

Строение и изменение в онтогенезе вокального аппарата джейрана, вида с опущенной и очень подвижной гортанью



Leibniz Institute for Zoo
and Wildlife Research
IN THE FORSCHUNGSVERBUND BERLIN E.V.

Ефремова К.О.

Cervus elaphus scoticus



Ken Crossan

Основная частота и форманты

Конечный звук



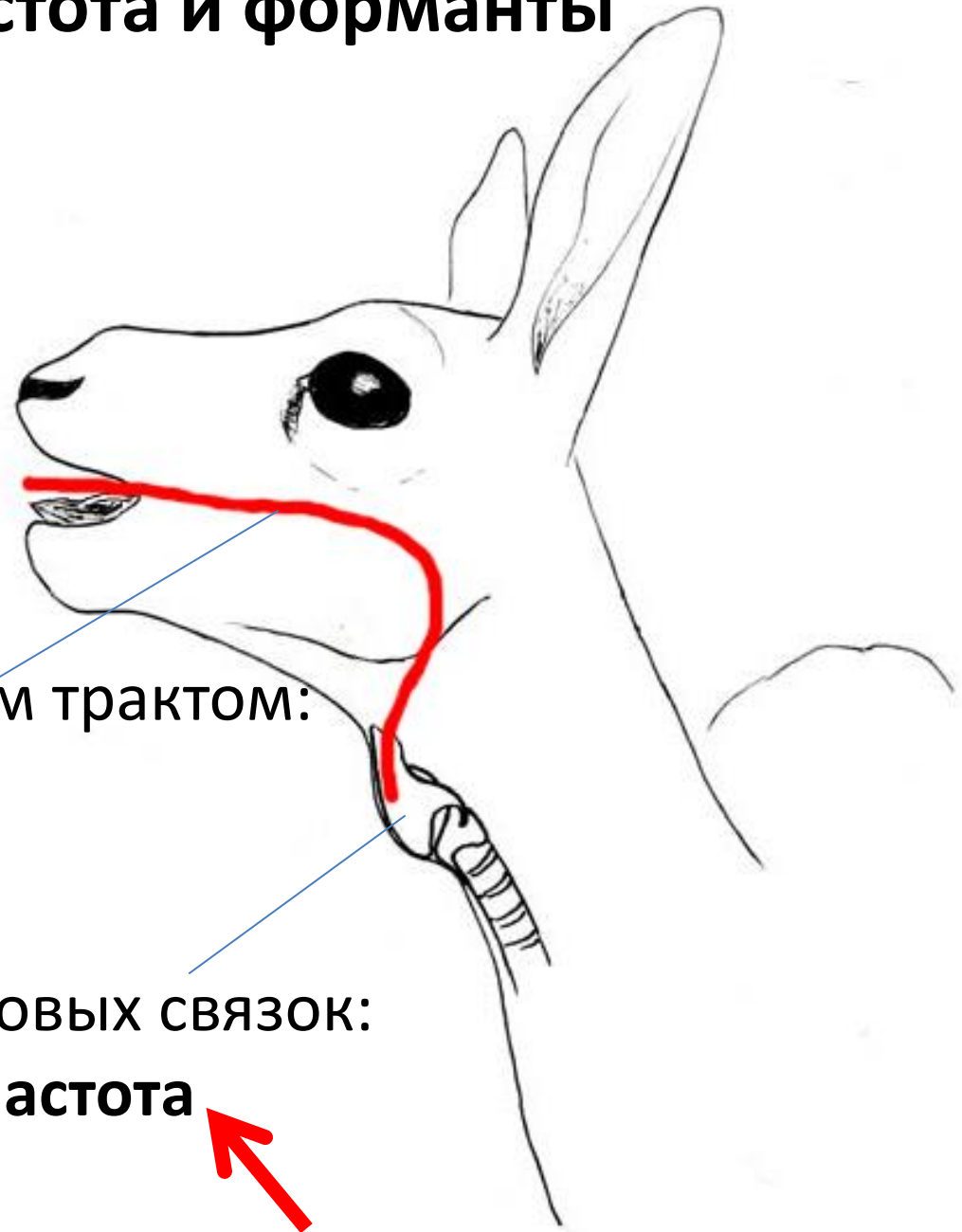
Фильтрация вокальным трактом:
форманты



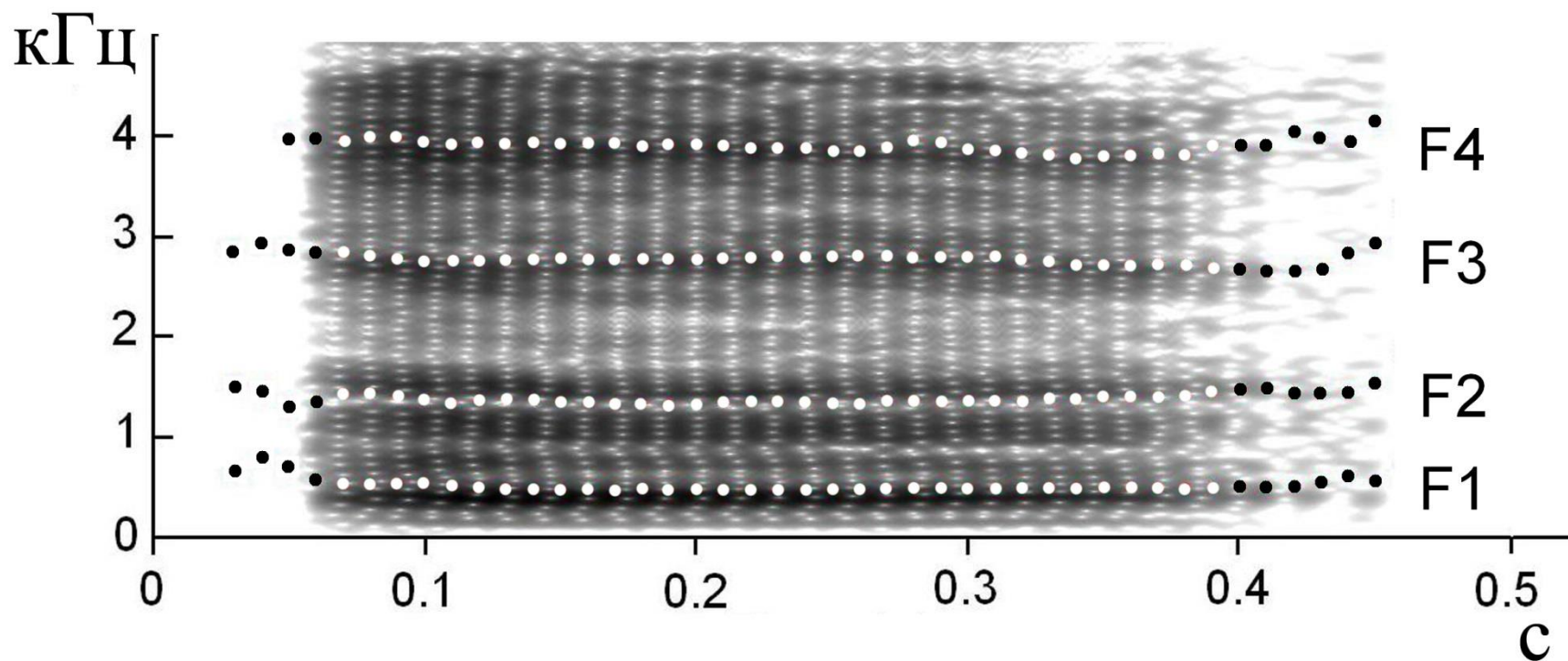
Колебание голосовых связок:
основная частота



Воздух из легких

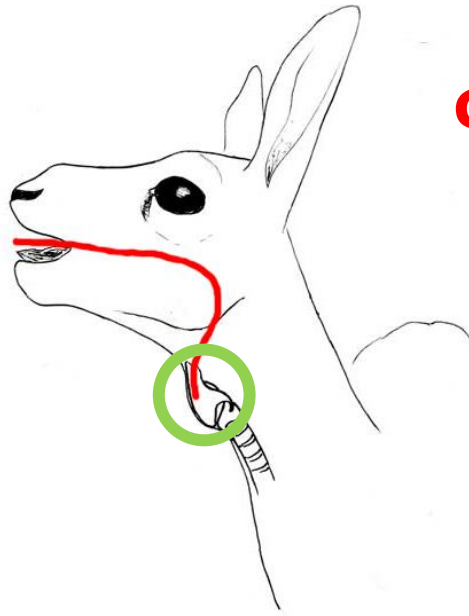


→ || ← период f_0



Основная частота

Форманты



$$f_0 = 0,5 \sqrt{\frac{K}{LM}}$$

K – упругость,

L – длина,

M – масса

ГОЛОСОВЫХ СВЯЗОК.

$$F_N = (2N - 1)C/4L$$

F_N – форманта,

C – скорость звука

(350 м/с),

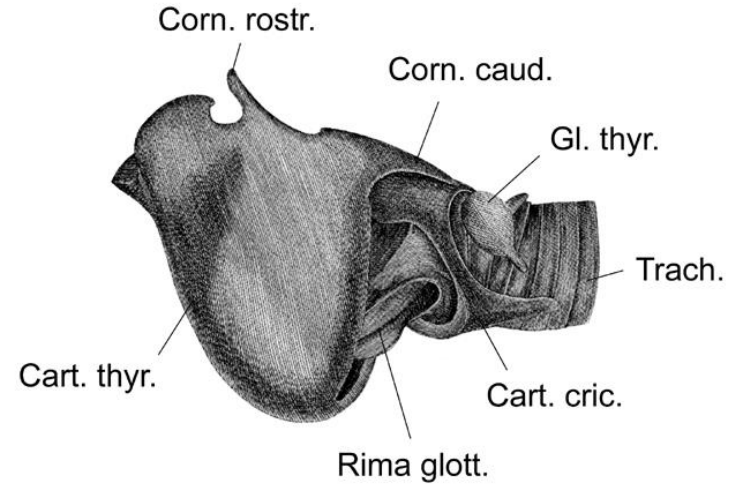
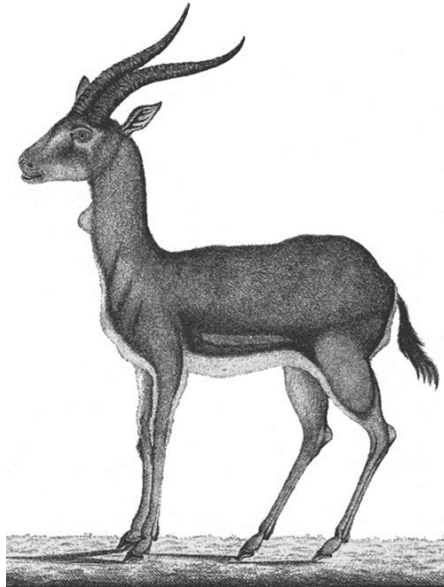
L – длина вокального тракта



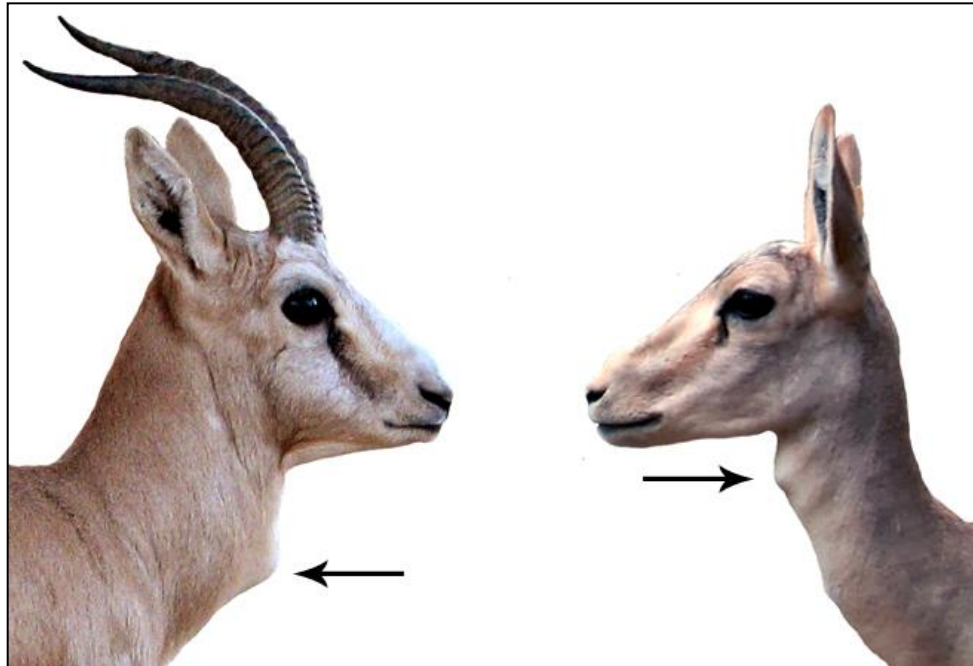




Половой диморфизм



Güldenstaedt, 1780



Гонное поведение самцов



Гонная
уборная





Крупная и подвижная гортань детенышей



Анатомического материал и препарирование

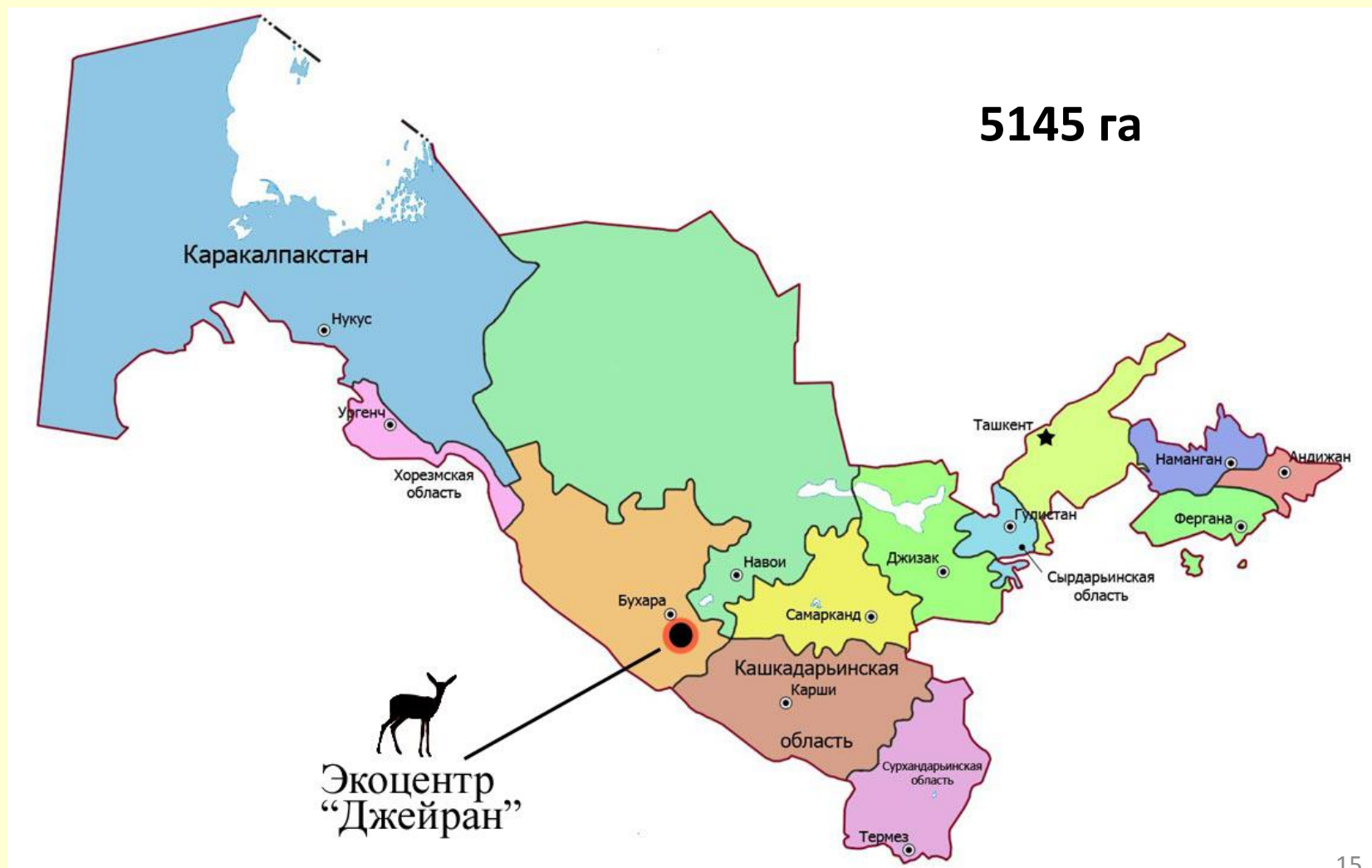
Материал (30 анатомических образцов):

- препараты целых животных или только области головы и шеи джейранов разного пола и возраста (заморозка при -20°C)
- Послойное снятие кожи и мышц
- Измерения и фотографирование на каждом этапе



Место сбора материала

Экоцентр «Джейран» (Бухарская обл., Узбекистан)



Место сбора материала

Экоцентр «Джейран» (Бухарская обл., Узбекистан)



ДЖИЖАН

Место сбора материала

Экоцентр «Джейран» (Бухарская обл., Узбекистан)



Компьютерная томография

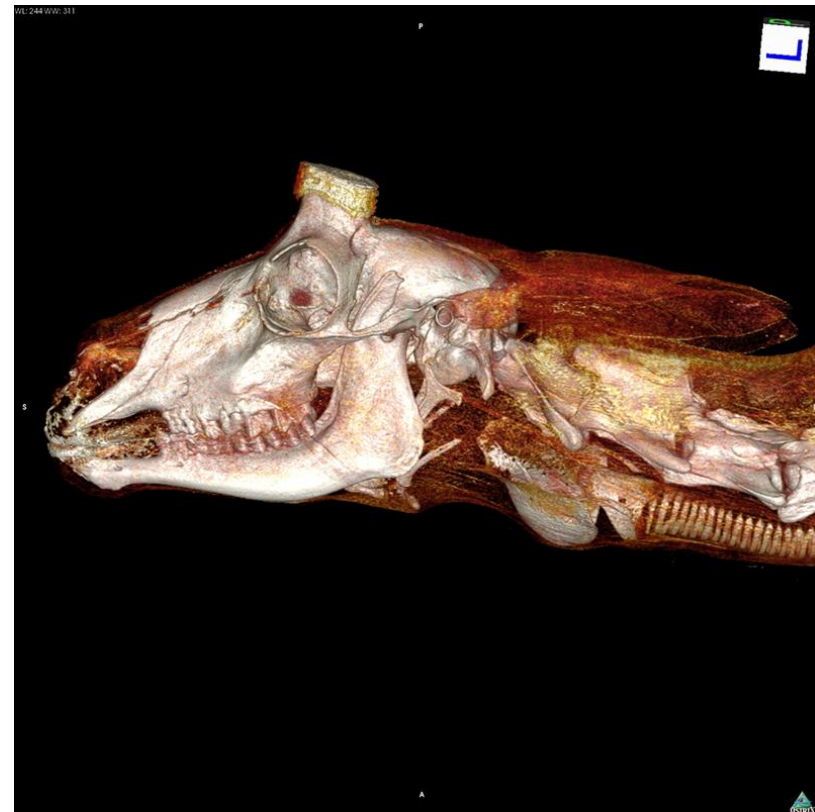
13 анатомических образцов (7 самцов, 6 самок)

Институт биологии животных в природе и неволе имени Лейбница,
Берлин (IZW).

Установки: 120.0 кВ, 120.0 мА, толщина срезов 0.6 мм



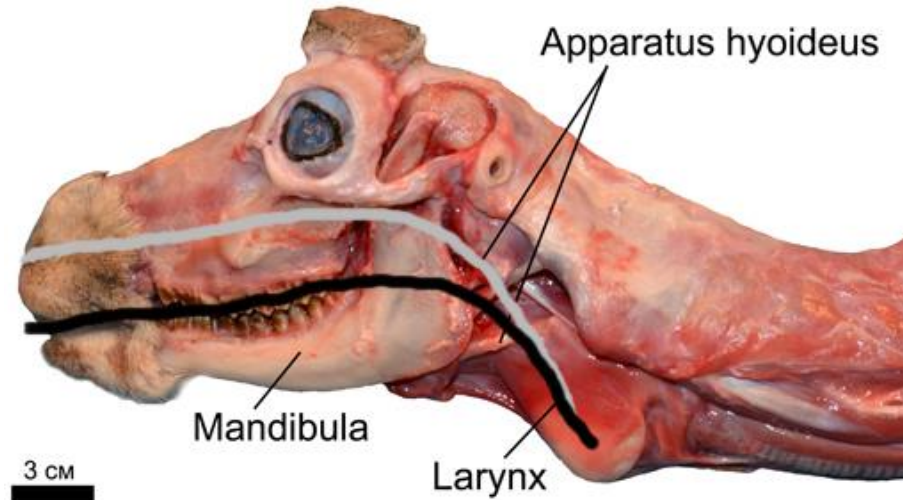
General Electric, Milwaukee, WI, USA



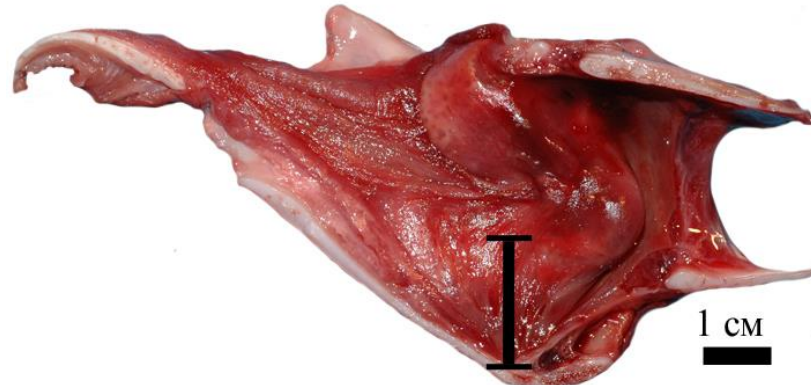
Измерение морфологических структур

Наиболее важные измерения:

- Длины **носового** и **ротового** вокальных трактов.



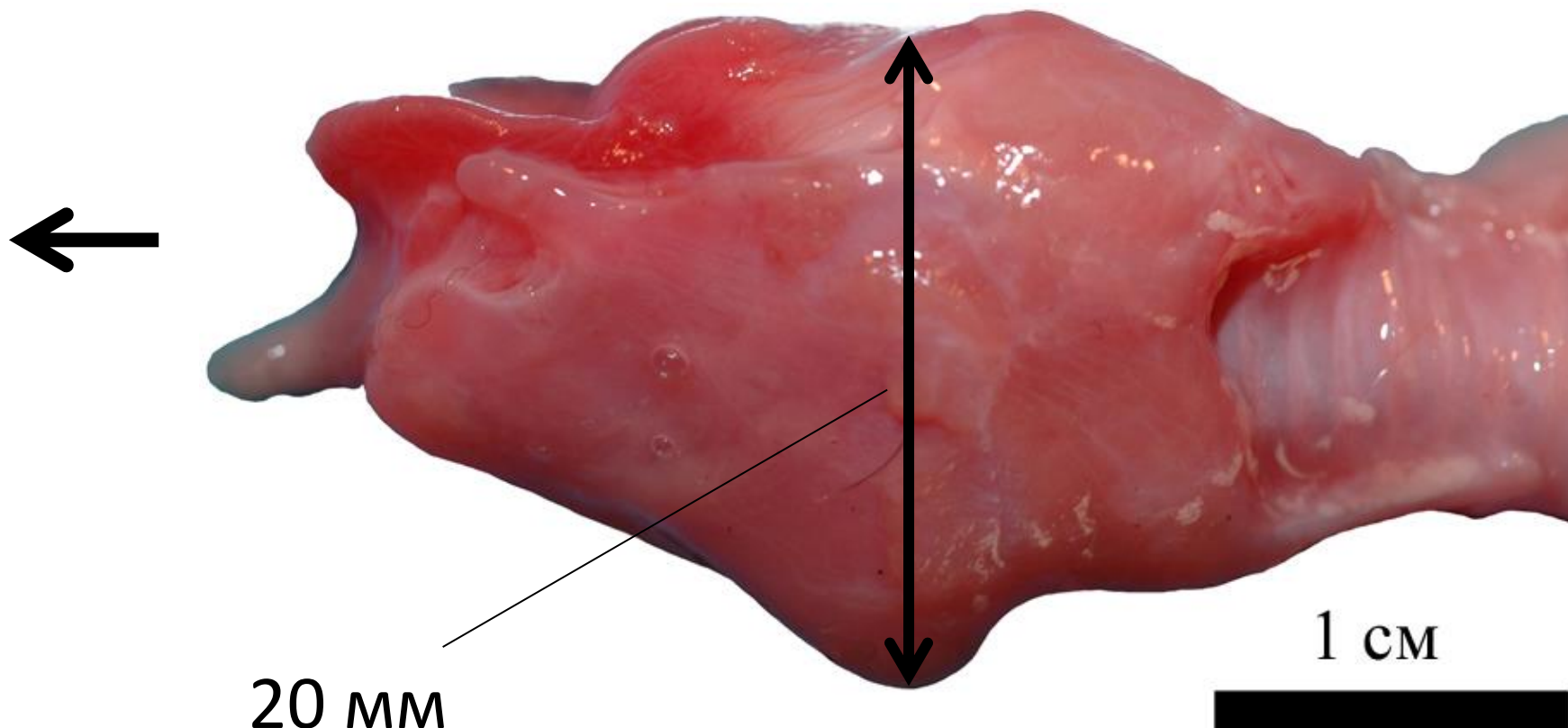
- Промеры **голосовых связок**.



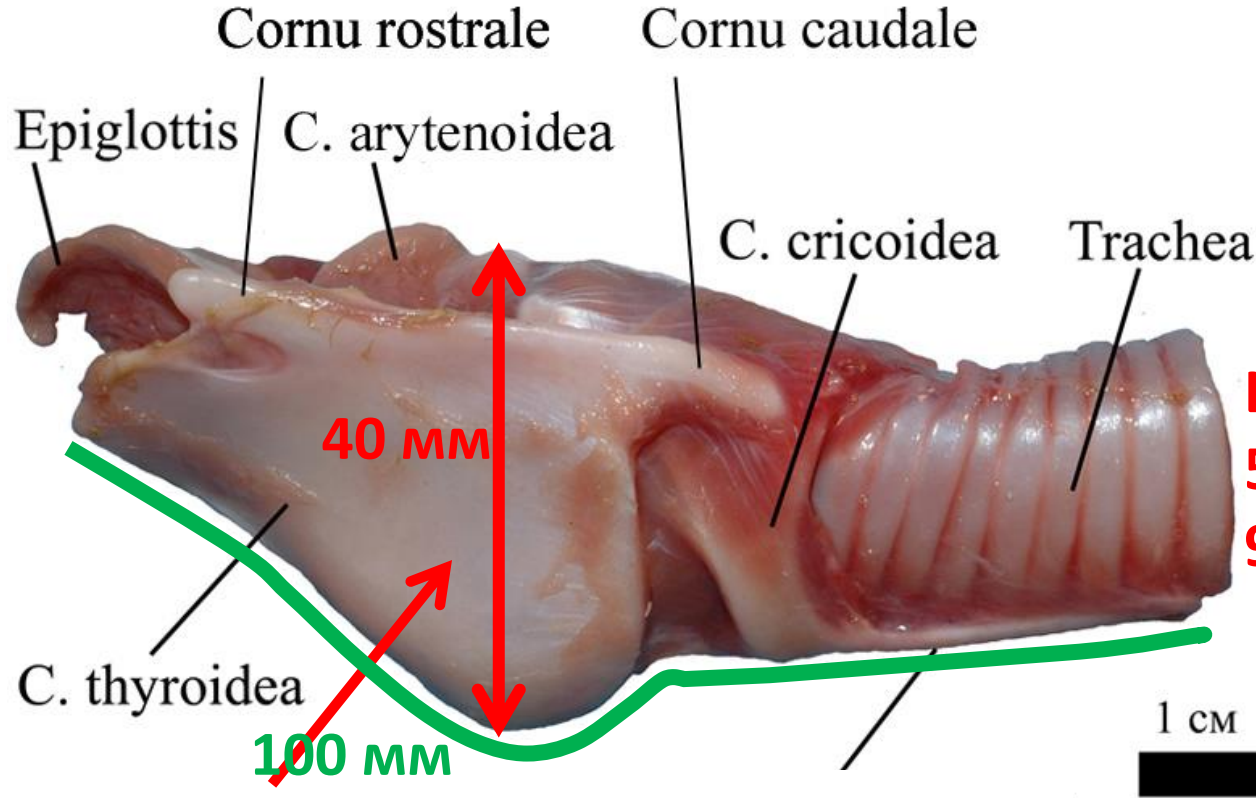
Гортань новорожденных



Масса тела
новорожденных
детенышей – **3 кг**



Хрящи гортани



Щитовидный хрящ: >
50% от общей длины
90% от общей высоты

Cartilago thyroidea

Длина гортани:

Высота гортани:

Взрослые самки

100±5 мм (N=3)

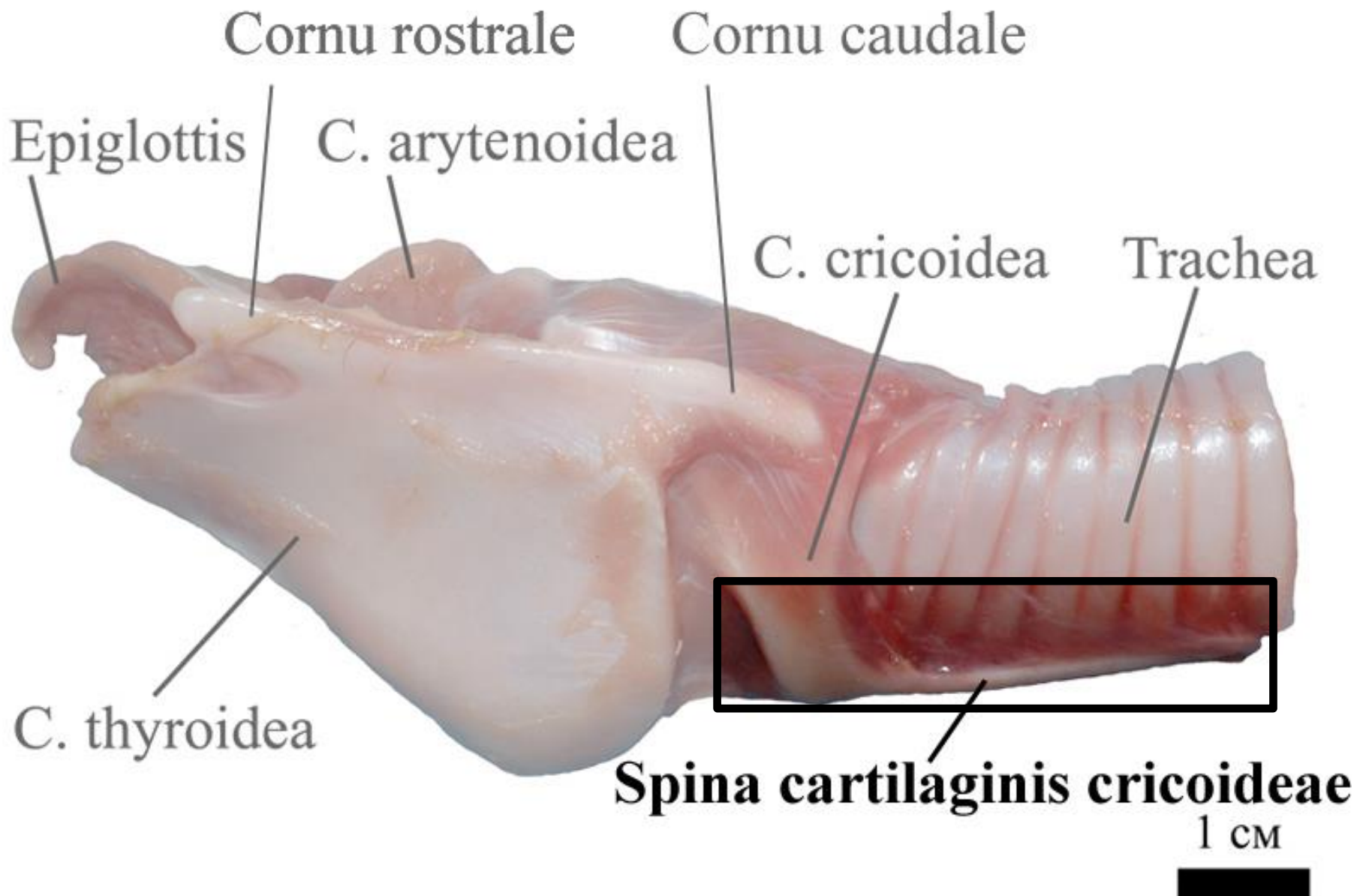
40±5 мм (N=3)

Взрослые самцы

129±20 мм (N=3)

53±7 мм (N=3)

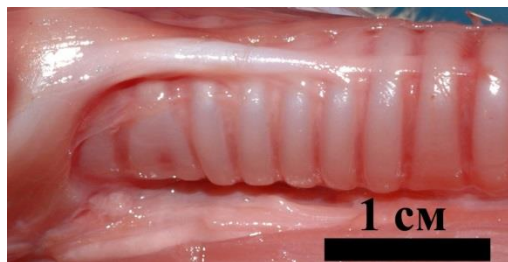
Спица перстневидного хряща



Спица перстневидного хряща

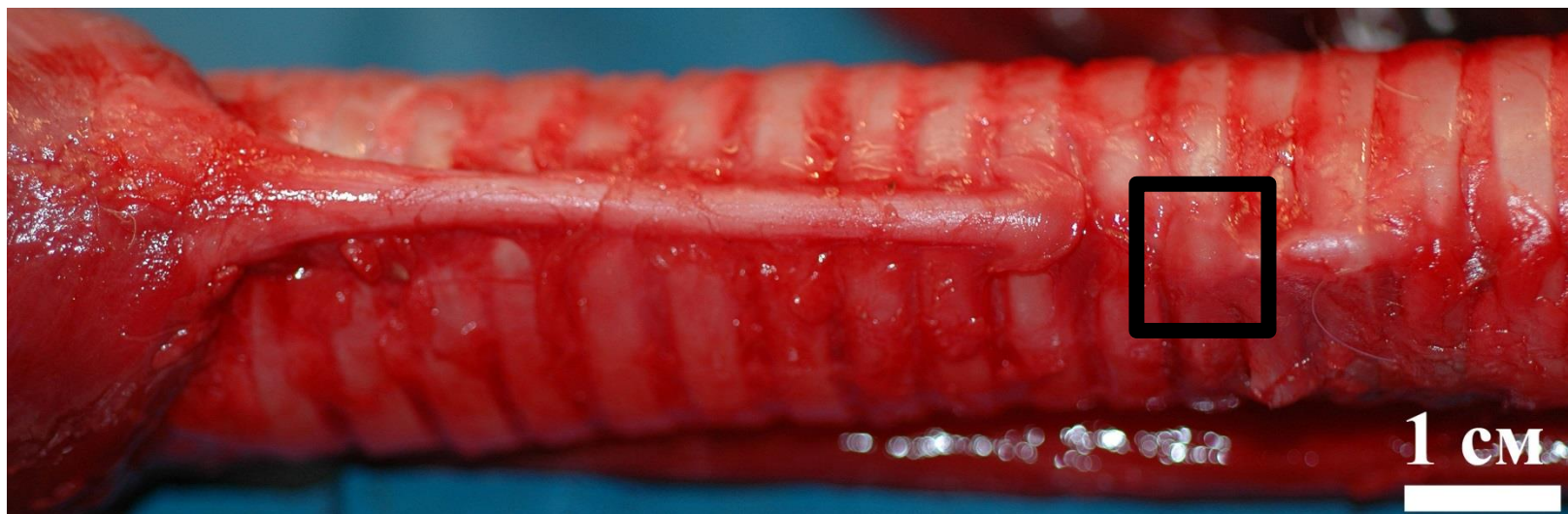
Вид с вентральной поверхности

Новорожденные длина спицы **12 ± 3 мм** (N=4)

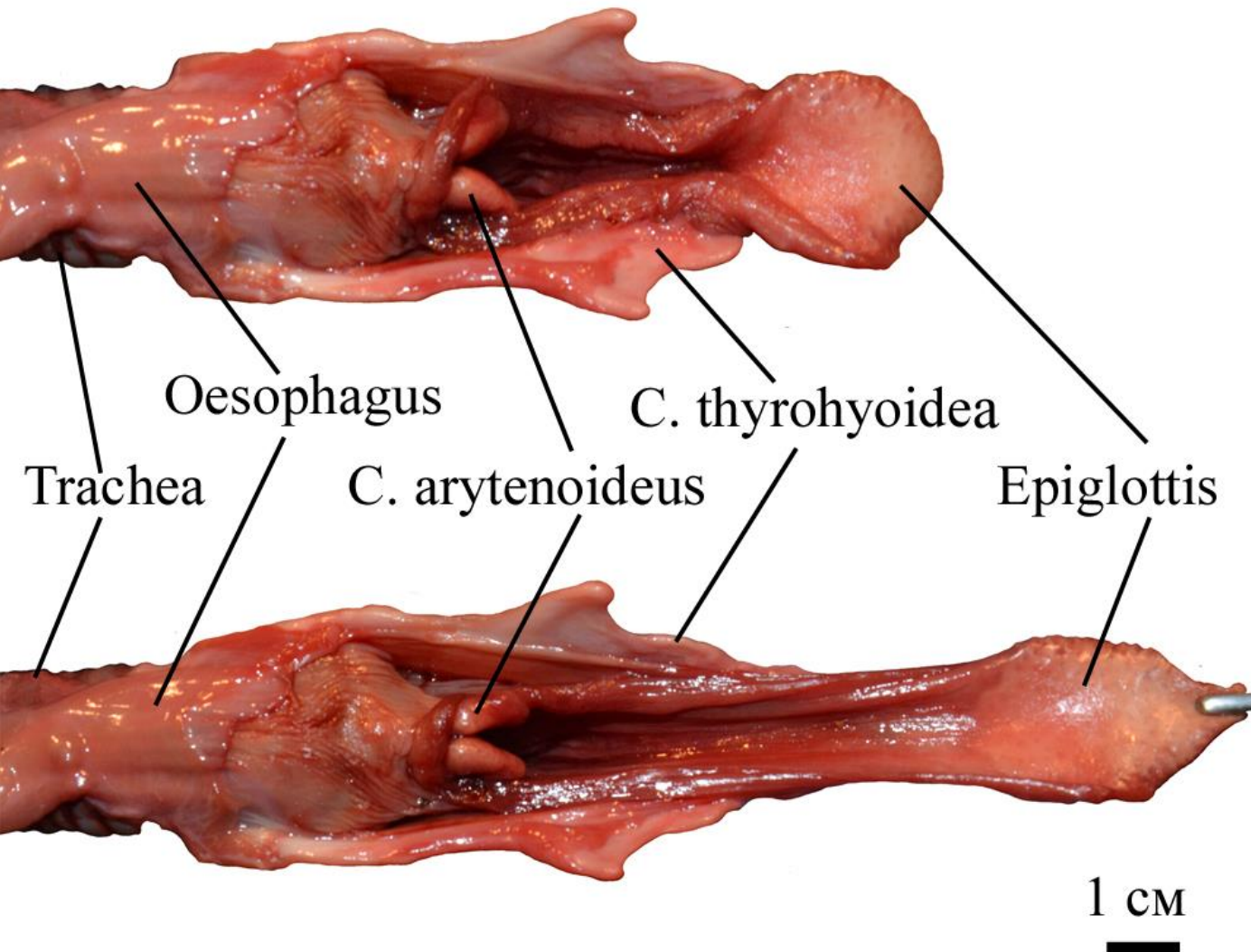


Длина перстневидного хряща (включая спицу):
новорожденные - **15 ± 3 мм** (N=4)
взрослые - **41 ± 5 мм** (N=6)

Взрослые длина спицы **31 ± 5 мм** (N=6)



Надгортанник и его соединение со щитовидным хрящом



**Растяжение
в 2 раза**

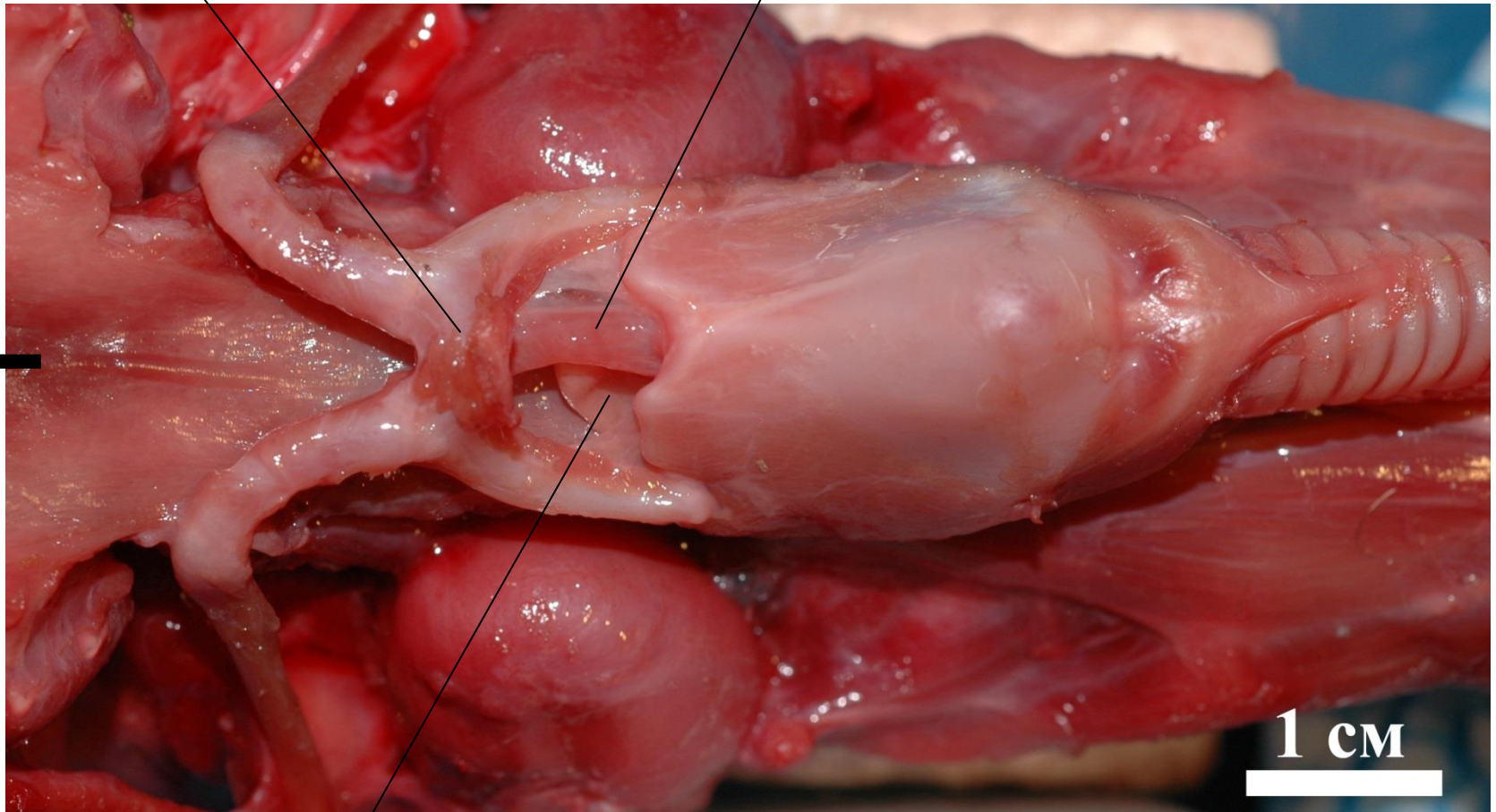


Подъязычно-надгортанная мышца (m. hyoepiglotticus)

Вид с вентральной поверхности

Базигиоид

Подъязычно-надгортанная мышца



Надгортанник

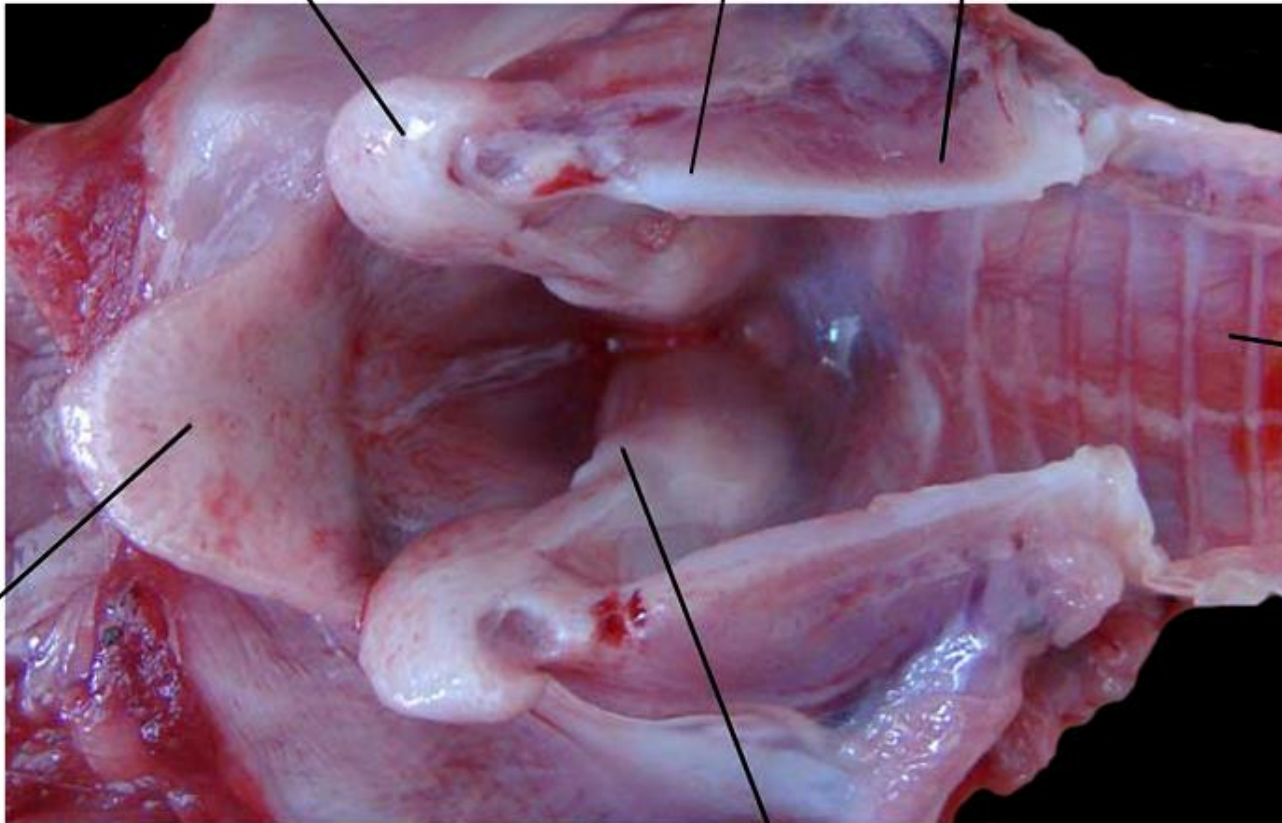
Голосовые связки

Вид с дорзальной поверхности

C. arytenoidea

C. thyroidea

C. cricoidea

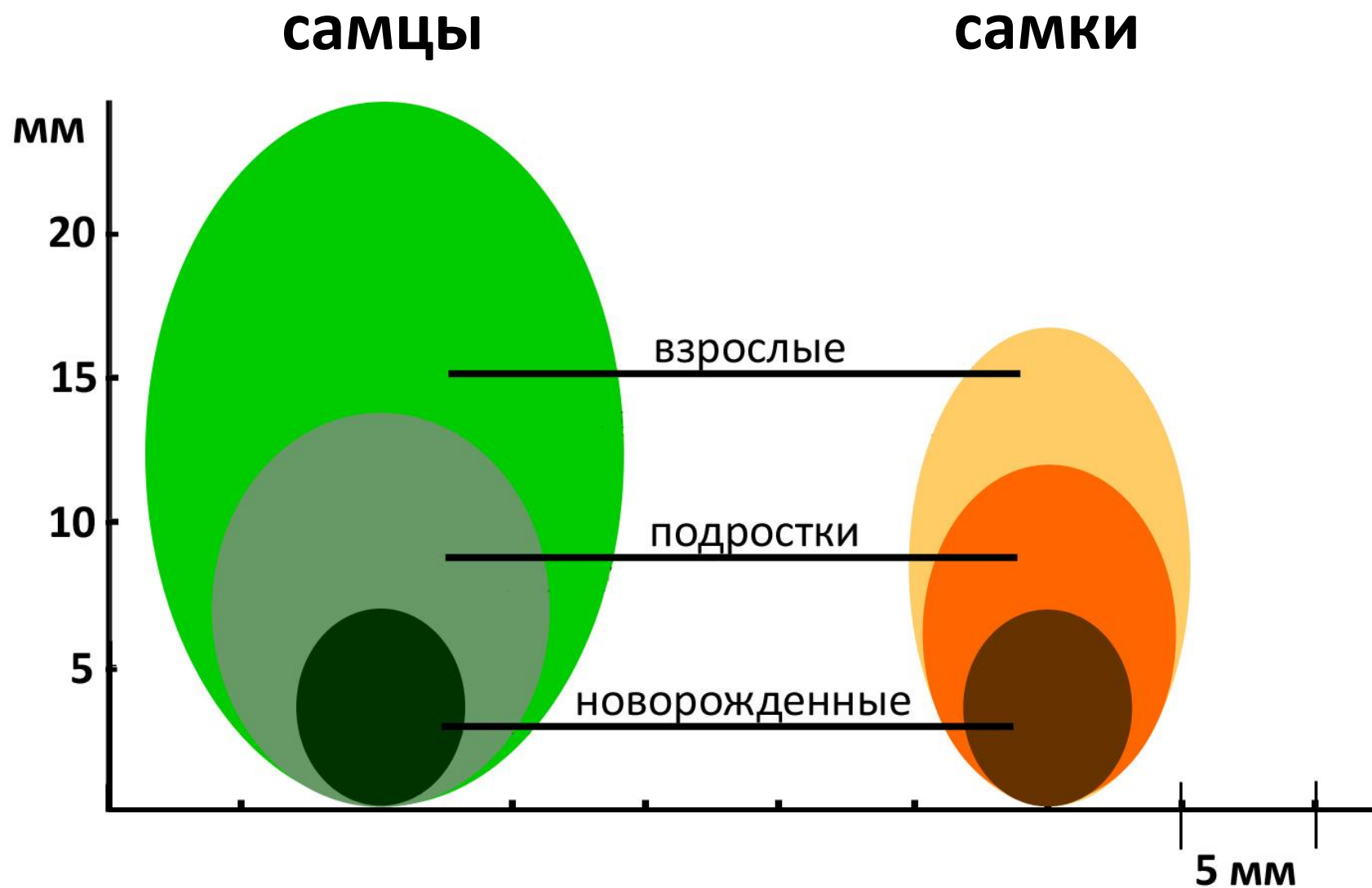


Trachea

Epiglottis

Plica vocalis

Рост голосовых связок



Очень крупная гортань уже с рождения!



Самцы		Длина голосовых связок	Основная частота криков
Джейран	<i>Gazella subgutturosa</i>	25 мм	22 Гц
Сайгак	<i>Saiga tatarica</i>	25 мм	45 Гц
Вапити	<i>Cervus elaphus nelsoni</i>	30 мм	1000 Гц
Испанский олень	<i>C. e. hispanicus</i>	30 мм	186 Гц

ЛЮДИ



	Голосовые связки	Основная частота
Мужчины	12,5-19 мм	107-129 Гц
Женщины	17-25 мм	189-210 Гц

2-недельные
джейраны:

Джейраны-подростки 12-17 мм
Взрослые самки – 15-19 мм

НО →

Основная частота 93 Гц (самцы)
113 Гц (самки)

Голосовые подушечки

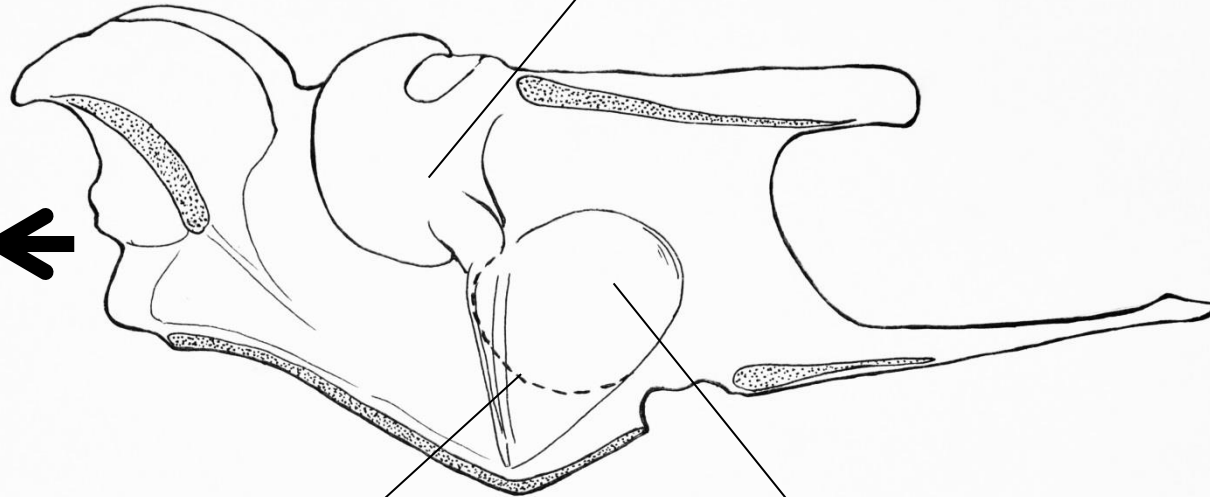
(Коллагеновые и эластиновые волокна + жировые клетки)

Сагиттальный разрез гортани:

dex.



Черпаловидный хрящ

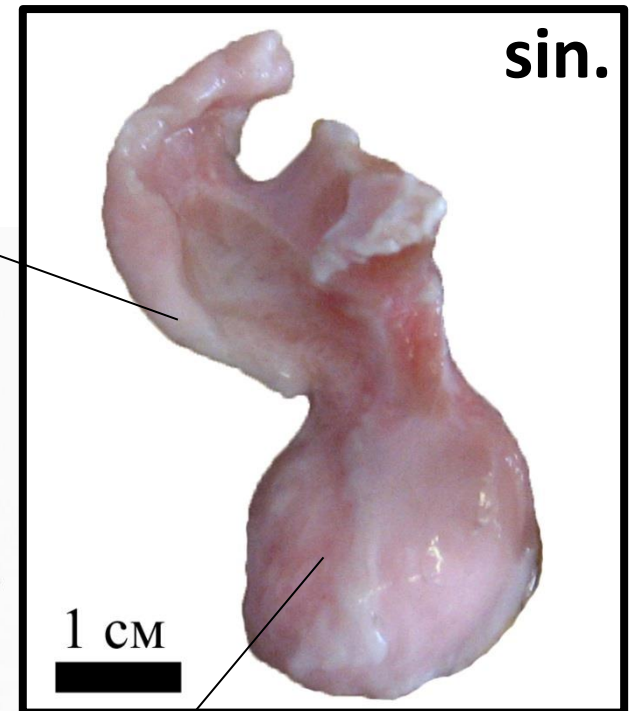


Голосовая связка

Голосовая подушечка

Вид с латеральной
поверхности:

sin.

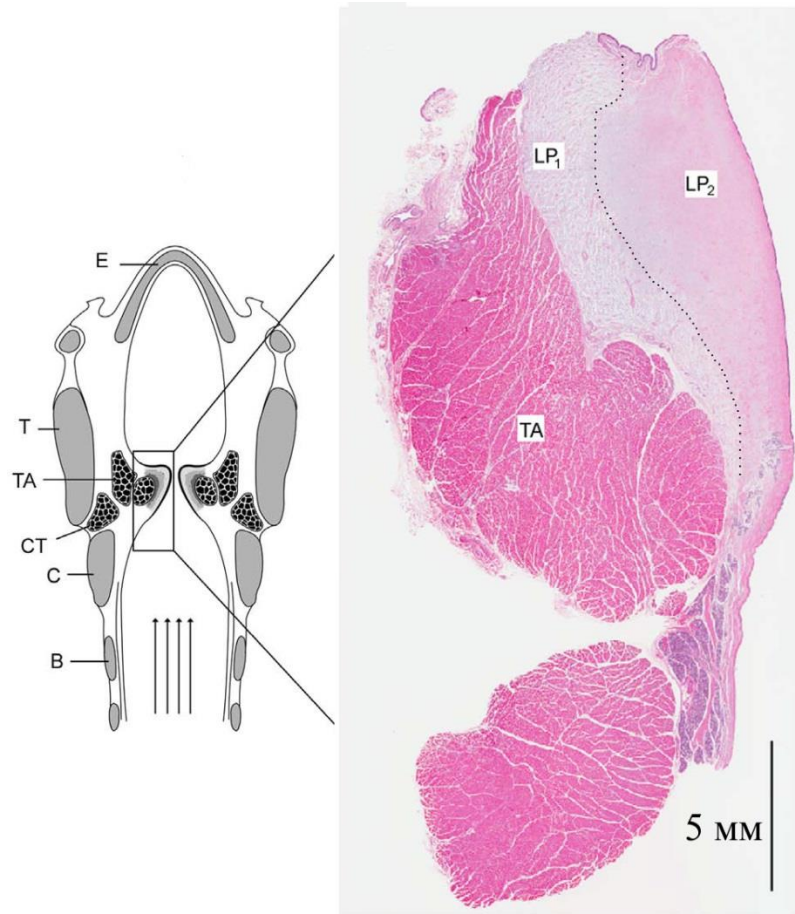


Голосовые подушечки: функция?



Голосовые связки рычащих кошек

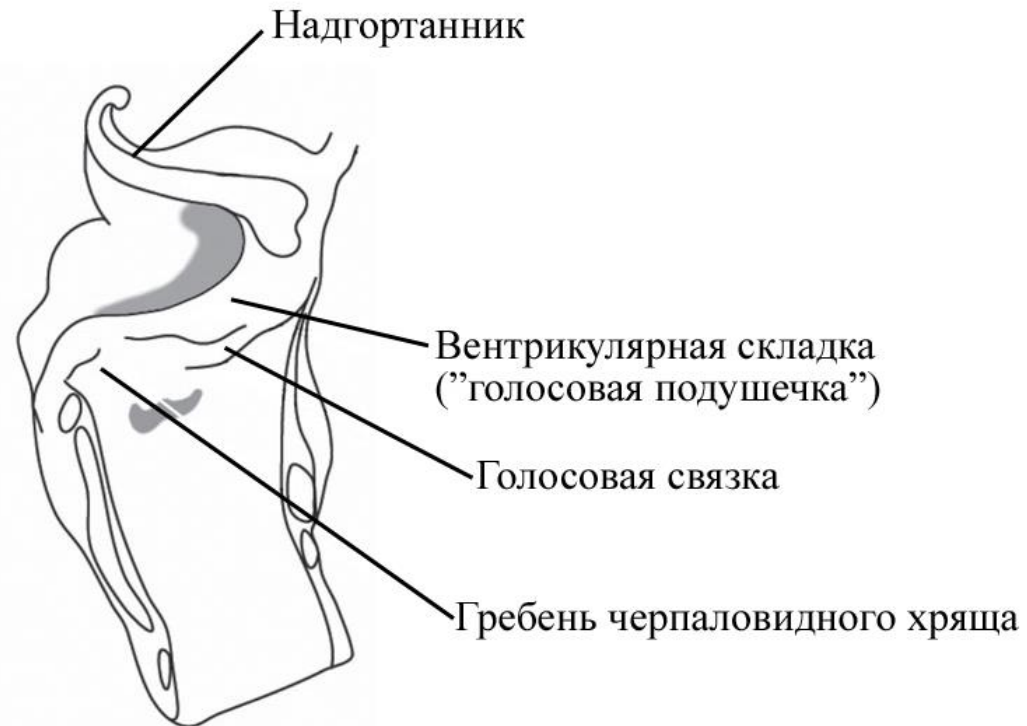
Бенгальский тигр



- Жировая «подложка» в голосовой связке

Klemuk et al. 2011

Амурский тигр



- Вентрикулярная складка
- Гребень на черпаловидном хряще

Titz et al. 2010

Голосовые связки рычащих кошек

Основная частота

$$F_0 = \frac{1}{2L} \sqrt{\frac{\delta}{\rho}}$$

L – длина голосовых связок (ГС),

δ – напряжение ткани ГС,

ρ – плотность ткани ГС.



Минимальное подсвязочное давление

$$\text{МПД} = \frac{2\xi_0}{T} \left(\sqrt{2}G'' - \frac{2^{\frac{4}{3}}\sqrt{2}ILG'}{\rho} \sqrt{\frac{\xi_0\zeta}{T}} \right)$$

T – толщина ГС,

L – длина ГС,

G' – коэффициент эластичности ГС,

G'' – коэффициент вязкости ГС,

ρ – плотность ткани ГС,

I – инертность вокального тракта,

ξ_0 – половинная ширина просвета голосовой щели.

Возможные функции голосовых подушечек

1. Увеличение
толщины
голосовых связок.

2. Увеличение натяжения
осциллирующей порции
голосовых связок.

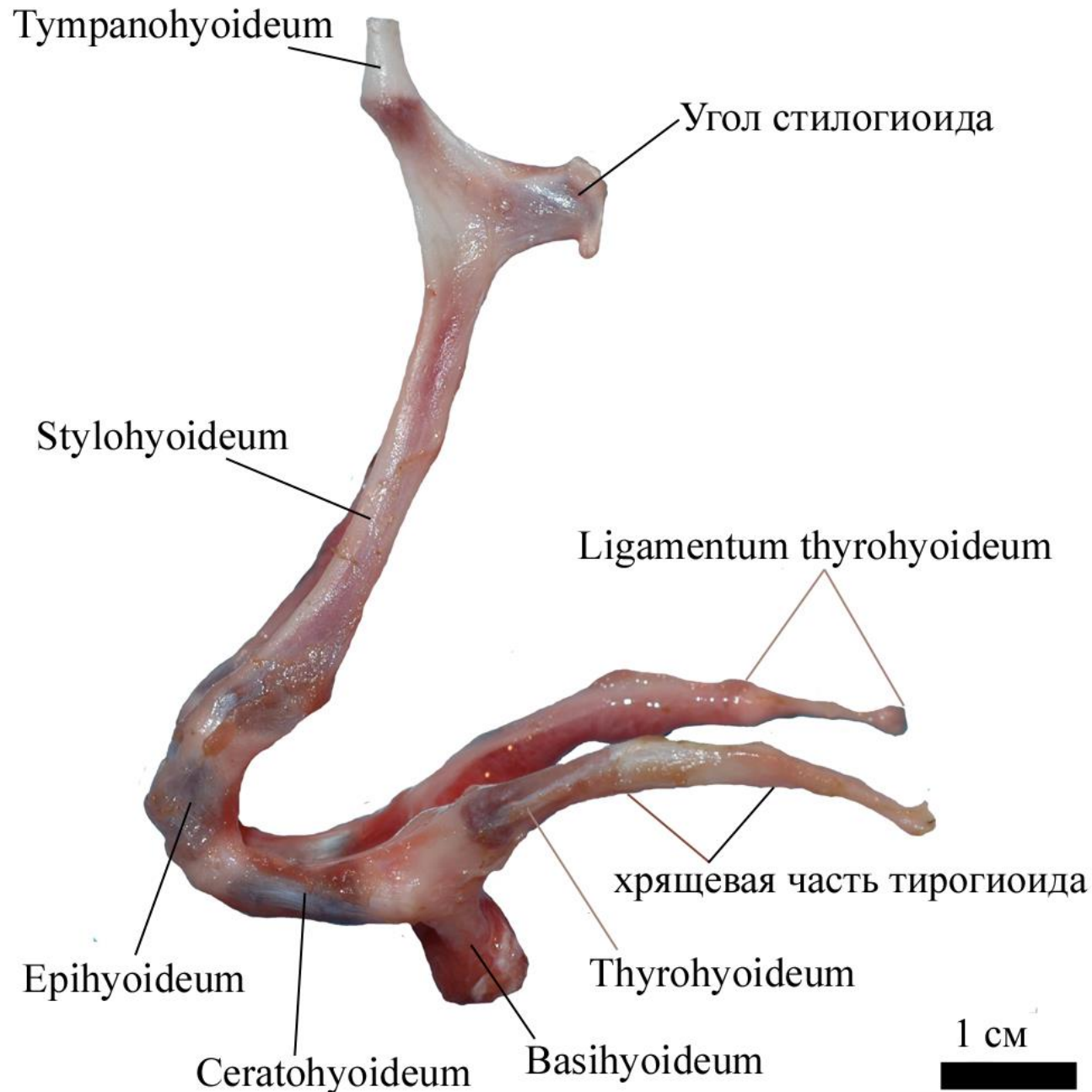


Снижение минимального подсвязочного давления:
можно кричать даже на слабом выдохе

3. Рассинхронизация работы голосовых связок –
нелинейные феномены (детерминированный хаос).

4. Место расположения кровеносных сосудов.

Геоидный аппарат

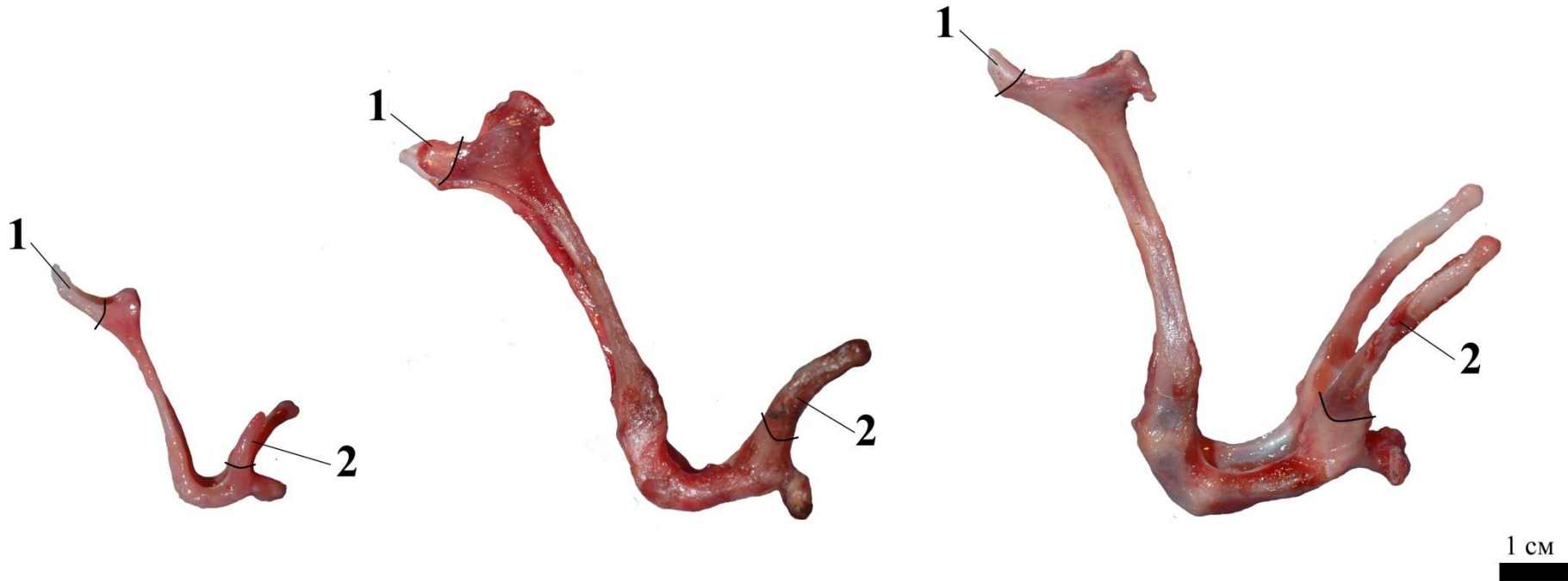


Возрастные изменения гиоидного аппарата

1 день

8-9 месяцев

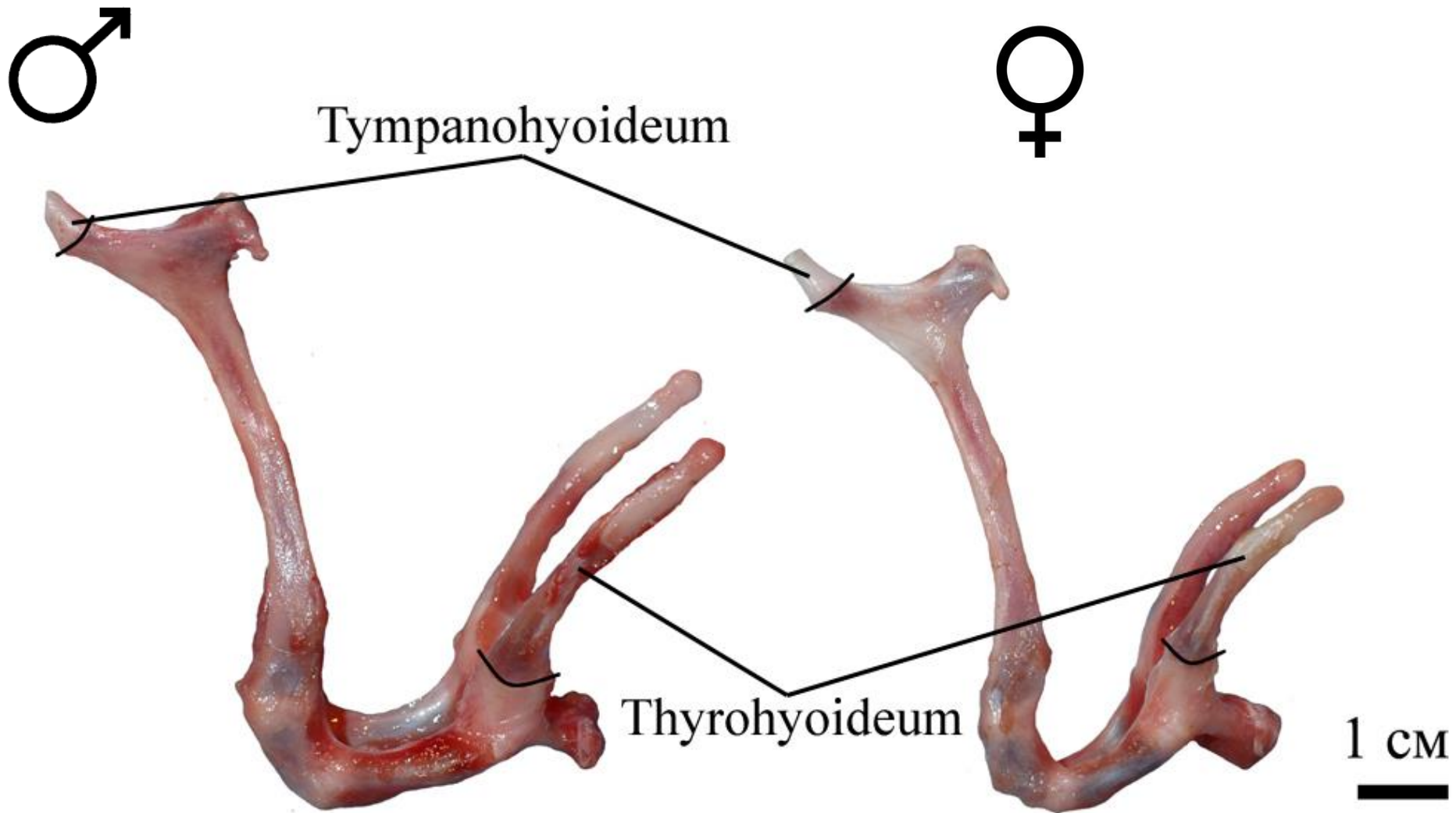
3 года



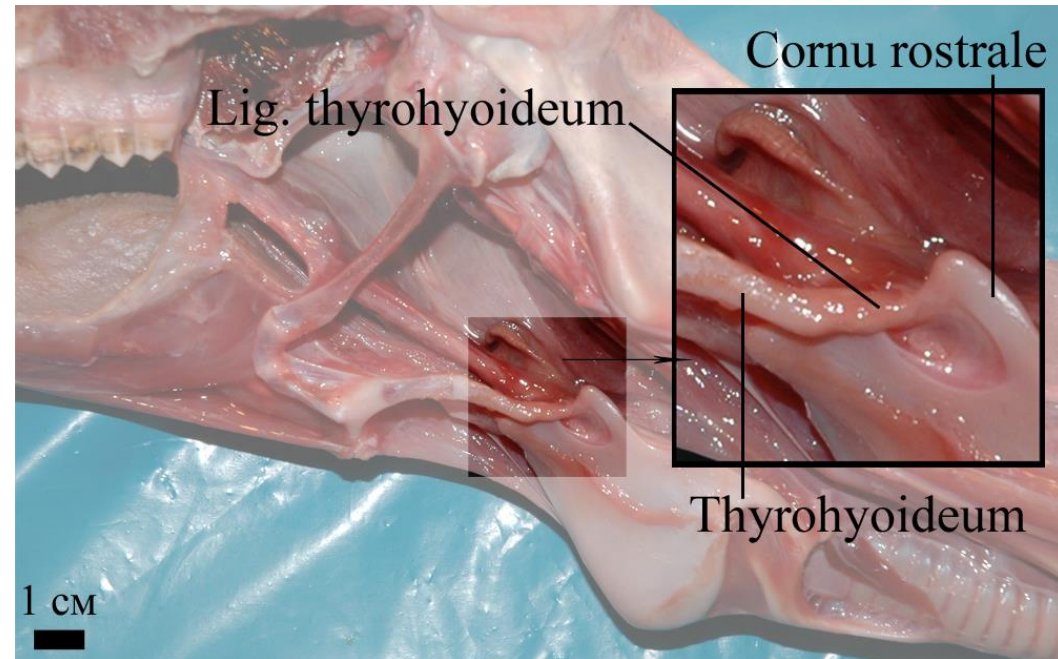
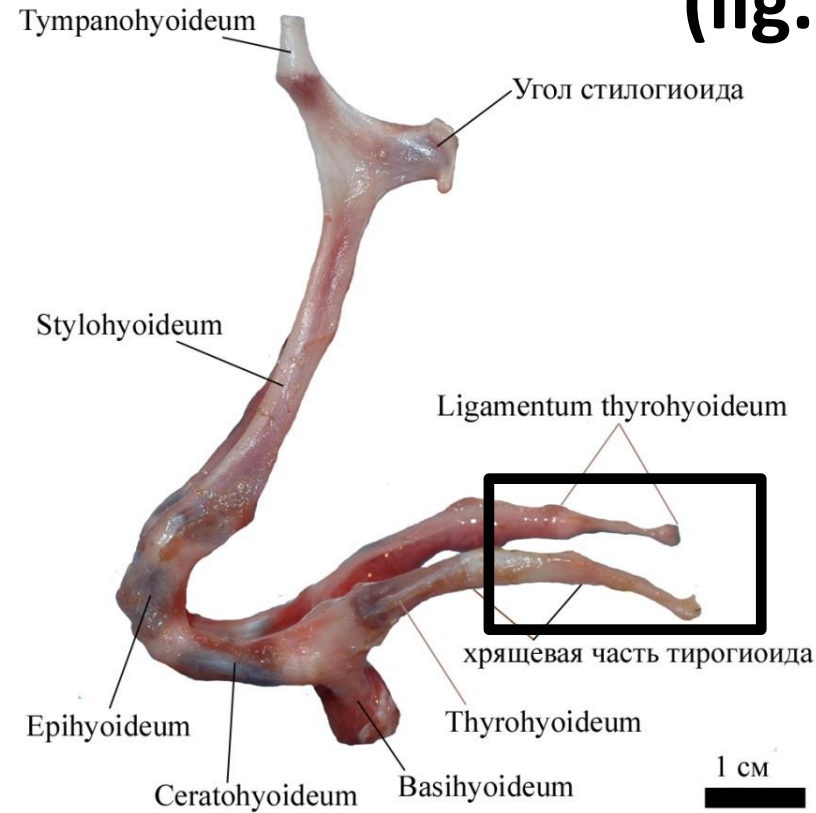
(1) Типаноглоид ↓

(2) Тироглоид ↑

Половой диморфизм в строении гиоидного аппарата



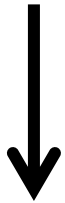
Щитоподъязычная связка (lig. thyrohyoideum)



	Новорожденные		Подростки		Взрослые	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Длина в положении покоя, мм	3±1 (N=4)		4±2 (N=3)		32±20 (N=3)	14±3 (N=2)
Длина при максимальном растяжении, мм	10±1 (N=4)		36±4 (N=2)	20±7 (N=2)	73±10 (N=3)	29±2 (N=3)

Геоидный аппарат и гортань взрослого самца

Эластичная связка
вместо суставного
сочленения



Щитоподъязычная связка

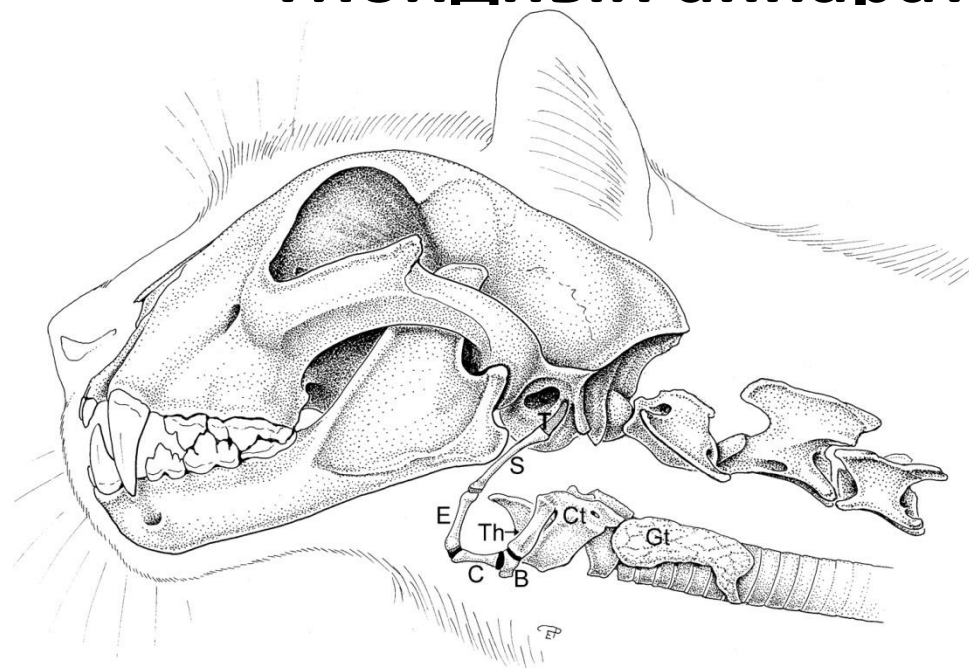


Геоидный аппарат

Гортань

Трахея

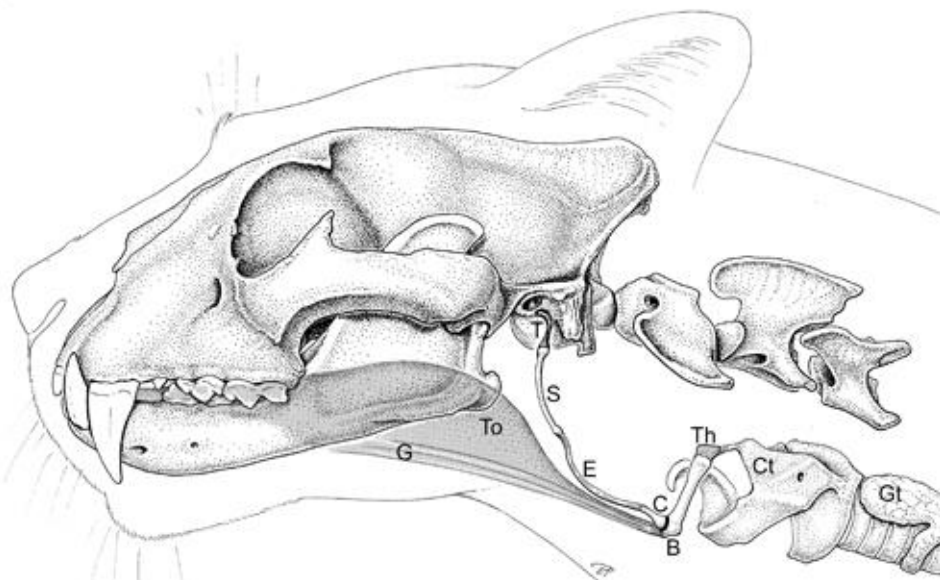
Гиоидный аппарат крупных кошек



Гепард (*Acinonyx jubatus*):

Подсем. *Felidae*

Элементы гиоидного аппарата полностью окостеневают



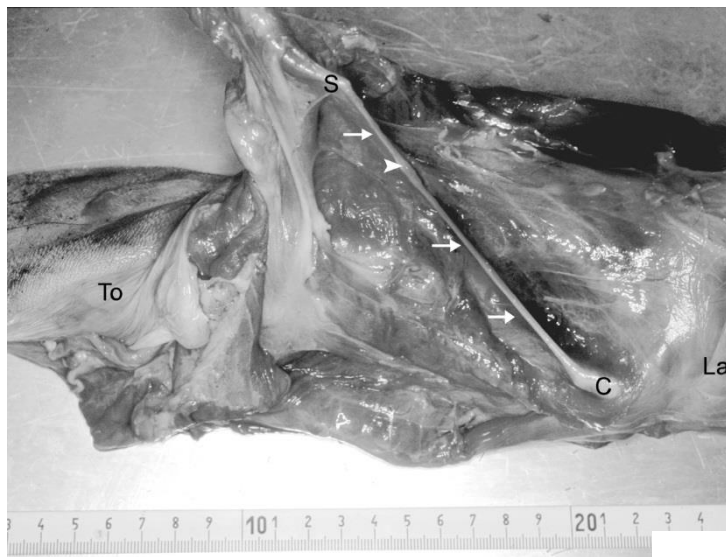
Ягуар (*Panthera onca*):

Подсем. *Pantherinae*

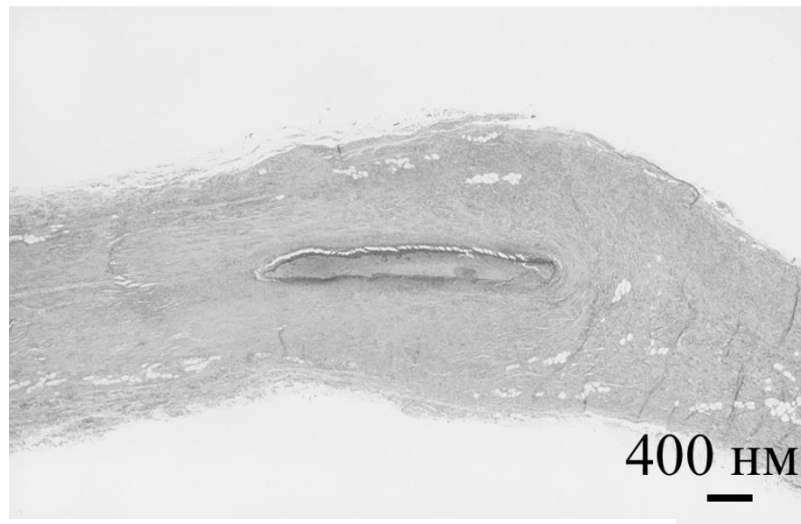
- Эпигиоид в виде эластичной связки
- Щитоподъязычная связка

Гиоидный аппарат крупных кошек

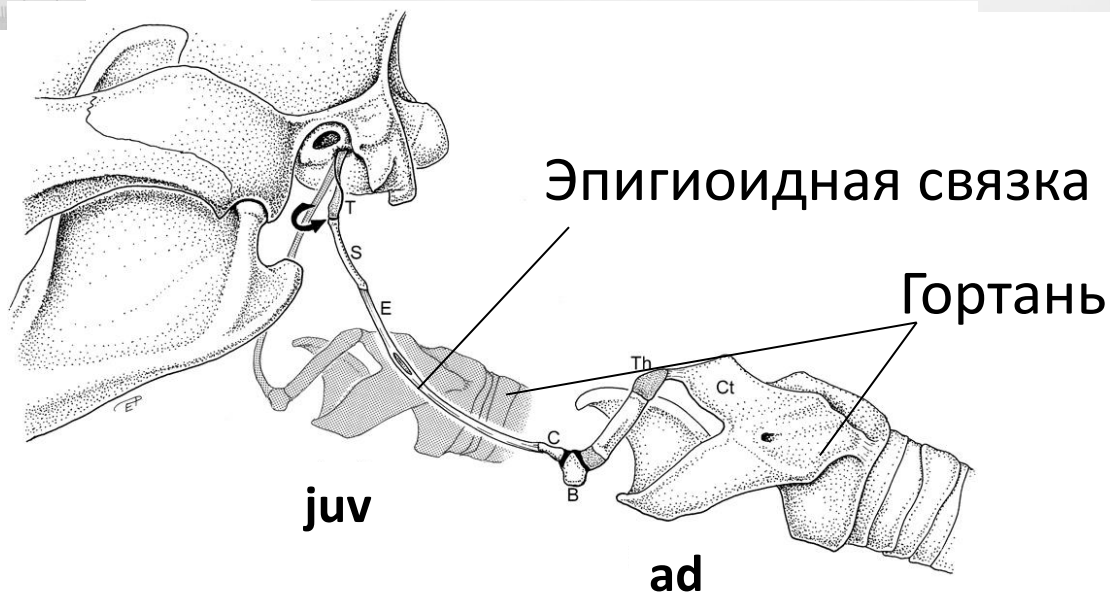
Эпигиоидная связка
у льва (*Panthera leo*)



Кость внутри эпигиоидной
связки у льва (*Panthera leo*)



Опускание гортани
в онтогенезе



Длина носового и ротового вокальных трактов



Носовой ВТ	самцы	самки
------------	-------	-------

Новорожд.	134±12мм	
-----------	----------	--

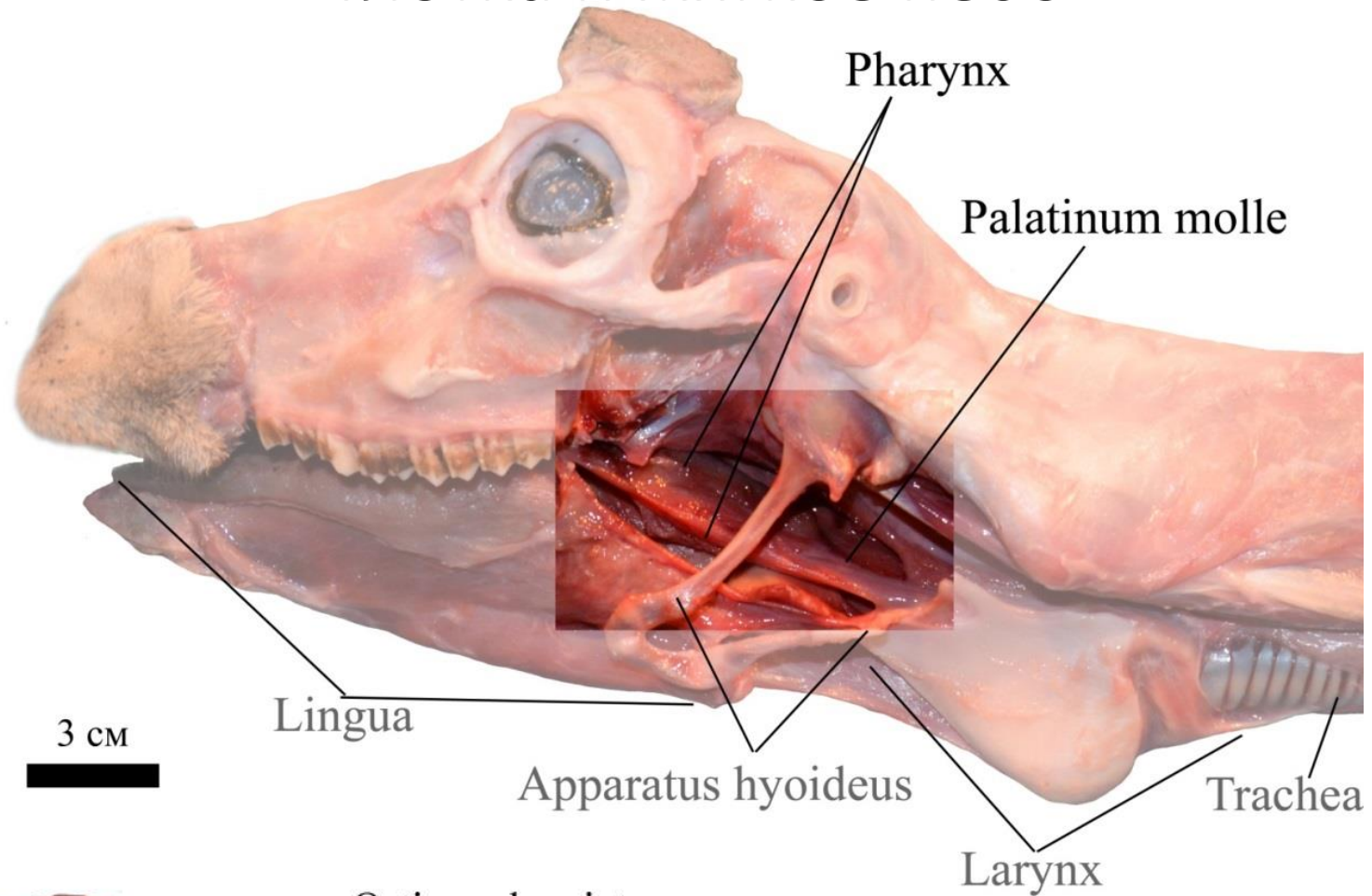
Взрослые	297±34мм	269±22мм
----------	----------	----------

Ротовой ВТ	самцы	самки
------------	-------	-------

117±11мм	
----------	--

277±37мм	241±3мм
----------	---------

Глотка и мягкое небо



Длина мягкого неба

Новорожденные:

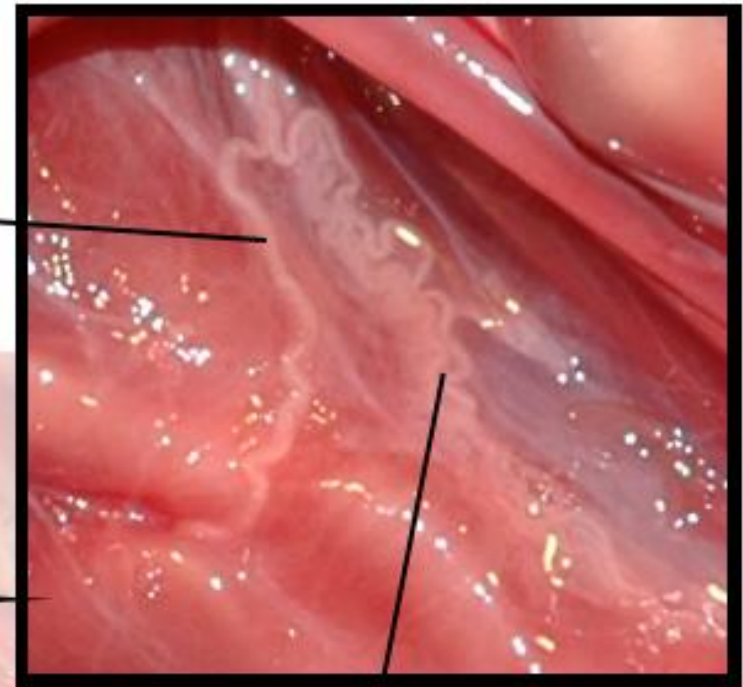
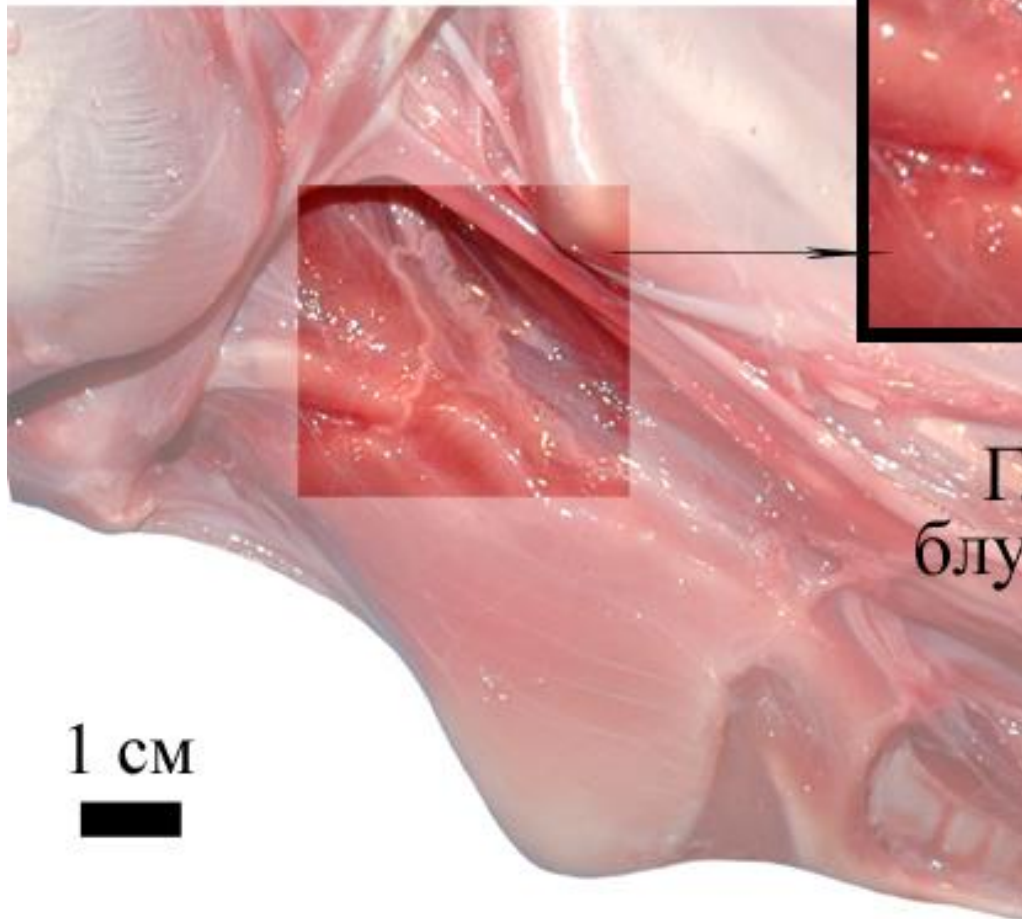
27 ± 2 мм (N=4),

Взрослые: самцы 75 ± 8 мм (N=3)

самки 67 ± 5 мм (N=3)⁴²

Нервы глоточной области

Гортанная ветвь
блуждающего нерва



Глоточная ветвь
блуждающего нерва

1 см



Активное оттягивание гортани

Ретракторы: *m. sternothyroideus* (грудинно-щитовидная) и *m. sternohyoideus* (грудинно-подъязычная)

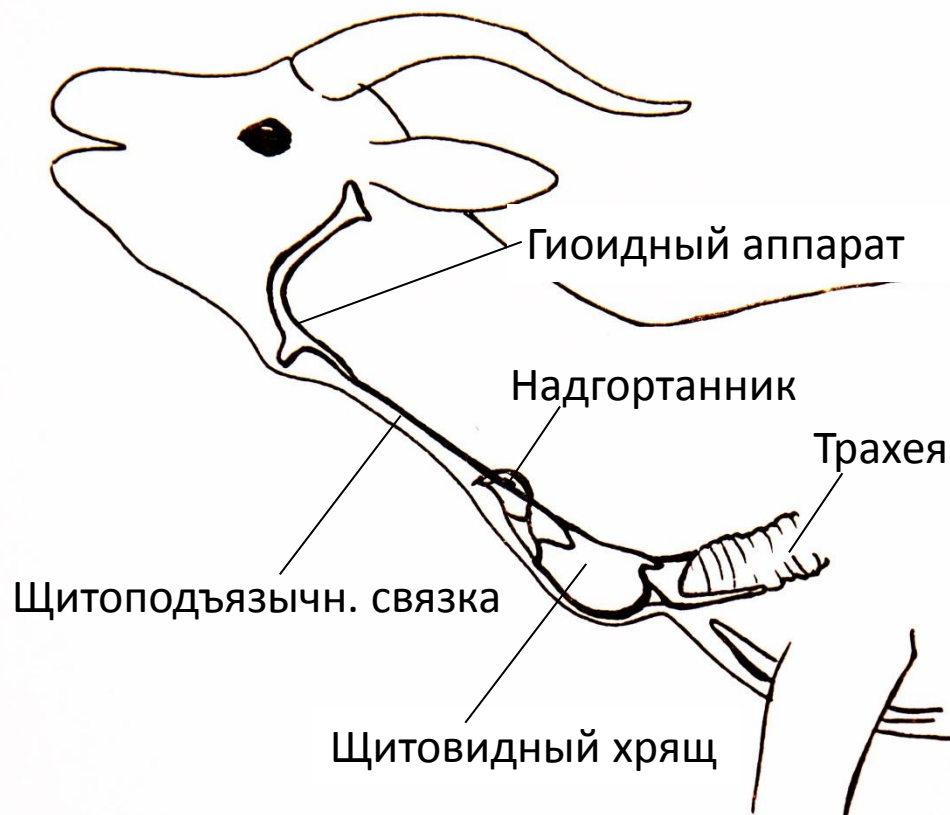


Активное оттягивание гортани. Гонные крики самца.

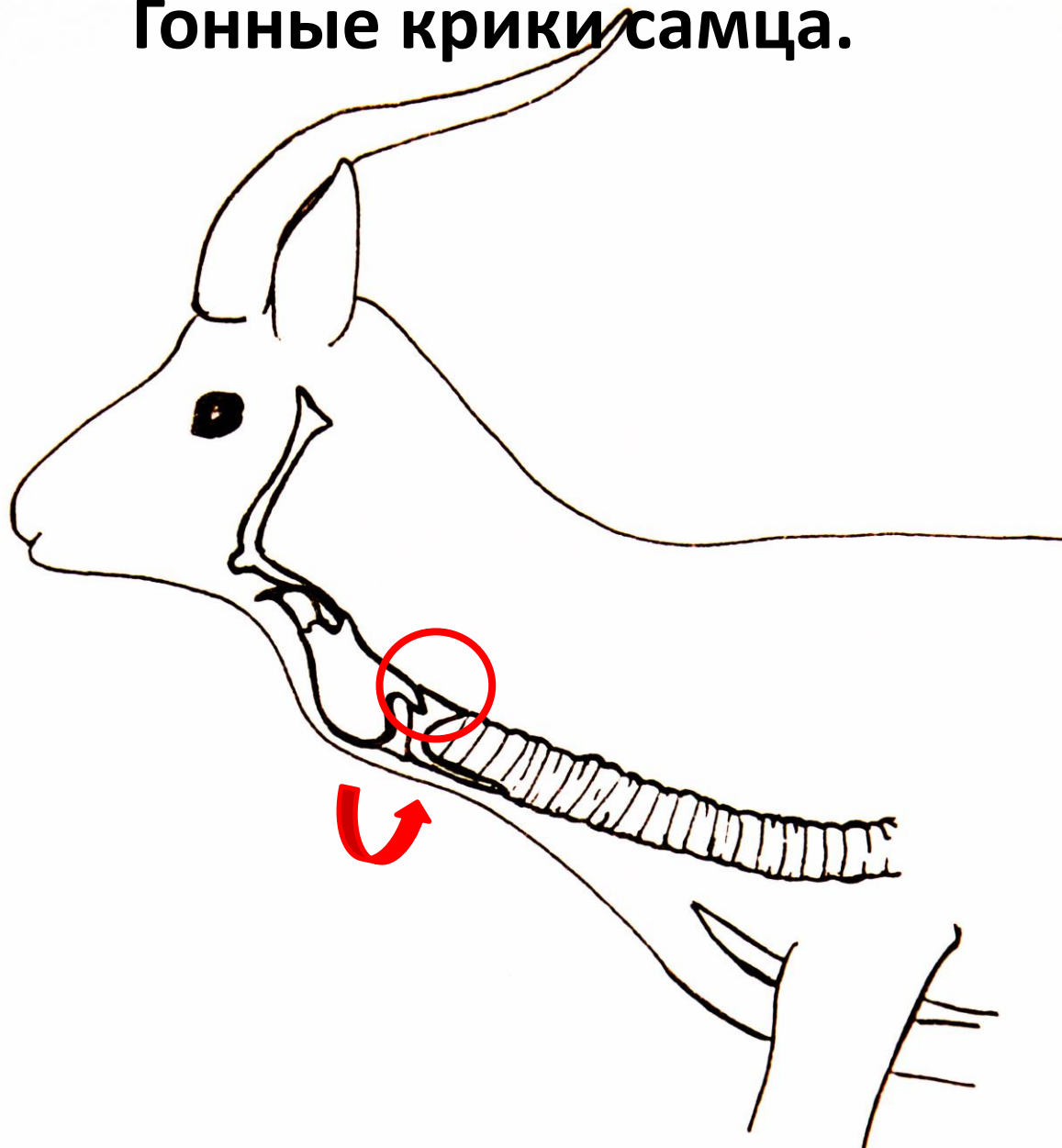
В положении покоя



Во время крика



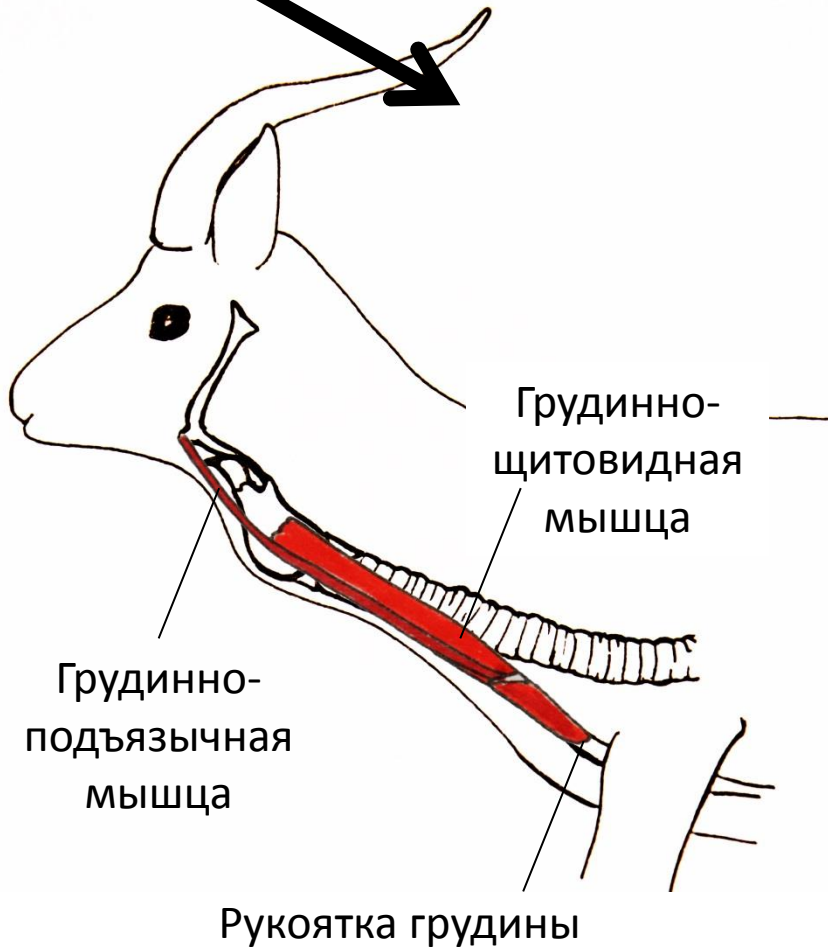
Активное оттягивание гортани. Гонные крики самца.



Активное оттягивание гортани

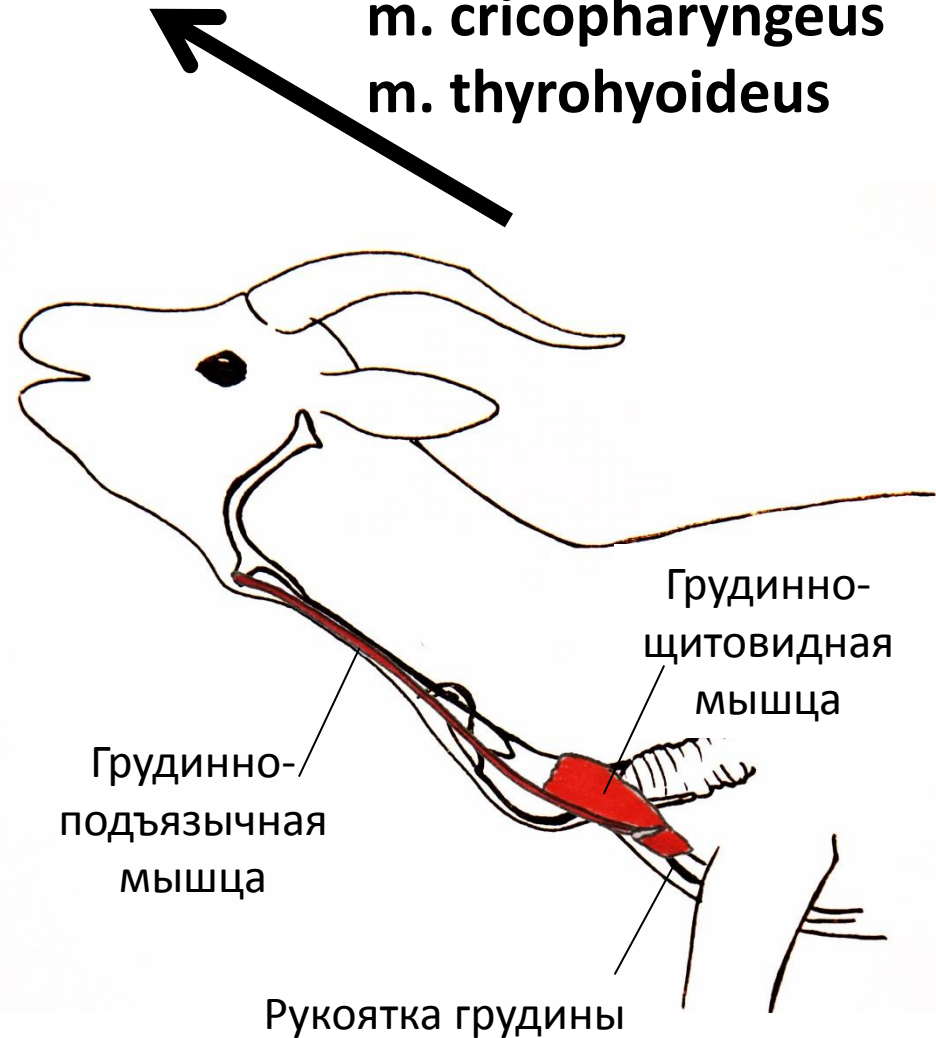
Ретракторы:

m. sternothyroideus
m. sternohyoideus



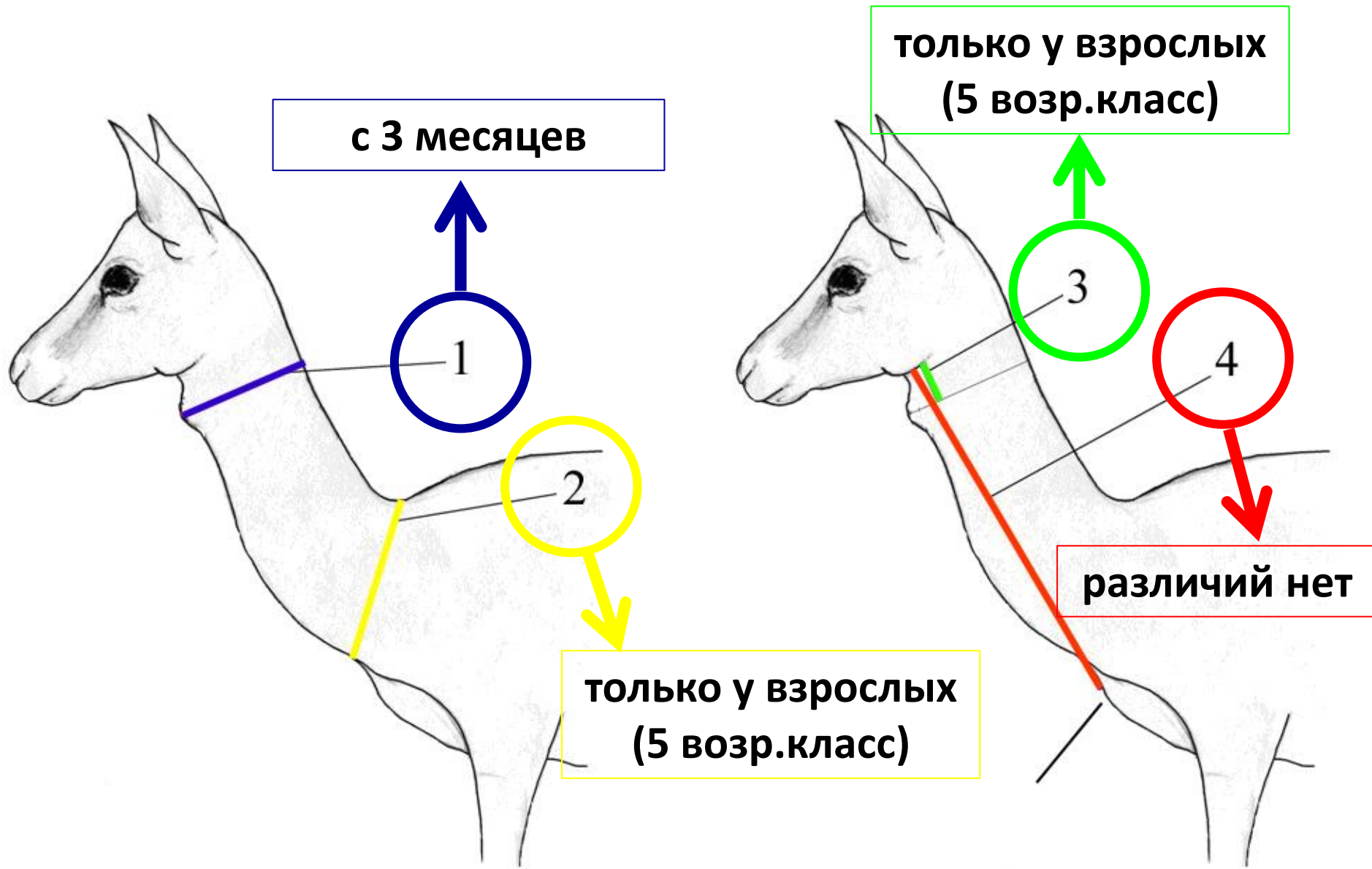
Протракторы:

m. thyropharyngeus
m. cricopharyngeus
m. thyrohyoideus



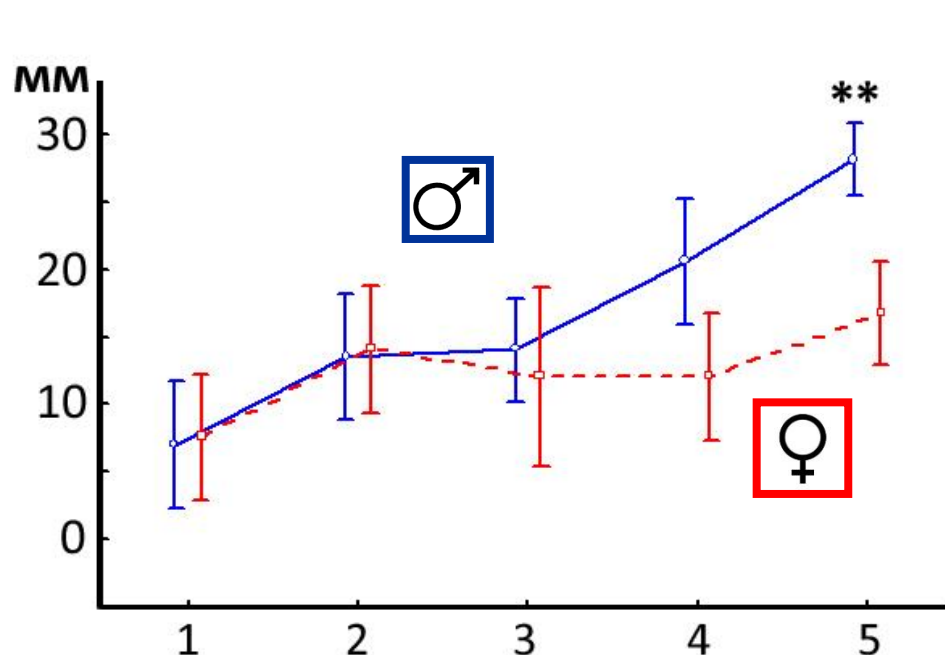


Возникновение половых различий во внешних промерах шеи

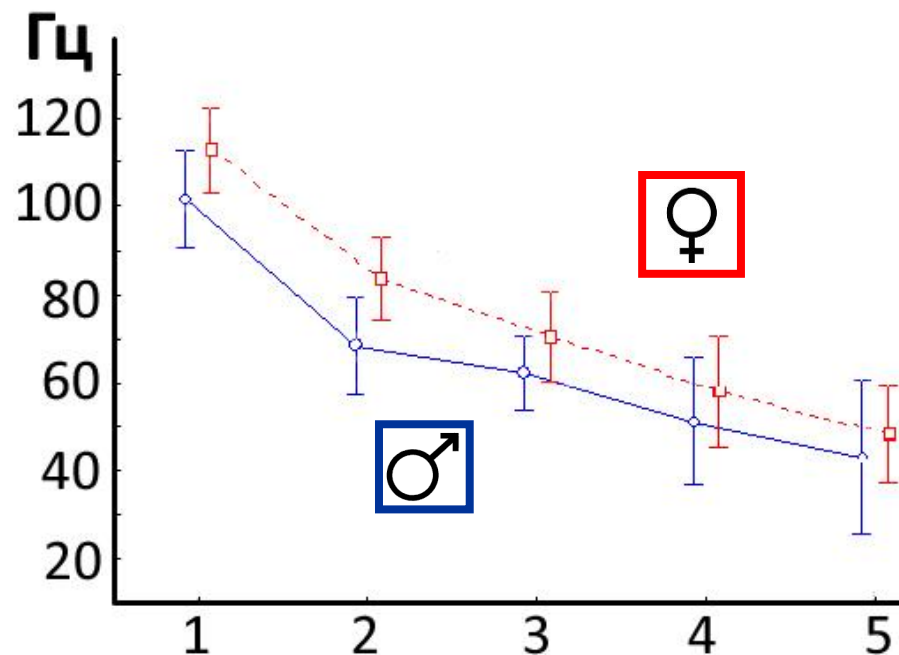


Длина голосовых связок и основная частота

Длина голосовых связок



Основная частота звуков



возрастные классы

Половые различия
взрослых

69%

Различия в
массе тела

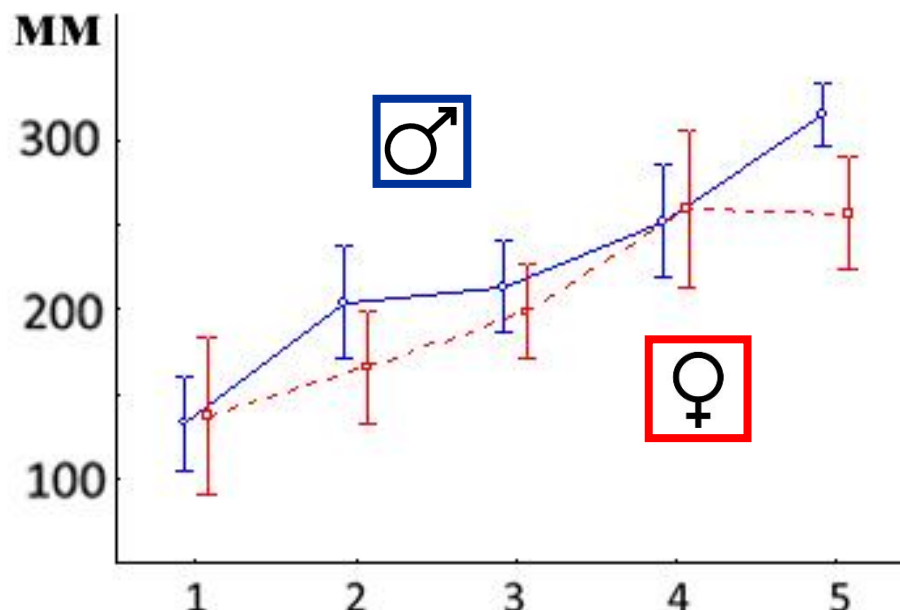
23%

Половые различия
взрослых

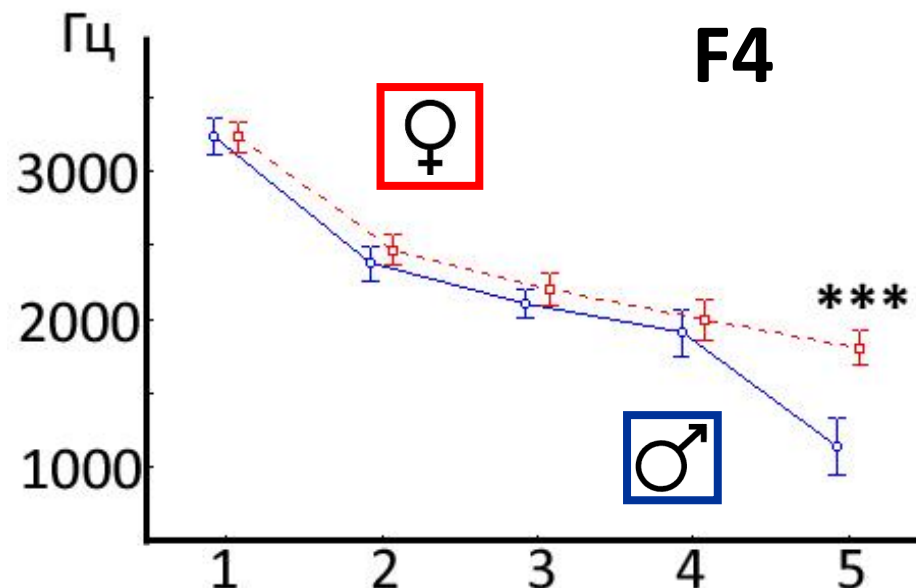
13 %

Длина вокального тракта и форманты

Длина носового ВТ



Форманты носовых звуков



возрастные классы

Половые различия
взрослых

17%

Различия в
массе тела

23%

Половые различия
взрослых

42%

Половые различия

Размер гортани и
голосовых связок

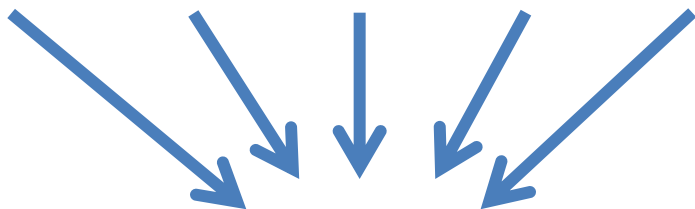


1	2	3	4	5
---	---	---	---	---

Самцы кричат носовые звуки
не с максимально низкой
основной частотой - 43 Гц
(во время гона – 22 Гц)

Основная частота

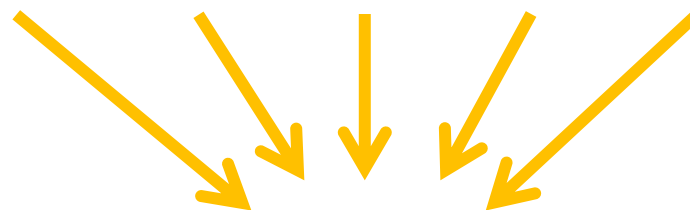
1	2	3	4	5
---	---	---	---	---



различий нет

Длина носового тракта

1	2	3	4	5
---	---	---	---	---



различий нет

Формантные частоты



1	2	3	4	5
---	---	---	---	---

?

Самцы сильнее оттягивают
гортань во время криков

Спасибо!