |
| | Сравнение | $F_{1,175}=2,87$, $p=0,09$ | Нет данных | $F_{1,37}=8,97$, $p<0,005$ | $F_{1,27}=12,82$, $p=0,001$ | $F_{1,66}=1,59$ $p=0,21$ |
| Сравнение ротовых | | Нет данных | Нет данных | $F_{1,141}=24,28$ $p<0,001$ | $F_{1,57}=90,57$, $p<0,001$ | $F_{2,66}=6,79$ $p=0,02$ |
| Сравнение носовых | | Нет данных | Нет данных | $F_{1,32}=4,09$, $p=0,05$ | $F_{1,57}=35,48$, $p<0,001$ | $F_{2,66}=6,79$ $p=0,02$ |

ГЛАВА 4. Признаки индивидуальности в контактных звуках

Взаимное вокальное распознавание между матерью и детенышем формируется у копытных в течение первых дней и даже часов жизни детеныша (Terrazas et al., 2003; Sebe et al., 2007). В его основе лежат индивидуальные признаки контактных звуков, которые определяются особенностями их акустической структуры. В данной главе рассмотрена степень выраженности индивидуальных особенностей в контактных звуках взрослых самок и детенышей, а также проведен анализ влияния на нее типа звука (ротовые и носовые), возраста (взрослые самки и детеныши), стратегии избегания хищника детенышами в первые дни жизни (следование и затаивание) и времени (устойчивость индивидуальных особенностей в звуках в течение нескольких лет).

Выраженность индивидуальных особенностей в ротовых и носовых звуках

Для джейрана было проанализировано 116 ротовых и 99 носовых звуков от 12 детенышей. Для сайгака казахстанской популяции было проанализировано 168 носовых звуков от 18 взрослых самок и 192 ротовых звука от 21 взрослой самки. Для испанского подвида благородного оленя было проанализировано 212 носовых и 209 ротовых звуков от 22 взрослых самок и 134 носовых и 149 ротовых звуков от 17 детенышей.

Мы смогли проанализировать влияние типа звука на выраженность индивидуальных признаков у детенышей джейрана, взрослых самок сайгака казахстанской популяции и детенышей и взрослых самок испанского подвида благородного оленя. Во всех случаях звуки были высоко индивидуализированы – процент правильного причисления, рассчитанный при помощи дискриминантного анализа, всегда превышал случайную величину, даже при совместном анализе ротовых и носовых звуков (Рис. 8). Также у всех исследованных видов, за исключением детенышей испанского благородного оленя, величина правильной классификации звука к особи была достоверно выше для ротовых звуков по сравнению с носовыми (Рис. 8). Ключи к индивидуальности, то есть акустические параметры, вносящие наибольший вклад в классификацию звуков к особи, совпадали для ротовых и носовых звуков: у джейрана и сайгака ими были основная частота и величина третьей форманты, а у благородного оленя, как детенышей, так и взрослых самок – основная частота и длительность.

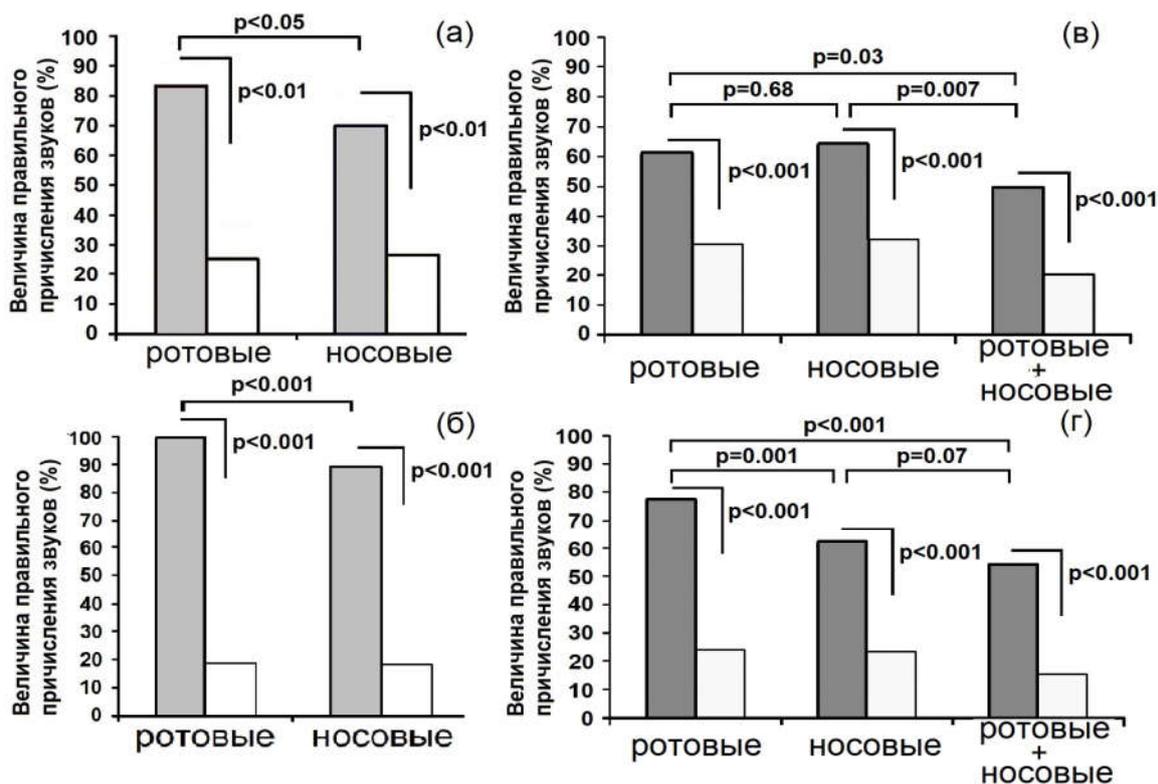


Рис. 8. Величина правильного причисления к особи ротовых и носовых звуков (а) детенышей джейрана, (б) взрослых самок сайгака казахстанской популяции, (в) детенышей и (г) взрослых самок испанского подвида благородного оленя, рассчитанная с помощью дискриминантного анализа. Серые столбики показывают значения, полученные с помощью дискриминантного анализа, белые столбики – случайные значения, рассчитанные при помощи процедуры рандомизации. Сравнения величин правильного причисления сделаны при помощи χ^2 теста (скобки сверху), сравнения рассчитанных и случайных величин сделаны на основе пермутационного теста (угловые скобки).

Сравнение индивидуальных особенностей в звуках взрослых самок и детенышей

Для джейрана было проанализировано 66 носовых звуков от 7 детенышей и 65 носовых звуков от 7 взрослых самок. Для сайгака было проанализировано 192 ротовых звука от 21 взрослой самки и 197 ротовых звуков от 22 детенышей. Для благородного оленя испанского подвида было проанализировано 170 носовых и 168 ротовых звуков от 17 взрослых самок и 134 носовых и 149 ротовых звуков от 17 детенышей. Для марала было проанализировано 134 ротовых звука от 9 взрослых самок и 129 ротовых звуков от 9 детенышей.

Никакой закономерности во влиянии возраста на степень выраженности индивидуальных особенностей в звуках выявить не удалось: в двух из пяти случаев (ротовые звуки сайгака казахстанской популяции и ротовые звуки благородного оленя испанского подвида) индивидуальность была лучше выражена в звуках взрослых самок, в одном случае (носовые звуки джейрана) – в звуках детенышей и в двух случаях (носовые звуки благородного оленя испанского подвида и ротовые звуки марала) достоверных различий между взрослыми самками и детенышами по степени выраженности индивидуальности в звуках обнаружено не было (Рис. 9). У детенышей и взрослых самок индивидуальные особенности звуков кодировались сходными акустическими параметрами – длительность и величины второй и четвертой формант в носовых звуках джейрана, длительность и величины второй и третьей формант у сайгака казахстанской популяции, основная частота и длительность в звуках испанского подвида благородного оленя, длительность и основная частота в звуках марала.

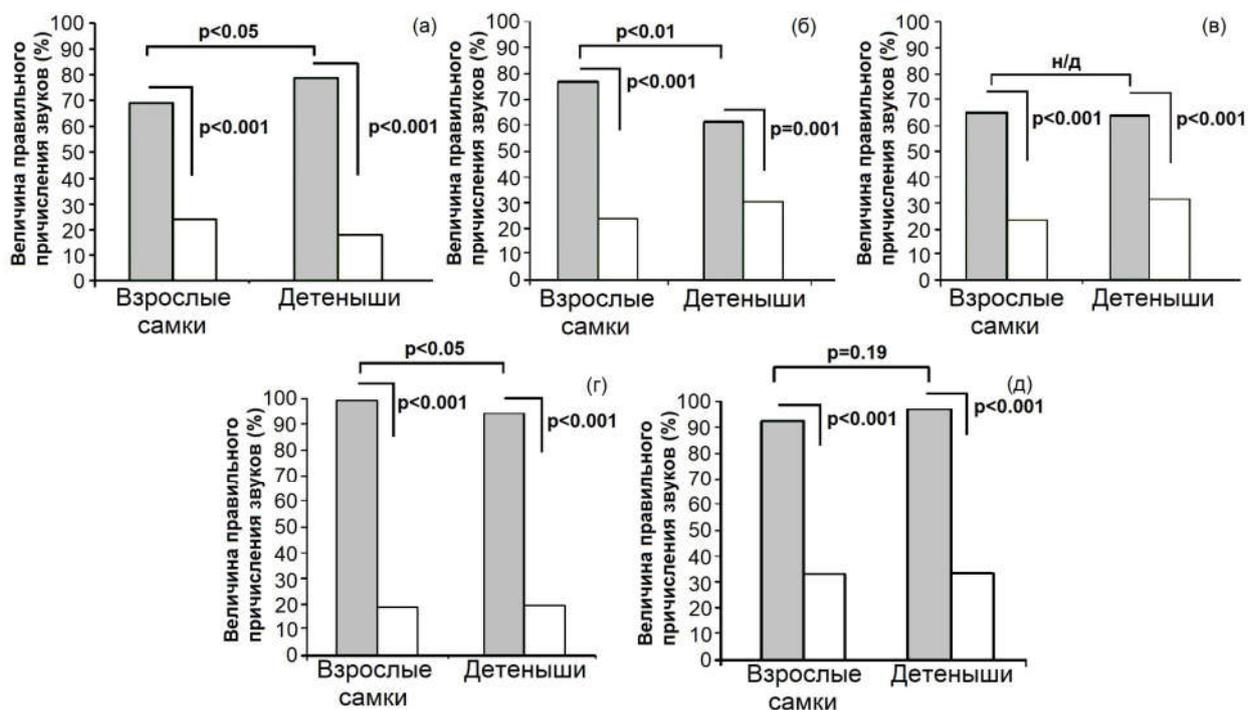


Рис. 9. Величина правильного причисления к особи (а) носовых звуков взрослых самок и детенышей джейрана, (б) ротовых и (в) носовых звуков взрослых самок и детенышей испанского подвида благородного оленя, (г) ротовых звуков взрослых самок и детенышей сайгака казахстанской популяции, (д) ротовых звуков взрослых самок и детенышей марала, рассчитанная с помощью дискриминантного анализа (DFA). Серые столбики показывают значения, полученные с помощью дискриминантного анализа, белые столбики – случайные значения, рассчитанные при помощи процедуры рандомизации. Сравнения величин правильного причисления сделаны при помощи χ^2 теста (скобки сверху), сравнения рассчитанных и случайных величин сделаны на основе пермутационного теста (угловые скобки).

Устойчивость индивидуальных особенностей в звуках

Так как записи звуков взрослых самок благородного оленя испанского подвида мы проводили в течение двух лет (2011 и 2012), у нас была возможность проанализировать устойчивость индивидуальных особенностей в звуках. В анализ были включены 65 ротовых звуков 2011 года и 57 ротовых звуков 2012 года от 5 взрослых самок и 125 носовых звуков 2011 года и 121 носовой звук 2012 года от 9 взрослых самок.

Звуки, записанные в разные годы, были высоко индивидуализированны, средний процент правильного причисления звуков 2011 года и 2012 года превышал случайную величину. Однако дискриминантный анализ звуков, записанных в 2012 году по классификационным матрицам, созданным для звуков 2011 года, показал сильное снижение процента правильного причисления звуков к особи до уровня случайных величин как в ротовых, так и в носовых звуках (Рис. 10). Таким образом, у взрослых самок испанского подвида благородного оленя звуки остаются высокоиндивидуализированными из года в год, но значения акустических параметров, кодирующих индивидуальность, изменяются в течение года.

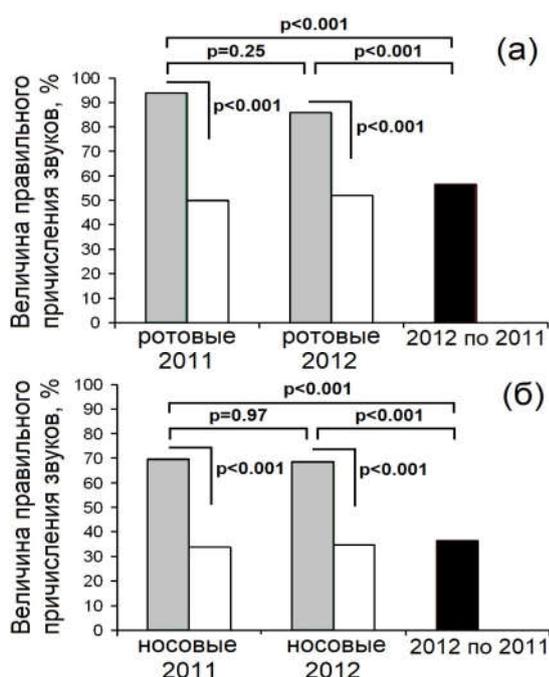


Рис. 10. Результаты дискриминантного анализа ротовых (а) и носовых (б) звуков взрослых самок испанского подвида благородного оленя в два последующих года. Серые столбики показывают значения, полученные с помощью дискриминантного анализа, белые столбики – случайные значения, рассчитанные при помощи процедуры рандомизации. Сравнения величин правильного причисления сделаны при помощи χ^2 теста (скобки сверху), сравнения рассчитанных и случайных величин сделаны на основе пермутационного теста (угловые скобки). Черные столбики показывают результаты дискриминантного анализа звуков 2012 года по классификационной матрице, созданной для звуков 2011 года.

Сравнение выраженности индивидуальных особенностей в контактных звуках разных видов копытных

Для того, чтобы сравнить выраженность индивидуальности в звуках разных видов, мы выровняли выборки по числу животных, звуков и акустических параметров. Сравнение было проведено по ротовым звукам детенышей, так как только в этом случае удалось набрать достаточную для сравнения выборку. В анализ были включены 90 ротовых звуков марала (9 особей, 10 звуков на особь), 86 ротовых звуков сайгака казахстанской популяции (9 особей, 9-10 звуков на особь), 90 ротовых звуков джейрана (9 особей, 10 звуков на особь) и 90 звуков благородного оленя испанского подвида (9 особей, 10 звуков на особь).

Индивидуальные особенности проявлялись в звуках детенышей всех исследованных видов, причем величина правильного причисления звуков к особи была высока во всех случаях: 100% для сайгака, 96,67% для джейрана, 65,56% для испанского подвида благородного оленя и 94,4% для марала. Только величина правильной классификации звуков к особи испанского подвида благородного оленя достоверно отличалась от всех прочих, тогда как между звуками сайгаков, джейранов и маралов достоверные отличия не были обнаружены (Рис. 11).

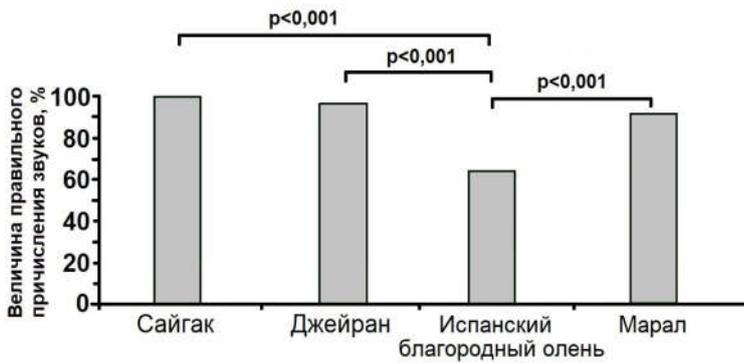


Рис. 11. Величина правильного причисления к особи ротовых звуков детенышей сайгака, джейрана, испанского подвида благородного оленя и марала, рассчитанная с помощью дискриминантного анализа. Сравнения величин правильного причисления сделаны при помощи χ^2 теста (скобки сверху).

ГЛАВА 5. Влияние степени дискомфорта на акустическую структуру и выраженность индивидуальных особенностей в звуках

Новорожденные детеныши копытных издают звуки в двух основных контекстах: в случае атаки и схватывания их хищником (дистресс-звуки), и в случае, когда они голодны (звуки дискомфорта) (Lingle et al., 2012). В данной главе проведен анализ акустических ключей к индивидуальности и степени эмоционального возбуждения в ротовых звуках детенышей джейрана и сайгака, изданных в двух контекстах – поимка и удержание человеком (дистресс-звуки) и ожидание кормления (звуки дискомфорта). Для джейрана было проанализировано 270 дистресс-звуков от 36 особей и 280 звуков дискомфорта от 24 особей, для сайгака - 275 дистресс-звуков от 25 особей и 197 звуков дискомфорта от 22 особей.

Акустическая структура дистресс - звуков и звуков дискомфорта.

У детенышей джейрана дистресс-звуки имели более высокую основную частоту и первую и третью форманты по сравнению со звуками дискомфорта. У детенышей сайгака только третья форманта была выше в дистресс-звуках по сравнению со звуками дискомфорта. Все остальные параметры не различались между двумя типами звуков (Таблица 4, рис. 12).

Таблица 4. Значения акустических параметров (средние \pm SD) дистресс-звуков и звуков дискомфорта детенышей джейрана и результаты сравнения с помощью t-теста Стьюдента. Обозначения: f_0 mean – средняя основная частота; длит. – длительность звука; F1, F2, F3, F4 – значения первых четырех формант; dF – формантная дисперсия; n – число звуков со средними значениями акустических параметров (один на особь). Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

| Акустические параметры | Джейран | | | Сайгак | | |
|------------------------|-----------------|-------------------|----------------------------------|-----------------|-------------------|------------------------------|
| | Дистресс-звуки | Звуки дискомфорта | t-тест | Дистресс-звуки | Звуки дискомфорта | t-тест |
| f_0 mean (Гц) | 129 \pm 14 | 118 \pm 17 | $p = 0,01$ | 128 \pm 25 | 131 \pm 17 | $p = 0,58$ |
| длит. (с) | 0,52 \pm 0,17 | 0,47 \pm 0,16 | $p = 0,25$ | 0,79 \pm 0,21 | 0,75 \pm 0,20 | $p = 0,48$ |
| F1 (кГц) | 1,02 \pm 0,15 | 0,95 \pm 0,09 | $p = 0,04$ | 1,33 \pm 0,08 | 1,32 \pm 0,15 | $p = 0,67$ |
| F2 (кГц) | 2,43 \pm 0,25 | 2,40 \pm 0,24 | $p = 0,73$ | 2,53 \pm 0,21 | 2,52 \pm 0,18 | $p = 0,86$ |
| F3 (кГц) | 3,90 \pm 0,22 | 3,48 \pm 0,31 | $p < 0,001$ | 4,22 \pm 0,25 | 4,09 \pm 0,22 | $p = 0,04$ |
| F4 (кГц) | 4,95 \pm 0,24 | 4,94 \pm 0,23 | $p = 0,35$ | 5,26 \pm 0,26 | 5,24 \pm 0,17 | $p = 0,76$ |
| dF (кГц) | 1,31 \pm 0,07 | 1,33 \pm 0,07 | $p = 0,29$ | 1,31 \pm 0,08 | 1,31 \pm 0,06 | $p = 0,94$ |

Сравнение между видами показало, что как дистресс-звуки, так и звуки дискомфорта джейрана имели меньшую длительность и более низкие первую, третью и четвертую форманты по сравнению со звуками сайгака (двухфакторный дисперсионный анализ (two-way ANOVA) с пост-хок тестом Tukey, $p < 0,001$ для всех сравнений) (Таблица 4). В то же время значения основной частоты, второй форманты и формантной дисперсии достоверно не различались между видами ни в дистресс-звуках, ни в звуках дискомфорта.

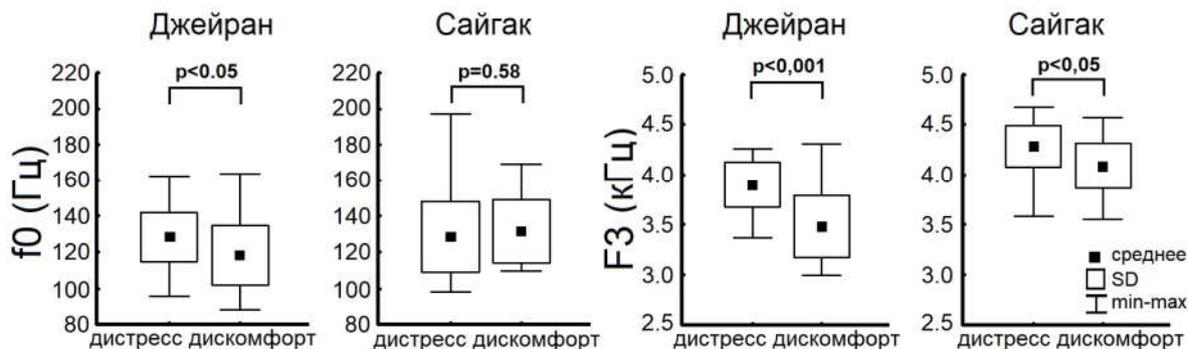


Рис. 12. Средняя основная частота (f0) и частота третьей форманты (F3) дистресс-звуков и звуков дискомфорта джейрана и сайгака. Сравнение сделано при помощи t-теста Стьюдента.

Выраженность индивидуальных особенностей в дистресс-звуках и в звуках дискомфорта.

У джейрана процент правильного причисления, рассчитанный на основе стандартной процедуры дискриминантного анализа как в дистресс-звуках (67,4%), так и в звуках дискомфорта (84,7%) достоверно превышал случайную величину (21,7+2,9% и 21,1+2,8% соответственно, все $p < 0,001$) (Рис. 13). Средние значения процентов правильного причисления были выше для звуков дискомфорта по сравнению с дистресс-звуками ($\chi^2 = 11,19$, $p < 0,001$). Наибольший вклад в классификацию дистресс-звуков к особи внесли первая, четвертая и вторая форманты (в порядке уменьшения значимости). Наибольший вклад в классификацию звуков дискомфорта к особи внесли основная частота, третья и четвертая форманты (в порядке уменьшения значимости).

У сайгака процент правильного причисления как в дистресс-звуках (87,7%), так и в звуках дискомфорта (93,6%) также достоверно превышал случайную величину (21,1+2,8% и 21,3+2,8% соответственно, все $p < 0,001$). Однако средние величины правильного причисления звуков к особи достоверно не различались между дистресс-звуками и звуками дискомфорта ($\chi^2 = 1,62$, $p = 0,20$) (Рис. 13). Как в дистресс-звуках, так и в звуках дискомфорта наибольший вклад в кодирование индивидуальности вносили основная частота, вторая и третья форманты (в порядке уменьшения значимости).

Так как во всех четырех ДФА мы включили в выборки одинаковое количество животных и звуков (15 особей каждого вида, 8-10 звуков на животное), а также одни и те же акустические параметры (f0, длительность, F1, F2, F3 и F4), мы смогли сравнить процент правильной классификации звуков к особи между двумя видами по двум типам звуков (Рис. 13). Средние величины правильного причисления звуков к особи были выше у сайгака по сравнению с джейраном как в дистресс-звуках ($\chi^2 = 18,35$, $p < 0,001$), так и в звуках дискомфорта ($\chi^2 = 5,07$, $p = 0,02$) (Рис. 13).

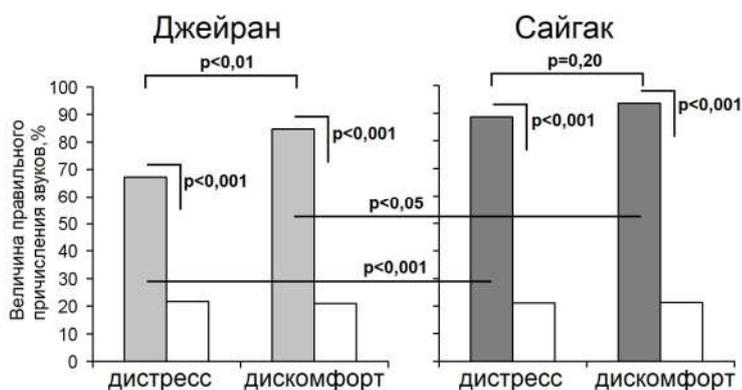


Рис. 13. Величина правильного причисления к особи дистресс-звуков и звуков дискомфорта джейрана и сайгака. Серые столбики показывают значения, полученные на основе дискриминантного анализа, белые столбики – случайные значения. Сравнения величин правильного причисления между контекстами и между видами сделаны при помощи χ^2 теста,

сравнения наблюдаемых и случайных величин сделаны на основе пермутационного теста (угловые скобки).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наше исследование показало, что ротовые и носовые звуки копытных имели значительные различия в акустической структуре. Ротовые звуки как детенышей, так и взрослых самок обладали более высокой основной частотой и более низкими формантными частотами по сравнению с носовыми звуками. Кроме этого, в ротовых звуках степень выраженности индивидуальных особенностей была выше, чем в носовых.

Как и ожидалось, возраст влиял на акустическую структуру звуков. Основная частота и формантные частоты были выше в звуках детенышей по сравнению со звуками взрослых самок. Однако мы не обнаружили никаких закономерностей во влиянии возраста на степень индивидуализации звуков. Индивидуальные особенности были хорошо выражены как в звуках детенышей, так и в звуках взрослых самок. Кроме этого, у марала был обнаружен необычный онтогенез основной частоты, не снижающейся с возрастом. Это первый случай находки различий в путях вокального онтогенеза между подвидами одного вида у млекопитающих.

Мы обнаружили, что длительность фазы затаивания у новорожденных детенышей не влияла на степень индивидуализации звуков. Как матери, так и детеныши всех исследованных видов обладали высоко индивидуализированными звуками. В ряде случаев звуки матерей были более индивидуализированы, чем звуки детенышей, но это не зависело от стратегии избегания хищников. Таким образом, для представителей обеих стратегий характерно двустороннее взаимное вокальное распознавание между матерью и детенышем.

Наиболее высокоиндивидуализированные звуки были обнаружены у сайгака, вида с самой короткой фазой затаивания, детеныши которого переходят к следованию за матерью в течение 1-2 суток после рождения. Однако у видов с более длительной фазой затаивания, джейрана и марала, звуки также имели высокую степень выраженности индивидуальных особенностей. Таким образом, видоспецифические различия в длительности фазы затаивания и в скорости перехода к фазе следования оказывали слабое влияние на развитие индивидуальных особенностей в звуках матерей и детенышей.

У детенышей джейрана дистресс-звуки были менее индивидуализированы, чем звуки дискомфорта, в то время как у детенышей сайгака контекст не влиял на степень индивидуализации звуков. В то же время звуки обоих типов у детенышей сайгака были более индивидуализированы, чем у детенышей джейрана, что может быть следствием различных стратегий избегания хищника детенышами в первые дни жизни ("следование" и "затаивание"). Детеныши джейрана издают дистресс-звуки, когда они атакованы хищниками, неопасными для их матерей. В этом случае скорость реакции матери важнее чем распознавание индивидуальности кричащего детеныша (свой-чужой). Детеныши сайгака подвержены нападению волков, которые опасны не только для детенышей, но и для матерей. Поэтому матери сайгака никогда не прибегают на дистресс-звуки детенышей. Однако быстрый переход к фазе следования требует ускоренного развития индивидуальных особенностей в криках детенышей сайгака по сравнению с детенышами джейрана.

Различия в акустической структуре и степени выраженности индивидуальных особенностей в ротовых и носовых звуках могут быть следствием их разного функционального значения (Volodin et al., 2011). Вероятно, ротовые звуки используются в ситуациях более высокого эмоционального возбуждения, требующих более быстрой реакции. Носовые звуки используются в менее опасных ситуациях на более коротких дистанциях, для поддержания связи между матерью и детенышем. Использование носовых и ротовых звуков с разной степенью выраженности индивидуальных особенностей в разных ситуациях делает коммуникацию мать-детеныш у копытных более гибкой.

ВЫВОДЫ

1. Основная частота и формантные частоты всегда были выше в ротовых звуках по сравнению с носовыми у взрослых и у детенышей трех исследованных видов, что могло быть результатом более высокого эмоционального возбуждения животных и меньшей длины ротового вокального тракта по сравнению с носовым.

2. Индивидуальные особенности в ротовых звуках были выражены сильнее, чем в носовых, что может быть общим правилом для контактных звуков у копытных.

3. Основная частота и формантные частоты всегда были выше в звуках детенышей по сравнению со звуками взрослых, что отражало рост гортани и вокального тракта в онтогенезе.

4. У марала основная частота звуков не снижалась с возрастом, что редко встречается у млекопитающих и свидетельствует об особом пути вокального онтогенеза у этого подвида благородного оленя.

5. Индивидуальность контактных звуков была очень высока как у взрослых самок, так и у детенышей трех изученных видов, однако возраст не оказывал значительного влияния на степень индивидуализации звуков внутри вида.

6. Длительность фазы затаивания новорожденных детенышей слабо влияла на степень индивидуализации звуков, которая, тем не менее, достигала максимума у вида с самой короткой фазой затаивания.

7. Степень дискомфорта влияла на акустическую структуру и степень индивидуализации ротовых звуков детенышей джейрана, но не сайгака, что может быть связано с различиями в длительности фазы затаивания у новорожденных детенышей.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. Volodin I.A., **Sibiryakova O.V.**, Kokshunova L.E., Frey R., Volodina E.V. Nasal and oral calls in mother and young trunk-nosed saiga antelopes, *Saiga tatarica* // Bioacoustics, 2014, v. 23, N 2, p. 79-98. doi: 10.1080/09524622.2013.826598. Импакт-фактор = 2,200
2. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Matrosova V.A., Volodina E.V., Garcia A.J., Gallego L., Landete-Castillejos T. The power of oral and nasal calls to discriminate individual mothers and offspring in red deer, *Cervus elaphus* // Frontiers in Zoology, 2015, v. 12:2, p. 1-12. doi: 10.1186/s12983-014-0094-5. Импакт-фактор = 3,627
3. Володин И.А., Володина Е.В., **Сибирякова О.В.**, Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинов М.Н., Рожнов В.В. Вокальная активность и акустическая структура гонных криков изюбря в Приморье // Доклады Академии Наук, 2015, Т. 462, № 5, С. 616–619. doi: 10.7868/S0869565215170284. Импакт-фактор = 0,48
4. Volodin I., **Sibiryakova O.V.**, Volodina E. Sex and age-class differences in calls of Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* // Mammalian Biology, 2016, V. 81, № 1, P. 10-20. doi: 10.1016/j.mambio.2015.09.002. Импакт-фактор = 1,443
5. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Frey R., Zuther S., Kisebaev T.B., Salemgareev A.R., Volodina E.V. Remarkable vocal identity in wild-living mother and neonate saiga antelopes: a specialization for breeding in huge aggregations? // Science of Nature, 2017, v. 104: 11, p.1-11. doi: 10.1007/s00114-017-1433-0. Импакт-фактор = 1,789

6. Volodin I.A., **Sibiryakova O.V.**, Frey R., Efremova K.O., Soldatova N.V., Zuther S., Kisebaev T.B., Salemgareev A.R., Volodina E.V. Individuality of distress and discomfort calls in neonates with bass voices: Wild- living goitred gazelles (*Gazella subgutturosa*) and saiga antelopes (*Saiga tatarica*) // *Ethology*, 2017, v. 123, N 5, p. 386–396. doi: 10.1111/eth.12607. Импакт-фактор = 1,697
7. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V. Advertising individual identity by mother and adolescent contact calls in Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* // *Ethology*, 2018, v. 124, N 10, p. 733-742. doi: 10.1111/eth.12804. Импакт-фактор = 1,697
8. Volodin I.A., **Sibiryakova O.V.**, Vasilieva N.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Garcia A.J., Pérez-Barbería F.J., Gallego L., Landete-Castillejos T. Old and young female voices: effects of body weight, condition and social discomfort on the vocal aging in red deer hinds (*Cervus elaphus*) // *Behaviour*, 2018, doi: 10.1163/1568539X-00003513. Импакт-фактор = 3,067
9. Volodin I.A., **Sibiryakova O.V.**, Vasilieva N.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Garcia A.J., Pérez-Barbería F.J., Gallego L., Landete-Castillejos T. Between-year vocal aging in female red deer (*Cervus elaphus*) // *BMC Research Notes*, 2018, v. 11, no. 737, p. 1–6. doi: 10.1186/s13104-018-3833-4. Импакт-фактор = 1,54

Материалы и тезисы международных и всероссийских конференций:

1. **Сибирякова О.В.** Связанные с хоботом вокальные вариации у взрослых самок и детенышей антилопы сайги *Saiga tatarica* // XX международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых Ломоносов - 2013, секция Биология. Тезисы докладов. М., МАКС Пресс, 2013, с. 141
2. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., Garcia A.J., Gallego L., Landete-Castillejos T. Acoustical cues to mother-calf communication in Iberian red deer *Cervus elaphus hispanicus* // *Proceeding of the 8th International Deer Biology Congress and International Wildlife Management Symposium*, Harbin, China, Northeast Forestry University, 2014, p. 55-56.
3. Володин И.А., Володина Е.В., **Сибирякова О.В.** Эволюция криков благородных оленей Европы и Азии: от баса до сопрано // VI Всемирный Конгресс мараловодов, Усть-Каменогорск, Казахстан, 2014, с. 8-14.
4. **Сибирякова О.В.**, Володин И.А., Володина Е.В. Признаки возраста и индивидуальности в ротовых и носовых звуках самок и детенышей испанского благородного оленя // VI Всемирный Конгресс мараловодов, Усть-Каменогорск, Казахстан, 2014, с. 4-8.
5. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V., Frey R., Kisebaev T., Zuther S. Endangered saiga antelope (*Saiga tatarica*) neonate vocalisation in the wild: encoding of distress, individuality and sex // 10th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin, IZW, 2015, p. 174-175.
6. Volodina E.V., Volodin I.A., **Sibiryakova O.V.**, Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., Litvinov M.N., Rozhnov V.V. Subspecies-specific rutting calls and male vocal activity in an Asian subspecies of red deer, *Cervus elaphus xanthopygus* // 10th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin, IZW, 2015, p. 192.
7. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V. Acoustic variation in Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus*: effects of sex and age // XXV International Bioacoustics Congress, Murnau, IBAC, 2015, p. 140.
8. **Сибирякова О.В.** Влияние пола и возраста на акустическую структуру криков марала // XXII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2015", Тезисы докладов. Москва, МАКС Пресс, 2015, с. 172-173.

9. Володина Е.В., Володин И.А., **Сибирякова О.В.**, Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х., Литвинов М.Н., Рожнов В.В. Динамика вокальной гонной активности изюбря (*Cervus elaphus xanthopygus*) в Уссурийском заповеднике // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. М., Товарищество научных изданий КМК, 2016, с. 76.
10. Володин И.А., **Сибирякова О.В.**, Володина Е.В., Фрай Р. Признаки дискомфорта, индивидуальности и пола в звуках новорожденных детенышей сайгака (*Saiga tatarica*) // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. М., Товарищество научных изданий КМК, 2016, с. 77.
11. Голосова О.С., Володин И.А., Володина Е.В., **Сибирякова О.В.** Сходство акустической структуры звуков у маралов (*Cervus elaphus sibiricus*) разного пола и возраста // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. М., Товарищество научных изданий КМК, 2016, с. 89.
12. **Сибирякова О.В.**, Володин И.А., Володина Е.В. Вокальная коммуникация мать-детеныш у трех видов копытных: структура и функция ротовых и носовых контактных звуков // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. М., Товарищество научных изданий КМК, 2016, с. 383.
13. Volodin I., **Sibiryakova O.**, Frey R., Efremova K., Soldatova N., Zuther S., Kisebaev T., Salemgareyev A., Volodina E. Acoustic structure and individual identity in the distress and discomfort calls of neonate goitred gazelles and saiga antelopes // 8th European Conference of Behavioural Biology, Book of abstracts, Vienna, 2016, p. A66.
14. **Sibiryakova O.**, Volodin I., Frey R., Zuther S., Kisebaev T., Salemgareyev A., Volodina E. Individual identity in mother and young contact calls of the endangered saiga antelope *Saiga tatarica* // 8th European Conference of Behavioural Biology, Book of abstracts, Vienna, 2016, p. B43.
15. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Frey R., Volodina E.V. Follower and hider neonate ungulates: Whether anti-predatory strategy in first days of life influences mother-offspring acoustic communication? // 22nd International Congress of Zoology, Okinawa, Japan, 2016, p. 400.
16. Володин И.А., **Сибирякова О.В.**, Фрай Р., Ефремова К.О., Солдатова Н.В., Цутер Ш., Кисельбаев Т.Б., Салемгареев А.Р., Володина Е.В. Индивидуальные особенности в криках дискомфорта у новорожденных детенышей джейрана и сайгака // Материалы Всероссийской научной конференции "Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных", Пенза, Издательство ПГУ, 2016, с. 29.
17. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V. Individual identity in hind and calf contact calls of Siberian wapiti *Cervus elaphus sibiricus* during separation // 12th International Mammalogical Congress, Perth, Western Australia, 2017, p. 668.
18. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Frey R., Volodina E.V. Does ruminant neonate anti-predator strategy influence mother and offspring vocal identity? // Behaviour 2017, 35th International Ethological Conference, Estoril, Portugal, 2017, p. P241.
19. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Frey R., Volodina E.V. Mother – young vocal communication: Effects of open-mouth and closed-mouth call emission in three species of ruminants // XXVI International Bioacoustics Congress, Haridwar, India. Abstract volume, 2017, p. 45.
20. Golosova O.S., **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V. Effects of social density during the rut and arousal at mother-offspring separation on male and female vocalisation traits in Siberian wapiti // 11th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin, IZW, 2017, p. 53.

21. **Сибирякова О.В.**, Володин И.А., Володина Е.В. Влияние стратегии избегания хищников в первые дни жизни на индивидуальность контактных криков матерей и детенышей у копытных // VI Всероссийская конференция по поведению животных, Москва, Россия, 2017, с. 146.
22. **Sibiryakova O.V.**, Volodin I.A., Volodina E.V. Mother – offspring communication in three ungulate species: which factors might influence the individuality of contact calls? // 9th European Conference on Behavioural Biology, Abstract Book, Liverpool, UK, 2018, p. 62–62.
23. **Сибирякова О.В.**, Володин И.А., Солдатова Н.В., Володина Е.В. Акустическая структура и индивидуальность контактных звуков самок и новорожденных детенышей джейрана // Зоосоциология наземных позвоночных, Материалы международной конференции, Ташкент, 2018, с. 98–105.