

На правах рукописи

МАТРОСОВА Вера Анатольевна

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ КРАПЧАТОГО
(*Spermophilus suslicus*) И ЖЁЛТОГО
(*S. fulvus*) СУСЛИКОВ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

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

Москва

2009

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

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Володин Илья Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Чабовский Андрей Всеволодович,
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова

кандидат биологических наук
Попов Сергей Владиленович,
Отдел научных исследований
Московского зоологического парка

Ведущая организация: Естественно-географический факультет
Пензенского государственного педагогического
университета имени В.Г. Белинского

Защита состоится 30 ноября 2009 г. в 15 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат диссертации разослан 20 октября 2009 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Коммуникативное поведение лежит в основе образования и поддержания социальных связей между особями (обзор: Insley et al., 2003). Изучение внутривидовой изменчивости поведения, в том числе акустического, позволяет ответить на вопросы о причинах, определяющих распознавание социальных партнёров, детёнышей, родственников и соседей. Это дает возможность выявить поведенческие механизмы формирования социального окружения конкретных особей или разных половозрастных групп.

Звук – комплексный сигнал, несущий информацию о самых разных особенностях отправителя. Индивидуальные признаки в звуках служат предпосылкой для образования и поддержания персонализированных связей между особями (к примеру, Durbin, 1998; Frommolt et al., 2003; McComb et al., 2003); признаки пола – для распознавания полового партнёра (Tomaszycki et al., 2001), признаки возраста способствуют осуществлению родительской заботы (Cheney, Seyfarth, 1990; Nesterova, 1996; Blumstein, Daniel, 2004), а признаки родства обеспечивают функционирование механизма отбора родичей (Gouzoules, Gouzoules, 1990; Lemasson et al., 2003).

Внутривидовая изменчивость структуры звуков является основой для естественного отбора и эволюции адаптивных признаков звуковых сигналов. Однако до сих пор мало изучены диапазоны этой изменчивости на уровне видов и родов, а также признаки криков, ответственные за кодирование разных типов информации (к примеру, Blumstein, Munos, 2005). Чрезвычайно скудны сведения о поддержании стабильности во времени характеристик криков у млекопитающих (Butynski et al., 1992; Reby et al., 1998; Чулкина и др., 2006). Недостаточно изучена связь между особенностями биологии видов и структурной изменчивостью звуков.

Звуковая сигнализация об опасности широко распространена среди грызунов открытых пространств, живущих в плотных колониях, и встречается у всех видов наземных беличьих (Никольский, 1984, 1992; Blumstein, 2007). Объектами нашего исследования послужили два вида сусликов – крапчатый *Spermophilus suslicus* и жёлтый *S. fulvus*. Несмотря на многие сходные черты, эти виды различаются рядом особенностей биологии и жизненного цикла, которые позволяют рассматривать их как занимающих крайние полюса среди сусликов рода *Spermophilus*.

Цели и задачи исследования. Целью данной работы была оценка внутривидовой изменчивости звуковой сигнализации и стабильности характеристик криков у двух видов наземных беличьих. В рамках поставленной цели мы решали следующие задачи:

- 1) провести описание структурного разнообразия криков крапчатого и жёлтого сусликов в ситуации дискомфорта;
- 2) изучить соотношение изменчивости признаков, определяющих индивидуальную, половую и возрастную принадлежность криков тревоги крапчатого и жёлтого сусликов;
- 3) изучить изменения частотных параметров криков тревоги у крапчатых и жёлтых сусликов в процессе взросления;

4) изучить стабильность индивидуальных признаков в криках тревоги крапчатых и жёлтых сусликов с течением времени;

5) оценить влияние родства на структуру криков тревоги самок жёлтых сусликов;

6) протестировать применимость используемой методики записи звуков из живоловок на свободно перемещающихся особях жёлтого суслика.

Научная новизна работы. Впервые описано структурное разнообразие вокализаций у двух евразийских видов сусликов. Подробно проанализировано соотношение разных форм изменчивости крика тревоги как для самцов и самок, так и для разных возрастных групп. Впервые исследованы изменения параметров криков в процессе взросления одних и тех же особей у двух видов сусликов. Обнаружено необычное для млекопитающих сходство основных частот криков тревоги между детёнышами и взрослыми крапчатых и жёлтых сусликов, несмотря на значительные различия в весе тела, длине черепа и размерах гортани. Для объяснения этого явления выдвинута гипотеза «вокальной мимикрии» детёнышей под взрослых для снижения связанного с возрастом риска хищничества. Впервые для свободноживущих млекопитающих проведена оценка стабильности акустических признаков, определяющих индивидуальную специфичность криков тревоги, как на коротких, так и на длинных временных промежутках.

Практическое значение работы. Оценен потенциал использования акустического мониторинга сусликов в природных популяциях. Запись криков тревоги из живоловок предложена как хорошая и методически оправданная альтернатива сбору акустических записей от животных с поля. Проведен биоакустический анализ, основанный на структуре криков, результаты которого могут быть использованы как диагностический метод для поиска зон межвидовой гибридизации (Никольский и др., 1984; Никольский, Стариков, 1997; Ermakov et al., 2002; Титов и др., 2005). Результаты диссертации с 2004 года используются в курсе «Биоакустика высших позвоночных» биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на Международном совещании «Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана)» (Саратов, 2004), на V Международном симпозиуме по физиологии и поведению (Берлин, Германия, 2004), на Международной научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005), на Российской научной конференции «Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия» (Москва, 2005), на I и II Совещаниях по европейскому суслику (Фелшотарканы, Венгрия, 2006, Св. Ян под скалой, Чехия, 2008), на VIII Съезде Териологического общества (Москва, 2007), на XXI Международном биоакустическом конгрессе (Павия, Италия, 2007), на IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007), и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 19 научных работ, из которых 3 – статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 171 стр. печатного текста и состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 273 работы, из них 211 на иностранных языках. Работа содержит 36 таблиц и 42 рисунка.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обосновывается актуальность темы, формулируется цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы:

Звуковая сигнализация об опасности у грызунов открытых пространств

Сделан обзор ключевых работ, посвященных обсуждению основных гипотез, выдвинутых для объяснения эволюции и функции тревожной коммуникации у наземных беличьих. Рассмотрены два главных методических подхода к изучению тревожной звуковой коммуникации. Первый основан на анализе структурных признаков криков тревоги и сравнении их видовых особенностей. Второй основан на оценке поведенческих реакций животных на проигрывание им записей конспецифических вокализаций.

ГЛАВА 2. Объекты исследования

Подробно описано систематическое положение и биология каждого из исследованных видов. Были выбраны два вида сусликов, относящихся к разным под родам – настоящих (*Citellus*) и пустынно-степных (*Colobotis*) сусликов. Крапчатый суслик – некрупный грызун с низкой степенью социальной зависимости, который обитает в относительно «закрытых» травянистых местообитаниях (Лобков, 1999). Напротив, жёлтый суслик – самый крупный представитель рода. Он заселяет разнообразные «открытые» местообитания и характеризуется относительно высокой степенью социальной зависимости (Чабовский, 2005; Попов, 2007). Поселения, в которых мы проводили изучение акустического поведения двух видов сусликов, характеризовались высокой численностью животных, а также находились под длительным наблюдением (к примеру, Стуколова и др., 2006; Шилова и др., 2006; Бабицкий, 2008), что позволило провести многолетнее исследование на особях известного пола и возраста.

ГЛАВА 3. Материал и методы

Приведены сведения о местах сбора данных, числе особей, количестве собранного и проанализированного материала и способах его обработки. Весь материал был собран от свободноживущих индивидуально меченых животных известного пола и возраста в двух природных поселениях, расположенных на северных границах ареалов обоих видов.

В работе были использованы записи криков от 82 взрослых (т.е. в возрасте 1 год и старше) и 47 детёнышей крапчатого суслика, а также 64 взрослых и 49

детёнышей жёлтого суслика (Табл. 1). Крики тревоги крапчатых сусликов были записаны в 2003-2008 годах в поселении «Великое поле» (Зарайский р-н, Московская обл.). Крики тревоги жёлтых сусликов были записаны в 2005-2008 годах в селе Дьяковка (Краснокутский р-н, Саратовская обл.). Всего было собрано более 80 часов записей от крапчатых сусликов и более 45 часов записей от жёлтых сусликов (Табл. 1).

Таблица 1. Объем материала, использованного в различных направлениях исследования.

Вид	Года записей	Направление исследования	Кол-во особей	Кол-во криков
<i>S. suslicus</i>	2003-2004	Структурное разнообразие криков вокального репертуара	47	1313
<i>S. fulvus</i>	2005-2008		59	828
<i>S. suslicus</i>	2003-2006	Индивидуальные, половые и возрастные особенности структуры криков тревоги	96	949
<i>S. fulvus</i>	2005-2008		100	984
<i>S. suslicus</i>	2003-2004	Изменения частоты криков тревоги в течение взросления	68	659
	2006-2008		7	136
<i>S. fulvus</i>	2005		50	500
	2005-2008		8	145
<i>S. suslicus</i>	2003-2006	Стабильность индивидуальных признаков в криках тревоги с течением времени	20	790
<i>S. fulvus</i>	2005-2007		22	425
<i>S. fulvus</i>	2005-2006	Родственные особенности в структуре криков тревоги	30	285
<i>S. fulvus</i>	2008	Сравнение структуры криков тревоги, издаваемых из живоловок и с поля	10	243

Сидящие в живоловках суслики издавали крики в ответ на присутствие рядом наблюдателя или дополнительную стимуляцию взмахами руки, которая прекращалась, как только животное начинало кричать. Запись криков производили с фиксированного расстояния перед определением индивидуальной принадлежности (номера), пола и веса. Эти крики были названы нами криками тревоги, поскольку их издавали в оборонительном контексте сидящие в живоловках суслики. Сигнал предупреждения об опасности крапчатого и жёлтого сусликов (Никольский, 1979) представляет собой последовательность криков, которая обычно сопровождается специфическим комплексом двигательных демонстраций – позой столбиком или кричанием из норы, когда видна только голова животного. Поскольку в нашем случае крики могли быть нерегулярными, и животные были лишены возможности проявлять естественное защитное поведение, мы предпочли использовать для обозначения издаваемых ими криков более общий термин крик тревоги (alarm call), широко применяемый в литературе.

Для записи криков были использованы аналоговый кассетный магнитофон Marantz-PMD-222 с электретным микрофоном кардиоидной направленности

AKG-C1000S или цифровой магнитофон Marantz-PMD-671 с конденсаторным микрофоном Sennheiser K6 ME-64, которые обеспечивали качественную аудиозапись в диапазоне 40-14000 Гц (для аналогового) и 40-24000 Гц (для цифрового магнитофона). Оцифровка всех звуков (с частотой дискретизации 24 кГц и разрешением 16 бит) и последующий спектрографический анализ были проведены с помощью профессиональной программы для анализа звуков Avisoft SASLab Pro v. 4.2. По спектрограммам звуков измеряли частотные и временные параметры, подробное описание которых приведено ниже.

Статистическая обработка была проведена в пакете программ STATISTICA 6.0. Проверку значений параметров криков на нормальность проводили с помощью теста Колмогорова-Смирнова. Для оценки влияния факторов индивидуальности, пола и возраста, а также фактора времени на структуру криков тревоги, мы использовали методы многомерной статистики: обобщенную линейную модель (GLM), многофакторный дисперсионный, дискриминантный и кроссвалидационный анализы. Для расчёта случайных величин правильного причисления при дискриминантном анализе применяли процедуру рандомизации (Solow, 1990), позволяющую учесть неполную независимость некоторых акустических параметров. Для сравнения полученных нами реальных величин правильного причисления криков к особи между собой, мы использовали критерий χ^2 для матрицы 2x2. Для сравнения независимых выборок использовали непараметрический *U*-критерий Манна-Уитни. Для оценки изменений значений акустических параметров в зависимости от массы тела использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмана. Для сравнения между собой зависимых выборок использовали непараметрический *T*-критерий Вилкоксона для сопряженных пар значений и тест Фишера. Все средние значения приведены как среднее \pm SD. Все тесты были двухсторонними, различия считали достоверными при $P < 0,05$.

3.1. Спектрографический анализ криков тревоги. Крики тревоги крапчатого суслика длительные, одиночные, высокочастотные, слабо модулированные по частоте. Они издаются сериями с интервалами между криками, превосходящими длительность самого крика (Никольский, 1979; Никольский и др., 1984; Володин, 2005) (Рис. 1). Для каждого крика измеряли 8 частотных параметров, 1 энергетический, 1 временной, а также 2 параметра, описывающих контур основной частоты (Рис. 1, Табл. 2).

Крики тревоги жёлтого суслика короче и ниже по основной частоте, чем у крапчатого, и организованы в ряды от 2 до 16 сильно модулированных по частоте нот (Рис. 2). Ряды, в свою очередь, издаются сериями с интервалами значительно большими, чем длительности самих рядов (Никольский, 1979; Титов и др., 2005). Для каждого крика измеряли 3 временных параметра, 4 частотных и 1 энергетический (Рис. 2, Табл. 3).

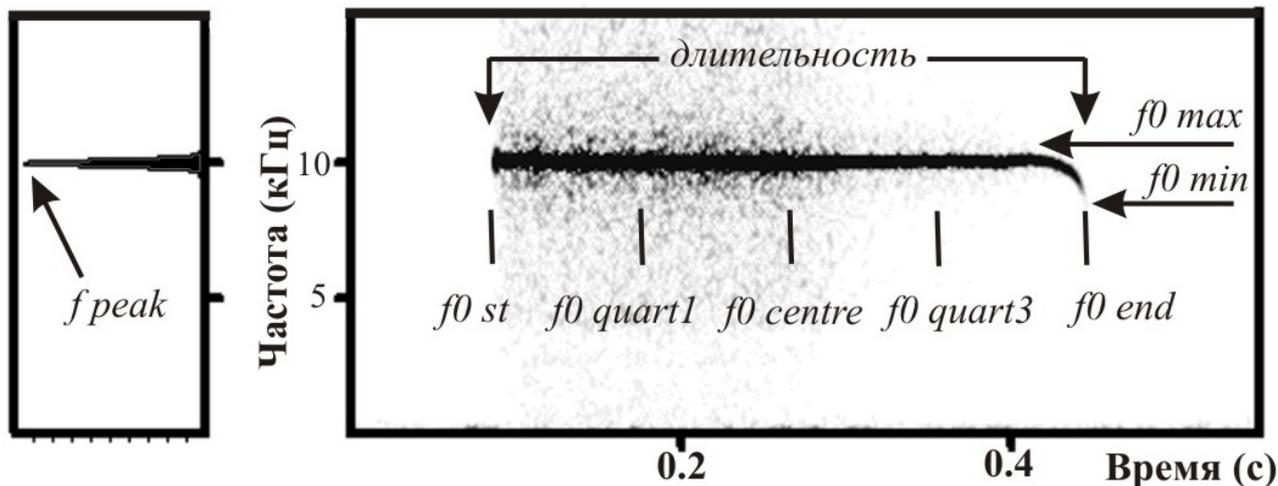


Рисунок 1. Измеряемые параметры в крике тревоги крапчатого суслика. В левом окне изображён энергетический спектр, в правом – спектрограмма.

Таблица 2. Измеряемые параметры криков тревоги крапчатого суслика.

Параметр крика тревоги	Описание параметра
$f0_{st}$	Основная частота в начале крика (кГц)
$f0_{quart1}$	Основная частота в первой четверти крика (кГц)
$f0_{centre}$	Основная частота в центре крика (кГц)
$f0_{quart3}$	Основная частота в третьей четверти крика (кГц)
$f0_{end}$	Основная частота в конце крика (кГц)
$f0_{max}$	Максимальное значение доминантной частоты, выбранное автоматически из 22 значений (кГц)
$f0_{min}$	Минимальное значение доминантной частоты, выбранное автоматически из 22 значений (кГц)
f_{peak}	Доминантная частота крика (кГц)
bnd_{mean}	Ширина частотного пика крика тревоги на уровне -20 дБ от максимума (кГц)
$длительность$	Длительность крика (мс)
$коэффициент наклона$	Направление хода модуляции основной частоты в каждой из 22 последовательных точек измерений
$коэффициент изгиба$	Число всех экстремумов (локальных максимумов и минимумов) контура основной частоты

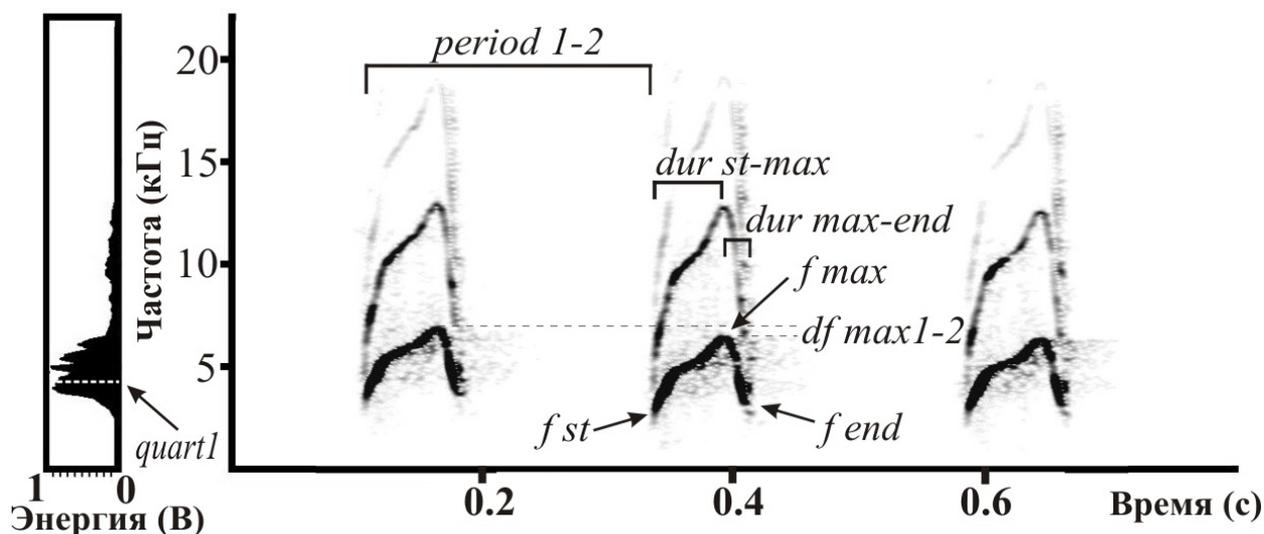


Рисунок 2. Измеряемые параметры в крике тревоги жёлтого суслика. В левом окне изображён энергетический спектр, в правом – спектрограмма.

Таблица 3. Измеряемые параметры криков тревоги жёлтого суслика.

Параметр крика тревоги	Описание параметра
$f_0\ st$	Основная частота в начале второй ноты в ряду (кГц)
$f_0\ end$	Основная частота в конце второй ноты в ряду (кГц)
$f_0\ max$	Максимальное значение доминантной частоты второй ноты в ряду (кГц)
$df\ max\ 1-2$	Разница между максимальными частотами первой и второй нот в ряду (кГц)
$quart1$	Значение первой энергетической квантили второй ноты в ряду (кГц)
$period\ 1-2$	Период следования между началом первой и второй нот в ряду (мс)
$dur\ st-max$	Длительность от начала второй ноты в ряду до точки с максимальной частотой (мс)
$dur\ max-end$	Длительность от точки с максимальной частотой до конца второй ноты в ряду (мс)

ГЛАВА 4. Структурное разнообразие криков, издаваемых сусликами в ситуации дискомфорта

До настоящего времени для крапчатого и жёлтого сусликов была описана акустическая структура только свистового сигнала предупреждения об опасности (Никольский, 1979, 1984; Володин, 2005; Титов, 2009; Шмыров, 2009). В главе приведены спектрограммы и подробное описание структурного разнообразия криков взрослых животных. Для обоих видов описаны как тональные (свистовой крик тревоги, щебет, визг), так и широкополосные (хрюканье, трещание, стрёкот, ворчание, шумное дыхание) крики. Несмотря на различия в биологии видов, наборы используемых типов криков жёлтого и крапчатого сусликов оказались принципиально сходными: из 8 описанных типов криков крапчатые суслики использовали 7 (кроме визга), тогда как жёлтые – 6 типов (кроме щебета и стрёкота). Тональные типы криков значительно различались по структуре у крапчатого и жёлтого сусликов, широкополосные типы криков были сходными у обоих видов.

ГЛАВА 5. Индивидуальные, половые и возрастные особенности структуры криков тревоги и соотношение этих форм изменчивости

Крики тревоги наземных беличьих содержат информацию о поле, возрасте, и индивидуальных особенностях кричащего животного. Индивидуальная специфичность структуры криков тревоги была найдена у двух видов сурков (Nikol'skii, Suchanova, 1994; Blumstein, Munos, 2005) и двух видов сусликов (McCowan, Hooper, 2002; Володин, 2005). Для суслика Ричардсона *S. richardsonii* и желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris* была показана способность различать крики тревоги знакомых и незнакомых особей (Hare, 1998; Blumstein, Daniel, 2004). Половые особенности в структуре криков тревоги были обнаружены у желтобрюхого сурка (Blumstein, Munos, 2005). Различия в структуре криков тревоги взрослых и детёнышей были найдены у чернохвостой луговой собачки *Synomys ludovicianus* (Owings, Loughry, 1985), степного сурка *M. bobak* (Nesterova, 1996; Никольский, 2007), желтобрюхого сурка (Blumstein, Munos, 2005) и малого суслика *S. pygmaeus* (Никольский, 2007). До настоящего времени, соотношение половой, возрастной и

индивидуальной изменчивости крика тревоги было описано только для одного вида наземных беличьих – желтобрюхого сурка (Blumstein, Munos, 2005).

Целью данного раздела было сравнительное изучение соотношения между признаками криков тревоги, кодирующих индивидуальную, половую и возрастную принадлежность у двух видов сусликов.

В данную работу были включены записи криков тревоги 52 взрослых (26 самцов и 26 самок) и 44 детёнышей (23 самцов и 21 самок) крапчатого суслика, и 50 взрослых (25 самцов и 25 самок) и 50 детёнышей (25 самцов и 25 самок) жёлтого суслика.

5.1. Крапчатый суслик. Обобщенная линейная модель (GLM) показала, что на структуру криков тревоги наиболее сильно влиял фактор «индивидуальность», влияние фактора «возраст» проявлялось слабо, влияние фактора «пол» не прослеживалось вовсе.

Дискриминантный анализ показал 56,1% правильного причисления криков тревоги к полу, 73,7% – к возрасту и 75,6% – к особи (Рис. 3). Все величины процентов правильного причисления были достоверно выше случайных величин, то есть крики тревоги содержали информацию о поле, возрасте и индивидуальной принадлежности кричащего животного. Однако величина причисления к особи превзошла случайную величину в 11 раз, причисление к возрасту было лишь немного больше случайной величины, а причисление к полу оказалось близко к случайной величине (Рис. 3). Судя по набору «ключевых» для дискриминации параметров криков, изменчивость криков тревоги, связанная с полом и возрастом, была во многом основана на индивидуальных особенностях криков животных, включённых в анализ.

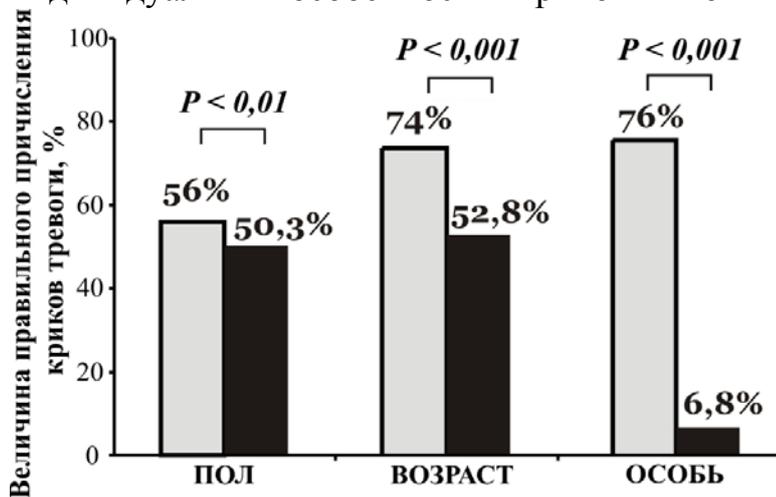


Рисунок 3. Сравнение величин правильного причисления криков крапчатого суслика (серые столбцы) к полу, возрастной группе или особи со случайными величинами правильного причисления (чёрные столбцы).

5.2. Жёлтый суслик. Обобщенная линейная модель показала, что на структуру криков тревоги наиболее

сильно влиял фактор «индивидуальность», фактор «возраст» также достоверно влиял на большинство параметров крика тревоги, фактор «пол» оказывал достоверное влияние лишь на 3 параметра из 8, причём это влияние значительно уступало влиянию двух других факторов.

Дискриминантный анализ показал 64,3% правильного причисления криков к полу, 88,2% – к возрасту и 90,4% – к особи (Рис. 4). Все полученные величины процентов правильного причисления были достоверно больше случайных величин, то есть, крики тревоги жёлтого суслика, как и крапчатого, содержали информацию о поле, возрасте и индивидуальной принадлежности животного (Рис. 4). Только 2 из 4 «ключевых» параметра были общими при

классификации криков как к особи, так и к возрастной группе, и только 1 из 4 параметров – к особи и к полу. Таким образом, у жёлтого суслика изменчивость криков тревоги, связанная с полом и возрастом, была в меньшей степени основана на индивидуальных особенностях криков.

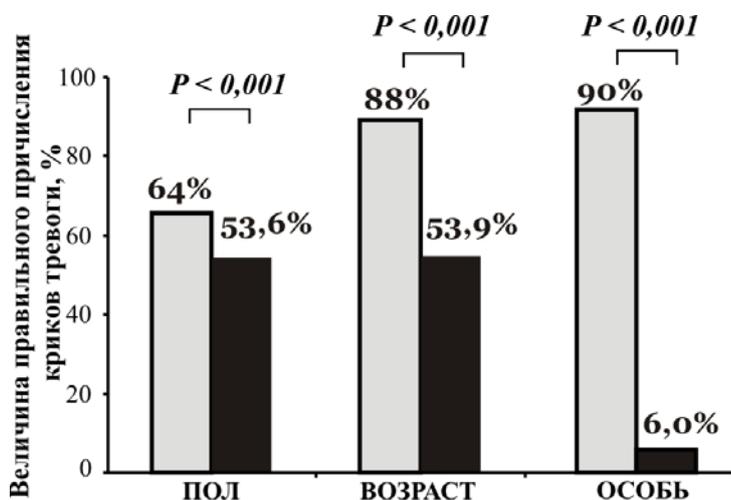


Рисунок 4. Сравнение величин правильного причисления криков жёлтого суслика (серые столбцы) к полу, возрастной группе или особи со случайными величинами правильного причисления (чёрные столбцы).

5.3. Сравнение внутривидовой изменчивости криков тревоги у трёх видов наземных беличьих.

Попарное сравнение двух видов сусликов между собой и с данными по желтобрюхому сурку (Blumstein, Munos, 2005) показало принципиальное сходство внутривидовой изменчивости акустического поведения у этих видов (Рис. 5), несмотря на значительные различия в некоторых чертах биологии, и в частности, в степени социальности (Чабовский, 2006). Следовательно, можно сопоставить различия в видовых системах тревожной коммуникации и в степени персонализации социальных отношений между особями у трёх видов наземных беличьих.

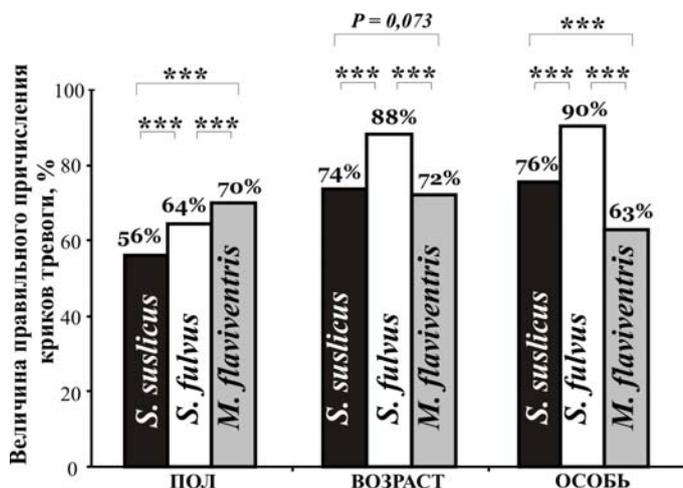


Рисунок 5. Сравнение величин правильного причисления криков к полу, возрастной группе или особи для крапчатого и жёлтого сусликов, а также для желтобрюхого сурка (по данным Blumstein, Munos, 2005), *** - $P < 0,001$.

5.4. Обсуждение.

В целом, сурки обладают прочными и продолжительными социальными связями между родичами. Однако желтобрюхий сурок находится на низкой ступени социальности в пределах рода *Marmota* (Armitage, 1999). Из всех *Spermophilus*, жёлтый суслик, благодаря крупным размерам тела и способности формировать матрилинейную структуру популяций, наиболее близок к желтобрюхому сурку (Попов, 2007). Напротив, крапчатый суслик менее социален, он не образует матрилинейных групп, и вес его тела небольшой по сравнению с другими сусликами (Чабовский, 2005). Таким образом, мы можем условно расположить эти три вида по мере возрастания степени социальности, которая увеличивается от крапчатого суслика к жёлтому и далее к желтобрюхому сурку.

Тем не менее, внутривидовая изменчивость акустического тревожного поведения у этих трёх видов показала больше сходства, чем различий. У всех этих видов выраженность индивидуальных особенностей в криках тревоги значительно превосходила признаки, связанные с полом и возрастом. Возможно, то, что ключи к индивидуальной принадлежности являются интегральными, «вбирая» в себя ключи к полу и возрасту, представляет собой общее правило для наземных беличьих.

ГЛАВА 6. Изменения основной частоты криков тревоги в процессе взросления

У млекопитающих вокальные ключи к размеру тела могут проявляться в длительности криков, их основной частоте, или в частотах формант (резонансных областей вокального тракта) (Fitch, Hauser, 2002). Для сурков и луговых собачек показана общая для млекопитающих закономерность: более высокие основные частоты криков тревоги детёнышей по сравнению с взрослыми (Owings, Loughry, 1985; Nesterova, 1996; Blumstein, Munos, 2005; Никольский, 2007). Однако данные для разных видов сусликов неоднородны: у малого суслика основная частота криков тревоги детёнышей была выше, чем у взрослых особей (Никольский, 2007), тогда как у калифорнийского *S. beecheyi* и суслика Ричардсона таких различий не было обнаружено (Hanson, Coss, 2001; Swan, Hare, 2008).

Целью данного раздела работы было 1) сравнение основных частот криков тревоги между детёнышами и взрослыми крапчатых и жёлтых сусликов; 2) исследование соотношения между весом тела, морфологическими параметрами гортани и основной частотой крика тревоги; 3) изучение характера изменения параметров крика тревоги у одних и тех же животных в процессе взросления.

6.1. Взрослые и детёныши: независимые выборки. В работу были включены записи криков тревоги 47 взрослых и 21 детёныша крапчатого суслика и 25 взрослых и 25 детёнышей жёлтого суслика. Большинство детёнышей были записаны в течение первой недели наземной активности после выхода на поверхность, то есть в возрасте 4-5 недель. Для аппроксимации линейных размеров взрослых и молодых сусликов мы промерили черепа 60 крапчатых (34 взрослых и 26 детёнышей) и 65 жёлтых (34 взрослых и 31 детёныша) сусликов из коллекции Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, а так же отпрепарировали и измерили гортани одного взрослого и одного детёныша каждого вида.

У крапчатого суслика не было обнаружено достоверных различий между возрастными в величинах как $f_0 \text{ max}$, так и $f \text{ peak}$ ($U=43006$, $P=0,29$ и $U=44406$, $P=0,66$, соответственно). Более того, у жёлтого суслика $f_0 \text{ max}$ была достоверно выше у взрослых особей, по сравнению с детёнышами ($U=26317$, $P<0,01$), тогда как $f \text{ peak}$ достоверно не различалась между возрастными ($U=29421$, $P=0,26$).

Однако вес тела и длина черепа взрослых животных были достоверно больше, чем у детёнышей как крапчатого ($U=8$, $P<0,001$ и $U=95$, $P<0,001$, соответственно), так и жёлтого суслика ($U=1$, $P<0,001$ и $U=17$, $P<0,001$, соответственно).

У обоих видов мы не обнаружили достоверной корреляции между средними значениями частот крика ($f\theta_{max}$ и f_{peak}) и весом тела особи ни в пределах каждой возрастной группы, ни для суммарной выборки для вида (Рис. 6). Значения коэффициентов корреляции были очень низкими и варьировали от 0,01 до 0,33 по модулю.

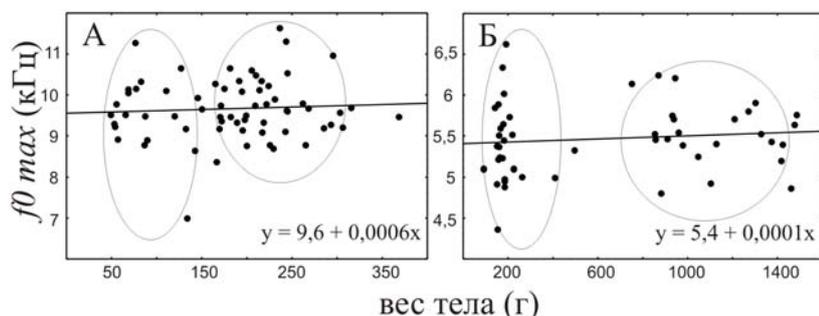


Рисунок 6. Взаимосвязи между весом тела и максимальной основной частотой ($f\theta_{max}$) криков тревоги у крапчатого (А) и жёлтого (Б) сусликов для общей выборки. Эллипсы охватывают подгруппы детёнышей (слева) и взрослых особей (справа).

Средний вес тела детёнышей крапчатого суслика составлял 40% от веса взрослых животных, тогда как средний вес детёнышей жёлтых сусликов – лишь 17% от веса взрослых. У обоих видов сусликов линейные размеры гортаней молодых особей были на 20-30% меньше, чем у взрослых, а длины черепов – меньше на 12-20%.

6.2. Особи в процессе взросления: зависимые выборки. Для сравнения изменения основных частот крика тревоги по мере взросления конкретных индивидуумов мы собрали дополнительные записи от 7 особей крапчатого суслика (1 самца, 6 самок) и 8 особей жёлтого суслика (3 самцов, 5 самок). Каждое животное мы записали дважды, *первая* запись была сделана в возрасте 4-5 недель (в течение первой недели наземной активности), а *вторая* – в возрасте одного года, после зимовки (интервал 340 ± 18 дней для крапчатого и 347 ± 32 дней для жёлтого). Также мы измерили *длительность* криков тревоги, чтобы проверить, не могут ли молодые суслики компенсировать свою способность удерживать основную частоту на уровне взрослых за счёт изменения временных параметров криков.

Эффекты взросления, оцененные отдельно для каждой конкретной особи, не показали каких-либо общих трендов в направленности изменений величины каждого из параметров крика тревоги. У 3 из 7 крапчатых сусликов и у 4 из 8 жёлтых сусликов $f\theta_{max}$ с возрастом снижалась, а у остальных особей – повышалась (Рис. 7). В то же время, за год, прошедший между первой и второй

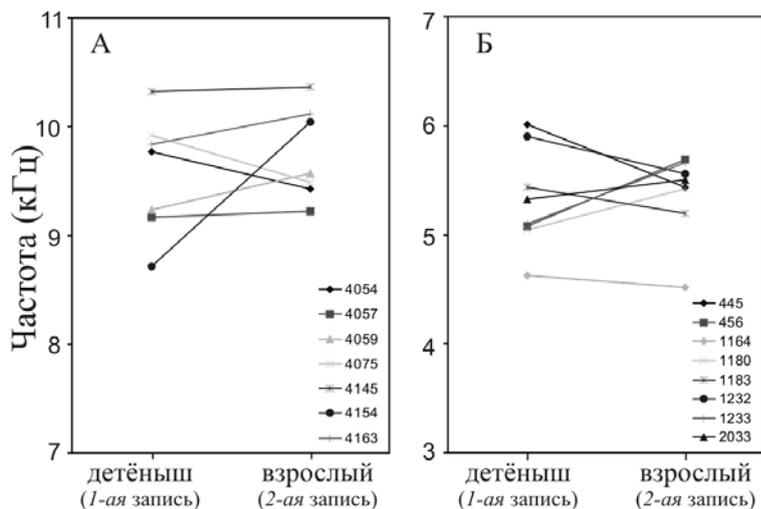


Рисунок 7. Изменения максимальной основной частоты криков тревоги ($f\theta_{max}$) в процессе взросления у индивидуальных животных. А) крапчатый суслик (N=7); Б) жёлтый суслик (N=8).

записями, масса тела у сусликов обоих видов увеличилась в 2-3 раза. Только у крапчатого суслика крики тревоги детёнышей уступали по длительности крикам тревоги взрослых, у жёлтого суслика возрастные изменения в длительности криков тревоги отсутствовали.

6.3. Обсуждение. Несмотря на хорошо выраженные и достоверные различия по размерам черепа и весу тела, по основной частоте крики тревоги детёнышей и взрослых у обоих видов сусликов не различалась. Мы также не обнаружили корреляции между основной частотой крика тревоги и весом тела в пределах возрастных групп двух видов. Единственным акустическим параметром, изменяющимся с возрастом, оказалась длительность крика тревоги у крапчатого суслика. Отсутствие различий в длительности криков взрослых и детёнышей у жёлтого суслика могло явиться следствием группировки отдельных нот крика тревоги в ряды, поскольку в течение вокализации перед каждой нотой жёлтый суслик делает дополнительные вдохи. В отличие от него, крапчатый суслик для производства каждой ноты использует полную ёмкость своих лёгких.

Мы предположили, что суслики могут активно манипулировать элементами своего вокального аппарата, подстраивая основную частоту крика тревоги (например, при помощи изменения длины вибрирующей порции голосовых связок, степени их натяжения, величины подсвязочного давления и т.д.). Подобные манипуляции могли позволять сусликам разрывать зависимость между размерами звукопроизводящего аппарата и основной частотой крика, как было показано ранее для человека (Fitch, Hauser, 1995; Bachorowski, Smoski, 2001), благородного оленя *Cervus elaphus* (Riede, Titze, 2008) и японских журавлей *Grus japonensis* (Klenova et al., 2007).

Мы обсуждаем три гипотезы, объясняющие факт отсутствия возрастных особенностей в основной частоте крика тревоги у взрослых и детёнышей двух видов сусликов, и делаем вывод о том, что с нашими данными согласуется гипотеза вокальной мимикрии детёнышей под взрослых. Поскольку смертность от хищников у детёнышей наземных беличьих гораздо выше, чем у перезимовавших взрослых животных (Sibly et al., 1997), можно предположить, что, понижая частоту своих криков тревоги до уровня взрослых, детёныши затрудняют свое обнаружение хищниками и снижают связанный с возрастом риск гибели. Поскольку среди наземных беличьих широко распространён инфантицид (Sherman, 1981; Ebensperger, 1998), такая вокальная мимикрия также может уменьшать вероятность быть обнаруженным и убитым конспецификом. Недавнее исследование, проведенное на сусликах Ричардсона, поддерживает эту гипотезу, поскольку взрослые суслики оказались неспособны различать проигрываемые крики тревоги детёнышей и взрослых своего вида (Swan, Hare, 2008).

ГЛАВА 7. Стабильность индивидуальных признаков в криках тревоги с течением времени

Реакции животных на крики конспецификов могут зависеть не только от выраженности индивидуальных признаков криков, но и от их стабильности с течением времени, которая необходима, чтобы надежно отличать соседей от

чужаков, родичей от неродственных особей, подающих надёжные сигналы о хищнике от «паникёров». Однако исследований устойчивости индивидуальных признаков в криках животных немного, и результаты их противоречивы. У нескольких видов была обнаружена высокая устойчивость индивидуальных признаков в криках с течением времени (к примеру, Lengagne, 2001; Grava et al., 2008; Klenova et al., 2009), для других было показано отсутствие стабильности индивидуальных признаков в криках (к примеру, Rukstalis et al., 2003; Puglisi, Adamo, 2004; Walcott et al., 2006).

Поскольку после выхода из спячки суслики должны восстанавливать прошлогодние социальные взаимоотношения со своими родичами, брачными партнёрами, соперниками и т.д., сохранение индивидуальности в криках тревоги может быть адаптивным.

Целью данного раздела работы была оценка стабильности акустических признаков, определяющих индивидуальную специфичность криков тревоги двух видов сусликов, записанных от одних и тех же животных через различные промежутки времени от 1 дня до 1 года.

В работу были включены записи криков тревоги 20 взрослых крапчатых сусликов (12 самцов и 8 самок) и 22 взрослых жёлтых сусликов (5 самцов и 17 самок). Для каждого из 20 крапчатых сусликов мы отобрали по 4 записи криков, сделанные со строго определёнными временными интервалами: 1-ая запись была сделана через 2-4 недели после выхода сусликов из спячки, 2-ая – с интервалом $0,8 \pm 0,7$ дней после 1-ой, 3-я – примерно через две недели ($11 \pm 1,7$ дней) после 1-ой, 4-ая запись была сделана через год по сравнению с 1-ой ($357,5 \pm 17,5$ дней). Для каждого из 22 жёлтых сусликов мы случайным образом выбрали по 2 записи криков («1-й год» и «2-й год»), разделённые периодом спячки (интервал времени составил $365,1 \pm 14,9$ дней).

7.1. Крапчатый суслик. Дисперсионный анализ показал, что фактор «индивидуальность» оказывал более сильное влияние на параметры криков тревоги, чем фактор «время».

Индивидуальные особенности наиболее ярко были выражены в частотных параметрах крика тревоги, в меньшей степени – в длительности, и в наименьшей степени в параметрах хода частотной модуляции. Из всех частотных параметров наиболее ярко индивидуальные особенности проявлялись в максимальной основной частоте крика тревоги (Рис. 8). Однако увеличение временного интервала между записями приводило к значительному

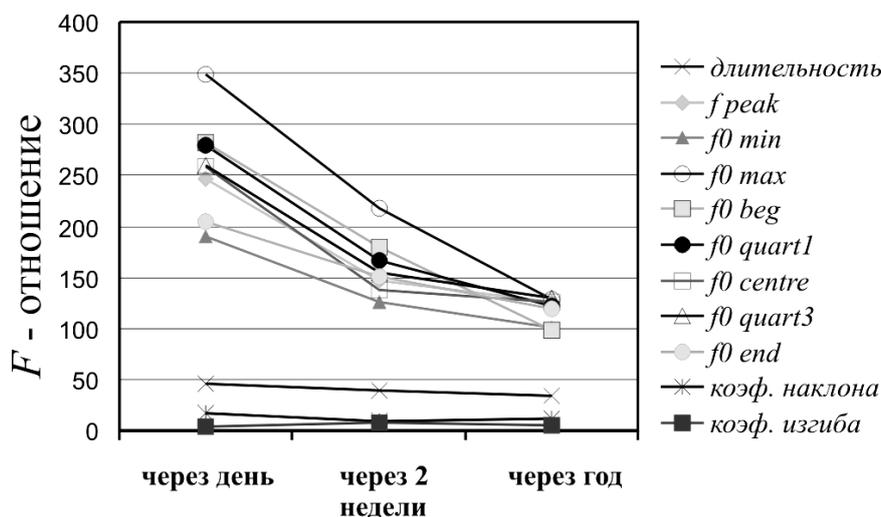


Рисунок 8. Величины F -отношений дисперсионного анализа для 11 измеряемых параметров криков тревоги крапчатого суслика в зависимости от величины интервала между записями.

снижению их выраженности во всех параметрах криков, особенно в частотных (Рис. 8). Величины F -отношений для длительности и двух коэффициентов, характеризующих ход частотной модуляции, очень слабо менялись с течением времени, то есть их потенциал для кодирования индивидуальных особенностей был стабильно низким (Рис. 8).

Кроссвалидация выборок по дискриминантным ключам 1 -ой записи показала неуклонное снижение процента правильного причисления криков к особи при увеличении временного интервала между записями (Рис. 9). Уже через день после 1 -й записи процент правильного причисления криков к особи достоверно снижался до 54,0% ($\chi^2_1=69,06$; $P<0,001$). Увеличение интервала между записями от одного дня до 2 недель также сопровождалось достоверным снижением процента правильного причисления криков до 34,2% ($\chi^2_1=14,82$; $P<0,001$). Однако проценты правильного причисления криков, записанных через две недели (34,2%) и через год (33,0%) не различались статистически ($\chi^2_1=0,02$; $P=0,89$) (Рис. 9). Вместе с тем, процент правильного причисления всегда достоверно превышал случайную величину (через день: $\chi^2_1=45,07$; $P<0,001$; через 2 недели: $\chi^2_1=7,93$; $P<0,01$; через год: $\chi^2_1=6,66$; $P<0,01$).

Индивидуальные величины правильного причисления криков тревоги всегда были очень высокими (от 60 до 100%), однако число особей, крики которых выделялись из общего массива с высокой вероятностью, постепенно снижалось с увеличением интервала между записями. Через год с вероятностью не ниже 50% из общей выборки выделялись крики тревоги только 6 из 20 (30%) крапчатых сусликов (4 самцов и 2 самок).

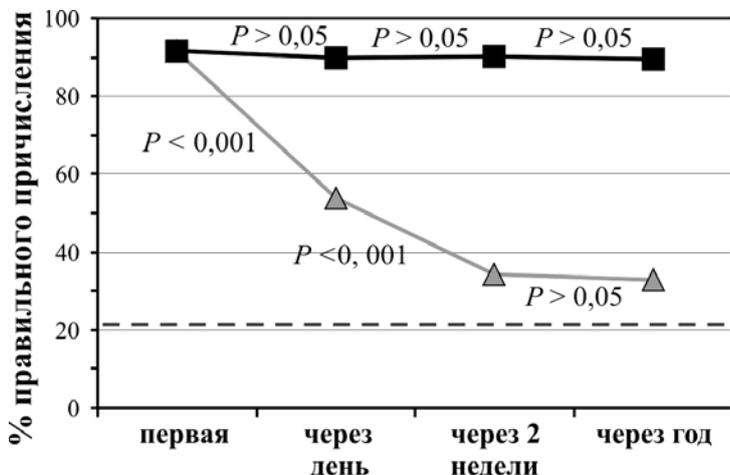


Рисунок 9. Средние для 20 крапчатых сусликов проценты правильного причисления криков тревоги к особи, рассчитанные на основе дискриминантного (чёрные квадраты) и кроссвалидационного (серые треугольники) анализов. Пунктиром показана величина случайного причисления криков к особи (21%).

7.2. Жёлтый суслик.

Дисперсионный анализ показал, что все параметры криков тревоги находились под достоверным и сравнимым по силе влиянием как фактора «год записи», так и фактора «индивидуальность».

Дискриминантный анализ, проведенный для криков 1 -го года, показал 94,4% правильного причисления криков к особи, для криков 2 -го года – 94,8% (Рис. 10). Обе величины были достоверно выше случайных величин причисления криков к особи (18,1%, $\chi^2_1=250,15$, $P<0,001$ и 17,9%, $\chi^2_1=251,67$, $P<0,001$, соответственно).

Кроссвалидация выборки криков тревоги 2 -го года по дискриминантным ключам 1 -го года показала достоверное снижение процента правильного причисления криков к особи до 29,2% ($\chi^2_1=188,27$; $P<0,001$), однако эта величина всё же достоверно превышала случайную ($\chi^2_1=7,06$; $P<0,01$) (Рис. 10).

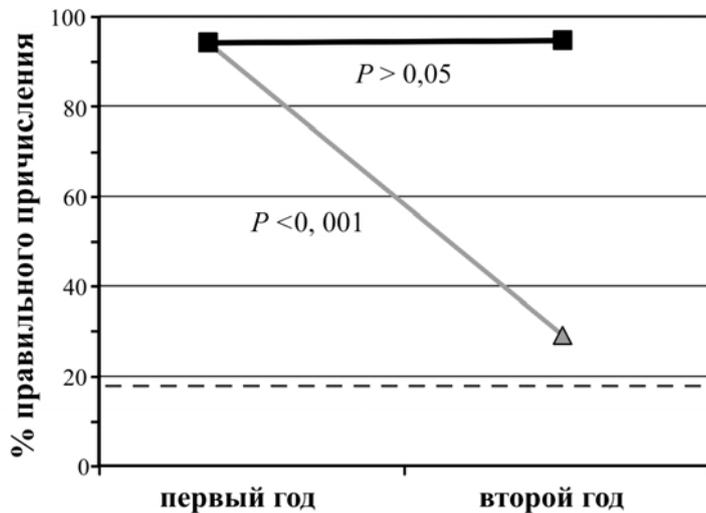


Рисунок 10. Средние для 22 жёлтых сусликов проценты правильного причисления криков тревоги к особи, рассчитанные на основе дискриминантного (чёрные квадраты) и кроссвалидационного (серые треугольники) анализов. Пунктиром показана величина случайного причисления криков к особи (18,1%).

Через год с вероятностью не ниже 50% из общей выборки выделялись крики тревоги только 6 из 22 (27%) жёлтых сусликов (1

самец, 5 самок). Ни возраст ($U=42,5$; $P=0,69$; $n_1=6$, $n_2=16$), ни пол (тест Фишера, $P=1,0$), ни год сбора записей (тест Фишера, $P=1,0$) не показали достоверного влияния на сохранение стабильной структуры криков после спячки. Кроме того, различия в дистанциях перемещений особей между двумя годами записи у «стабильных» ($32,6 \pm 37,6$ м; $n=6$) и «нестабильных» кричащих ($55,2 \pm 45,2$ м; $n=16$) не достигали порога достоверности ($U=31$; $P=0,21$).

7.3. Обсуждение. Как дисперсионный, так и дискриминантный анализы показали, что индивидуальные особенности в криках тревоги крапчатого и жёлтого сусликов в пределах одной записи всегда были выражены очень сильно. Однако при повторении записи криков от того же животного всего через 1-2 дня выраженность индивидуальных особенностей в криках тревоги резко снижалась, оставаясь, однако, выше случайной величины.

Принимая во внимание небольшую долю животных, которые сохранили стабильную структуру криков тревоги в течение года, вокальная индивидуальность не может быть единственной модальностью, достаточной для восстановления персонализированных социальных взаимосвязей после спячки у этих двух видов сусликов. Мы предполагаем, что индивидуальное распознавание может базироваться на комплексе поведенческих черт и сенсорных модальностей, включающих вокальную индивидуальность, закодированную в структуре крика тревоги, ольфакторные ключи к индивидуальности (Mateo, Johnston, 2000; Milesi et al., 2001; Mateo, 2006), а также внешний вид животного (Попов, 2007). Мультимодальность при кодировании индивидуальности должна увеличивать надёжность индивидуального распознавания и способствовать восстановлению прошлогодних социальных взаимоотношений после спячки у сусликов.

ГЛАВА 8. Родственные особенности в структуре криков тревоги

Более сильное сходство вокализаций между матерями и их детёнышами по сравнению с другими конспецификами обычно для млекопитающих, обладающих вокальным научением (к примеру, Janik, Slater, 1997; 2000). Среди видов с генетически детерминированным развитием вокального репертуара, сходство криков между близкими родичами обнаружено лишь у живущих группами приматов, крики которых обладают матрилинейными особенностями

(Gouzoules et al., 1984; Gouzoules, Gouzoules, 1990; Lemasson et al., 2003). Некоторые наземные белочки также формируют матрилинейные группы (Michener, 1983; Waterman, 2002), в том числе и жёлтый суслик (Попов, 2007). Однако до настоящего момента сходство криков между родственными самками у наземных белочьих не было изучено.

Целью данного раздела работы было сравнение сходства в структурных параметрах криков тревоги родственных (мать – дочь) и неродственных (взрослая – молодая) пар самок у жёлтого суслика.

В работу были включены записи криков тревоги 30 самок жёлтого суслика: 15 взрослых и 15 детёнышей, причём каждая взрослая самка приходилась матерью одной из молодых. Все крики были разбиты на две выборки: 15 пар родственных (мать – дочь) и 15 пар неродственных (взрослая – молодая) самок.

Дисперсионный анализ показал, что как фактор «родство», так и фактор «индивидуальность» оказывали достоверное и сравнимое по силе влияние на все параметры криков тревоги.

Дискриминантный анализ показал 94,4% правильного причисления криков к особи, и 64,9% – к родственной группе (Рис. 11). В обоих случаях «ключевыми» для дискриминантного анализа были одни и те же параметры криков тревоги, что свидетельствовало о том, что индивидуальные особенности криков были определяющими при дискриминации общей выборки криков на 15 родственных групп мать – дочь.

Сравнение дистанций Махаланобиса между криками тревоги для пар родственных и неродственных самок жёлтого суслика не выявило достоверных различий между ними ($U=96$, $P=0,49$). Тем не менее, наблюдалась слабо выраженная тенденция большего сходства структуры криков тревоги родственных самок, по сравнению с неродственными (Рис. 12).

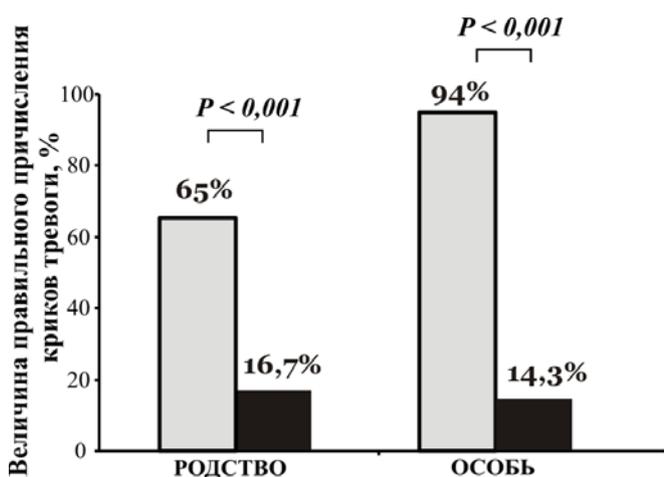


Рисунок 11. Сравнение величин правильного причисления криков жёлтого суслика (серые столбцы) к особи и к родственной паре самок со случайными величинами правильного причисления криков (чёрные столбцы).

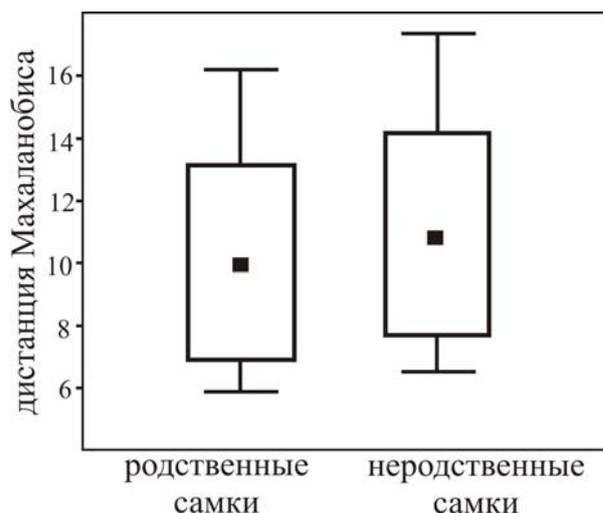


Рисунок 12. Средние значения дистанций Махаланобиса между криками тревоги пар родственных (мать – дочь, $n=15$) и неродственных (взрослая – молодая, $n=15$) самок жёлтого суслика. Центральная точка показывает среднее значение, ящики $\pm SD$, усы - минимальные и максимальные значения.

8.1. Обсуждение. Полученные данные говорят о более сильном влиянии на структуру криков тревоги жёлтого суслика индивидуальных особенностей, нежели родства между самками. Вокальное распознавание родичей в матрилинейных группах у жёлтого суслика может базироваться исключительно на сильно выраженной индивидуальной специфичности криков тревоги. Возможно, закрепление родственных особенностей в структуре криков тревоги жёлтого суслика не поддерживается естественным отбором, поскольку они могут быть избыточными для формирования персонализированных связей между матерями и дочерьми при столь ярко выраженных индивидуальных особенностях их криков.

ГЛАВА 9. Сравнение структуры криков тревоги, издаваемых из живоловок и с поля

Используемый нами метод сбора данных, а именно запись криков тревоги от сидящего в живоловке животного, окрикнуемого находящегося рядом наблюдателя, до настоящего времени был применен всего в нескольких исследованиях наземных беличьих (Koepl et al., 1978; Hanson, Coss, 2001; Blumstein, Munos, 2005; Blumstein et al., 2006; Титов, 2009; Шмыров, 2009). Для того, чтобы использовать этот метод для сбора акустических данных от других видов наземных беличьих, необходимо определить, не влияют ли используемые нами условия записи на стабильность характеристик криков тревоги отдельных животных, то есть, не являются ли обнаруженные нами ранее закономерности артефактом условий сбора данных, и не могут ли используемые нами условия записи криков тревоги приводить к систематическому сдвигу значений параметров криков, к примеру, из-за усиления эмоционального возбуждения животного (см. Никольский, Суханова, 1992; Володин и др., 2009).

Целью данного раздела была валидация используемой методики сбора данных на примере жёлтого суслика, а именно, оценка того, зависят ли обнаруженные ранее закономерности стабильности индивидуальных особенностей от способа записи криков тревоги (от сидящего в живоловке, либо от свободно передвигающегося суслика).

В работу были включены записи криков тревоги 10 жёлтых сусликов. Крики тревоги от животных известного пола и возраста, имеющих уникальные симметричные метки на шерсти, были записаны с поля с дистанции от 2 до 50 метров, по две записи на каждого суслика, сделанные с интервалом $2,9 \pm 1,4$ дней (далее по тексту «*поле1*» и «*поле2*»). Для 7 из 10 особей были также получены записи криков из живоловки (далее по тексту «*живоловка*»).

9.1. Сравнение криков тревоги между первой и второй записями с поля. Результаты дисперсионного анализа показали, что индивидуальные особенности оказывали достоверное влияние на все параметры криков тревоги, тогда как временной интервал между записями – только на 3 из 8 параметров.

Дискриминантный анализ, проведенный для выборки криков *поле1*, показал 98,9% правильного причисления криков к особи, а для выборки криков *поле2* – 98,8% (Рис. 13). Кроссвалидация выборки *поле2* по дискриминантным ключам *поле1* показала сильное и достоверное снижение процента правильного

причисления криков к особи до 38,1% (различия достоверны, $\chi^2_1=75,13$; $P<0,001$) (Рис. 13).

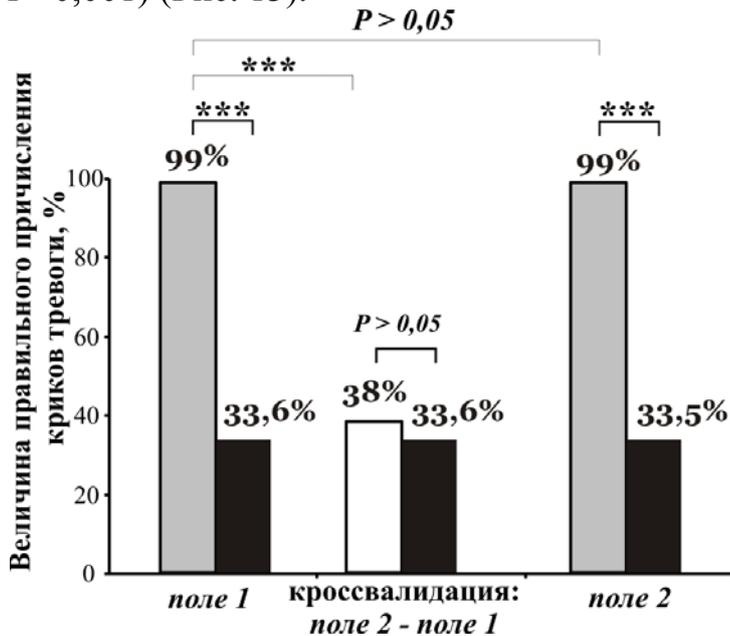


Рисунок 13. Сравнение величин правильного причисления криков жёлтого суслика, рассчитанных на основании дискриминантного анализа (серые столбцы), к первой записи с поля («поле1») и второй записи с поля («поле2»), а так же при кроссвалидации криков (белый столбец) второй записи по дискриминантным ключам первой записи («кроссвалидация поле2 – поле1») со случайными величинами правильного причисления (чёрные столбцы).
*** - $P < 0,001$.

9.2. Сравнение криков тревоги между записями из живоловки и с поля. Дисперсионный анализ показал, что влияние фактора «индивидуальность» было сравнимо с фактором «условия записи». Однако два параметра ($f0\ end$ и $dur\ max-end$) находились под более сильным влиянием условий записи, чем индивидуальных особенностей кричащего животного.

Дискриминантный анализ, проведенный для выборки криков живоловка, показал 100% правильного причисления криков к особи, для поле1 – 98,3%, а для поле2 – 98,2% (Рис. 14). Кроссвалидация выборок поле1 и поле2 по дискриминантным ключам выборки живоловка показала достоверное снижение процентов правильного причисления криков к особи при повторной записи особи до 37,3% и 55,4%, соответственно (Рис. 14).

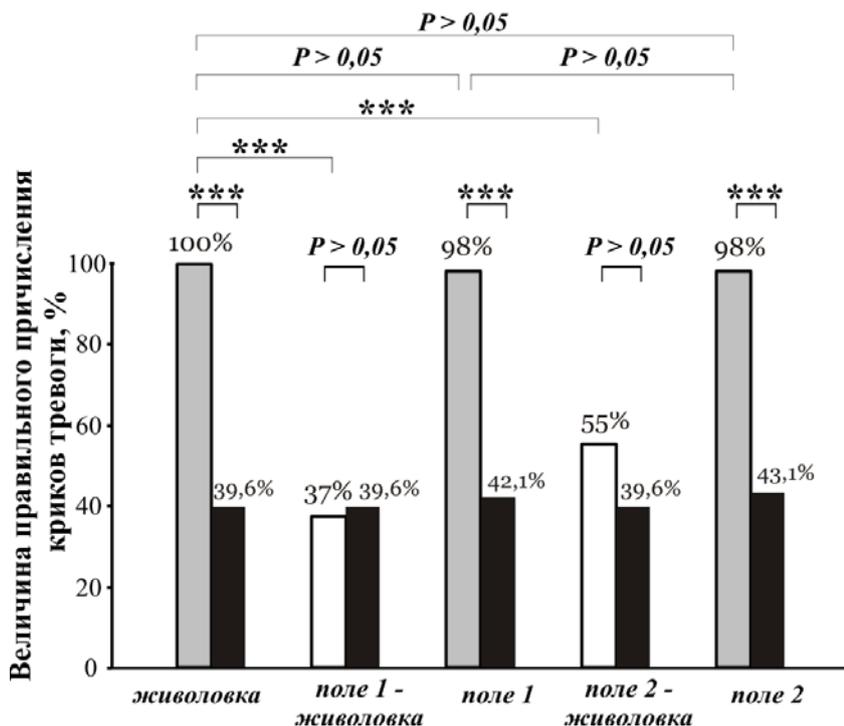


Рисунок 14. Сравнение величин правильного причисления криков жёлтого суслика, рассчитанных на основании дискриминантного анализа (серые столбцы) и кроссвалидации (белые столбцы) со случайными величинами правильного причисления (чёрные столбцы). «Живоловка» - запись из живоловки, «поле1» - первая запись с поля, «поле2» - вторая запись с поля, «поле1–живоловка», «поле2–живоловка» - кроссвалидации криков.
*** - $P < 0,001$.

Сравнение значений параметров криков тревоги, записанных от одних и тех же животных, показало что крики, записанные из живоловок, имели достоверно большую длительность второй половины ноты *dur max-end* ($T=1$; $P<0,05$) и достоверно меньшую конечную основную частоту *f0 end* ($T=1$; $P<0,05$) чем крики, записанные с поля. Сравнение спектрограмм криков показало, что эти изменения связаны с деградацией крика при увеличении дистанции до животного при записи с поля по сравнению с записью из живоловки. Для максимальной основной частоты криков тревоги жёлтых сусликов мы не обнаружили направленных изменений в зависимости от условий записи (Рис. 15).

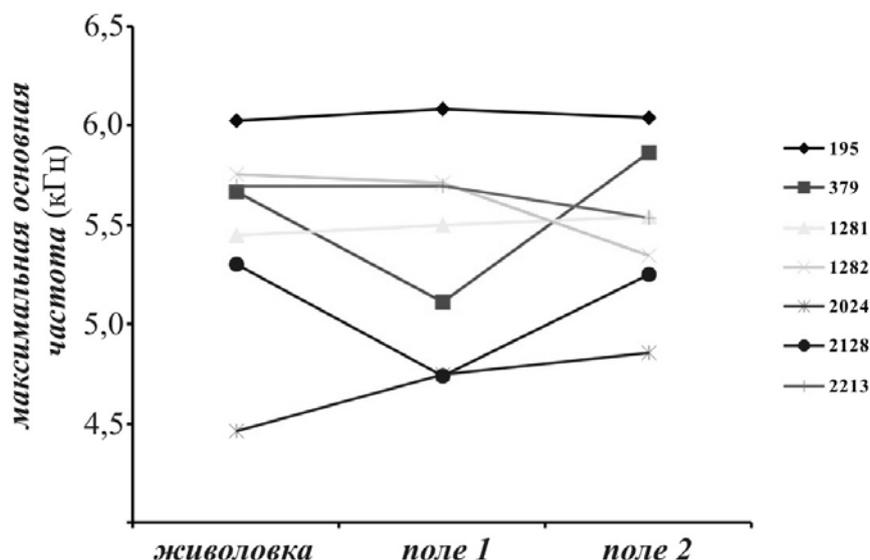


Рисунок 15. Изменения максимальной основной частоты криков тревоги 7 жёлтых сусликов в зависимости от условий записи: из живоловки (*живоловка*), при первой (*поле1*) и второй (*поле2*) записи с поля.

9.3. Обсуждение. Эти результаты подтверждают данные исследований, основанных на записях из живоловок (**Главы 5-8**). Крики тревоги жёлтого суслика всегда показывали очень высокое сходство в пределах одной записи. Повторение записи криков тревоги от свободно перемещающихся жёлтых сусликов всего через несколько дней приводило к снижению выраженности индивидуальных признаков до уровня случайной величины. Это также подтверждает наши данные об отсутствии стабильности индивидуальных признаков в криках тревоги сусликов во времени (**Глава 7**). Также, не было обнаружено различий для тех параметров криков тревоги, значения которых зависят от уровня эмоционального возбуждения животного (таких как максимальная основная частота или первая энергетическая квартиль) при записи из живоловки по сравнению с записью с поля.

Принимая во внимание полное структурное сходство криков тревоги, издаваемых в живоловках, с теми, которые суслики (и некоторые другие наземные беличьи) издают вне живоловок в естественных поселениях при окрикивании потенциального хищника, методика повторных записей криков тревоги из живоловок от индивидуально меченых животных представляется хорошей и методически оправданной альтернативой сбору акустических записей от животных с поля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности внутривидовой изменчивости структуры криков тревоги у крапчатого и жёлтого сусликов

Изучение адаптивного значения внутривидовой изменчивости звуков у млекопитающих является важной проблемой фундаментальной биологии. Наше исследование было проведено одновременно на двух видах сусликов, различающихся некоторыми важными чертами биологии, в том числе и степенью персонализации взаимоотношений между особями.

Структура криков тревоги как крапчатых, так и жёлтых сусликов обладает высоким потенциалом для кодирования информации об индивидуальности, возрасте и поле животных, причём индивидуальные признаки всегда выражены значительно ярче, чем возрастные и половые. Однако у жёлтого суслика возрастные и половые признаки криков тревоги проявляются значительно сильнее, чем у крапчатого, что может быть обусловлено большей социальностью жёлтого суслика (Чабовский, 2005).

Несмотря на то, что крики тревоги крапчатого и жёлтого сусликов в каждый момент времени высоко индивидуальны, их структура со временем может значительно меняться. Степень подобных изменений различается между разными особями: у обоих видов лишь треть животных показала способность длительно сохранять индивидуальные особенности в криках тревоги. Такая акустическая разнокачественность особей представляет собой интересное явление и требует дальнейшего изучения. В целом, несмотря на сильные изменения криков тревоги большей части населения колонии, даже после спячки особи каждого из двух видов сусликов могли быть распознаны по их крикам тревоги с вероятностью выше случайной.

Детёныши обоих видов в возрасте одного месяца (при первом выходе из нор) уже обладают вполне сформированным «взрослым» набором типов криков, в том числе и видоспецифичным криком тревоги. В процессе взросления в структуре криков тревоги не происходило каких бы то ни было заметных изменений, за исключением увеличивающейся с возрастом длительности крика у крапчатого суслика. Более того, было обнаружено, что ни максимальные, ни доминантные частоты криков тревоги не различались у взрослых и детёнышей обоих видов сусликов. Подобный результат крайне необычен для млекопитающих, поскольку молодые особи значительно уступают взрослым в размерах тела, и, следовательно, в соответствии с законами физики, их голосовой аппарат в норме должен производить звуки более высокой частоты (Morton, 1977; Никольский, 2007). Широту распространения данного явления пока трудно оценить в силу недостатка сравнительных данных по вокальному онтогенезу криков тревоги наземных беличьих.

Ведущим фактором внутривидовой изменчивости криков тревоги у двух видов сусликов являются индивидуальные особенности животных, которые лежат в основе формирования акустических ключей к полу, возрасту и родству. Стабильность всех этих ключей во времени также базируется на индивидуальных особенностях и не зависит от пола, возраста и постоянства социального окружения. В целом различия в акустических коммуникативных

системах, то есть в степени развития внутривидовой изменчивости акустического поведения, не показали прямой связи с различиями в образе жизни и персонализации социальных отношений между особями у двух изученных видов сусликов.

Гипотезы о функциональном значении криков тревоги и структура криков тревоги крапчатого и жёлтого сусликов

Полученные нами данные о внутривидовой изменчивости структуры криков тревоги двух видов сусликов позволяют протестировать некоторые из выдвинутых ранее гипотез о функциональном значении криков тревоги млекопитающих.

В соответствии с *гипотезой безотлагательности ответа* главная функция предупреждающего об опасности сигнала состоит в том, чтобы вызывать у слушающих конспецификов незамедлительный ответ: состояние настороженности и бегство при появлении хищника (к примеру, Fichtel, Kappeler, 2002). Поэтому скорость ответа на крик тревоги должна быть более важной, чем получение любой дополнительной информации о кричащем, в том числе и о его надёжности. При этом самыми важными структурными составляющими сигнала являются те, которые позволяют четко отличать его от всех других криков (**Глава 4**) и идентифицировать именно как сигнал предупреждения об опасности (Никольский, 1984). Высокая непредсказуемая изменчивость структуры криков тревоги (**Глава 7**) с одной стороны позволяет избежать привыкания и поддерживает необходимый уровень внимания, с другой – полностью «размывает» сопутствующую информацию, которая может содержаться в крике тревоги, превращая её в «информационный шум».

Наши данные не поддерживают *гипотезу оценки слушающим животным надёжности кричащих* (Cheney, Seyfarth, 1988; Hare, Atkins, 2001; Blumstein et al., 2004), поскольку допущение о стабильности индивидуальных признаков криков со временем не удовлетворяется полностью (**Глава 7**). Маловероятно, что крапчатый или жёлтый суслики способны оценить надёжность кричащих в отсутствие долговременной вокальной индивидуальности, а также при плохо выраженных половых особенностях в их криках тревоги (**Глава 5**) и при отсутствии различий в основной частоте криков тревоги между детёнышами и взрослыми (**Глава 6**).

Гипотеза множественных кричащих предсказывает, что крики от нескольких одновременно кричащих животных должны вызывать более сильную реакцию по сравнению с криками от единственной особи и приводить к большей скорости реагирования на сигнал предупреждения об опасности (Blumstein et al., 2004; Sloan, Hare, 2006; 2008). Наши данные о высокой кратковременной индивидуальной специфичности криков тревоги у крапчатого и жёлтого сусликов поддерживают эту гипотезу (**Глава 5, 7-9**). Вероятно, что высоко индивидуально-специфичные крики тревоги позволяют сусликам оценивать количество одновременно кричащих животных. При этом не важно, что индивидуальные признаки в криках не поддерживают стабильной во времени структуры, важно чтобы структурные особенности криков максимально различались у соседних особей.

ВЫВОДЫ

1. Тональные типы криков, издаваемые пойманными в живоловки крапчатыми и жёлтыми сусликами, значительно различались по структуре, широкополосные типы криков были сходными у обоих видов.

2. Структура криков тревоги крапчатых и жёлтых сусликов обладает высоким потенциалом для кодирования информации об индивидуальности, возрасте и поле животных. У обоих видов индивидуальные признаки выражены значительно ярче, чем возрастные и половые. У жёлтого суслика возрастные и половые признаки криков тревоги выражены сильнее, чем у крапчатого.

3. Максимальные и доминантные частоты криков тревоги не различались у взрослых и детёнышей обоих видов сусликов, несмотря на большие различия в весе тела, длине черепа и размерах гортани между этими возрастными группами, что уникально для млекопитающих.

4. У крапчатого и жёлтого сусликов отсутствовали возрастные изменения в параметрах криков тревоги за исключением длительности, которая у крапчатого суслика увеличивалась с возрастом.

5. Индивидуальные особенности в криках тревоги крапчатого и жёлтого сусликов были выражены очень сильно, но распознаваемость особей прогрессивно снижалась с течением времени. Однако даже после спячки особи различались по их крикам тревоги с вероятностью выше случайной.

6. У обоих видов особи были разнокачественными по своей способности длительно сохранять индивидуальные особенности в криках тревоги. Для жёлтого суслика не было обнаружено влияния пола, возраста и постоянства социального окружения на стабильность криков тревоги.

7. Крики тревоги родственных самок жёлтого суслика не были сходными по структуре, что свидетельствует об отсутствии ведущей роли вокального распознавания внутри матрилиний у этого вида.

8. Условия записи криков не оказывали влияния на структуру и стабильность криков тревоги, что позволяет рекомендовать методику сбора записей криков от пойманных животных для исследований других видов наземных беличьих.

Благодарности. В первую очередь я искренне благодарю И.А. Володина за научное руководство моей работой, а также Е.В. Володину, оказывавшую мне всестороннюю помощь на всех её этапах. Я бесконечно признательна сотрудникам экспедиции ИПЭЭ РАН: проф. С.А. Шиловой, Л.Е. Савинецкой, О.Н. Шекаровой, А.Ф. Бабицкому, В.А. Войцик, Н.А. и Н.С. Васильевым, В.С. Попову и А.А. Кочетковой за предоставление возможности работы с сусликами в поле и неизменную поддержку. Также я благодарю за содействие жителей села Дьяковка (особенно Г.В. Маркелова) и всех студентов, которые помогали мне в сборе полевых данных. Я признательна людям, которые на разных этапах данной работы высказывали ценные замечания и существенно помогли осмыслению полученных данных: проф. А.А. Никольскому, Н.А. Формозову, О.А. Филатовой, В.С. Лебедеву, Т. Riede и R. Frey. За консультации по математической статистике я искренне благодарю В.С. Лебедева и Н.А. Васильева. В морфологической части данной работы

мне очень помогли проф. Ф.Я. Дзержинский, О.Г. Ильченко, сотрудники Зоомузея МГУ, особенно В.С. Лебедев. За помощь в сборе литературы я благодарю проф. А.А. Никольского, Н.А. Формозова и А.Ф. Бабицкого. Спасибо моим родным, друзьям и однокурсникам за поддержку, понимание и терпение. Хочу также поблагодарить всех сотрудников кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ и научного отдела Московского Зоопарка за плодотворное обсуждение материалов диссертации. Исследования поддержаны грантами РФФИ № 03-04-48919 и 06-04-48400.

Публикации по теме диссертации

Статьи в журналах из списка ВАК:

1. *Матросова В.А., Володин И.А., Володина Е.В.*, 2006. Разнообразие криков, издаваемых пойманными в живоловки крапчатыми сусликами *Spermophilus suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отдел биол. Т. 111. Вып. 5. С. 84–87.
2. *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? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 62. P. 181–191.
3. *Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V.*, 2009. The short-term and long-term individuality in speckled ground squirrel alarm calls // Journal of Mammalogy. V. 90. P. 158–166.

Статьи в сборниках и журналах (не входящих в перечень ВАК):

4. *Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V.*, 2008. Does kinship affect the alarm call structure in the yellow ground squirrel *Spermophilus fulvus*? // Lynx (Praha), n. s. V. 39(2). P. 295–303.
5. *Володин И.А., Володина Е.В., Матросова В.А.*, 2008. Вокальная мимикрия у сусликов // Сборник научно-популярных статей – победителей конкурса РФФИ 2007 года (ред. В.И. Конов). М.: Октопус, Природа. С. 151–157.

Тезисы конференций и совещаний:

6. *Володин И.А., Матросова В.А.*, 2004. Индивидуальное определение крапчатых сусликов (*Spermophilus suslicus*) по крикам тревоги в сезон записи и на следующий год // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана), М. С. 35–36.
7. *Matrosova V., Volodin I.*, 2004. Individuality in the alarm calls of an endangered population of the Spotted ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) // Advances in Ethology, Supplements to the 5-th International Symposium on Physiology and Behaviour of Wild and Zoo Animals, Berlin. V. 38. P. 65.
8. *Volodina E., Volodin I., Klenova A., Matrosova V., Filatova O.*, 2004. Bioacoustical sexing and individual identification provide alternatives to capture both in zoos and in the wild // Advances in Ethology, Supplements to the 5-th International Symposium on Physiology and Behaviour of Wild and Zoo Animals, Berlin. V. 38. P. 90.
9. *Матросова В.А., Володин И.А., Володина Е.В.*, 2005. Акустический репертуар крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) в ситуации дискомфорта // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. науч. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 194–197.

10. *Матросова В.А., Володин И.А., Володина Е.В.*, 2005. Структурное разнообразие звуков, издаваемых крапчатыми сусликами (*Spermophilus suslicus*) в ситуации дискомфорта // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. Российской науч. Конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 61–63.
11. *Volodin I.A., Matrosova V.A., Volodina E.V.*, 2006. Sustainability of individual features in the alarm call of the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) // 1st European Ground Squirrel Meeting, Abstracts. Felsotarkany, Hungary. P. 58.
12. *Volodina E.V., Matrosova V.A., Volodin I.A., Babitsky A.F.*, 2006 The alarm whistle frequency is not related to age or weight in two ground squirrel species // 1st European Ground Squirrel Meeting, Abstracts. Felsotarkany, Hungary. P. 59.
13. *Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V.*, 2006. The diversity of calls in the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) // 1st European Ground Squirrel Meeting, Abstracts. Felsotarkany, Hungary. P. 37.
14. *Матросова В.А., Володин И.А., Володина Е.В.*, 2007. Устойчивость индивидуальных особенностей крика тревоги крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества Матер. науч. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 289.
15. *Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V.*, 2007. The undistinguishable alarm whistle frequencies in adult and juvenile ground squirrels: the way to avoid an age-dependent risk? // XXI International BioAcoustical Council, Abstracts. Pavia, Italy. P. 88.
16. *Volodin I.A., Matrosova V.A., Volodina E.V.*, 2007. The temporal instability of individual alarm calls in the speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*) // XXI International BioAcoustical Council, Abstracts. Pavia, Italy. P. 33.
12. *Матросова В.А., Володин И.А.*, 2007. Изменчивость крика тревоги крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*): влияние пола, возраста и индивидуальных особенностей // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Матер. науч. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 193–194.
17. *Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V.*, 2008. The cues to individuality, sex and age in alarm calls of the speckled ground squirrel *Spermophilus suslicus* // 2nd European Ground Squirrel Meeting, Abstracts. Svaty Jan pod Skalou, Czech Republic. P. 32.
18. *Volodina E.V., Matrosova V.A., Volodin I.A.*, 2008. Alarm call are not similar within mother-daughter dyads of the yellow ground squirrel *Spermophilus fulvus* // 2nd European Ground Squirrel Meeting, Abstracts. Svaty Jan pod Skalou, Czech Republic. P. 43.
19. *Volodin I.A., Volodina E.V., Matrosova V.A., Savinetskaya L.E., Schekarova O.N., Voytsik V.A.*, 2008. To live in crowd – to call higher? Testing the «active space» hypothesis for the speckled ground squirrel *Spermophilus suslicus* // 2nd European Ground Squirrel Meeting, Abstracts. Svaty Jan pod Skalou, Czech Republic. P. 42.