

На правах рукописи



Рutowская Марина Владимировна

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОВОЙ КОММУНИКАЦИИ
ПОЛЕВОК ПОДСЕМЕЙСТВА ARVICOLINAE**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва

2015

Работа выполнена в лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих
ФГБУН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент
Володин Илья Александрович
ФГБОУ ВО МГУ им. М.В. Ломоносова

доктор биологических наук, профессор
Агаджанян Александр Карэнович
ФГБУН Палеонтологический ин-т им. А.А.БорисякаРАН

доктор биологических наук, профессор
Титов Сергей Витальевич
ФГБОУ ВПО ПГУ им. В. Г. Белинского

Ведущая организация: ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН

Защита диссертации состоится « 10 » ноября 2015 г. в 14:00 часов на заседании
Диссертационного совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени
кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук в ФГБУН Институте проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 109071, Москва, Ленинский пр., 33,
email: zashita@sevin.ru
тел. (495) 952-73-24

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН, с авторефератом диссертации
можно ознакомиться на сайте министерства образования и науки по адресу www.vak.ed.gov.ru
или www.sevin.ru

Автореферат разослан « 10 » октября 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Кацман Е.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Природная популяция обладает сложной внутренней структурой (Наумов, 1963, Шилов, 1977), формирование и поддержание которой основано на коммуникативном поведении (Никольский, 1984; Bradbury, Vehrencamp, 2011). Эволюция видов, в том числе их социальность, неразрывно связана с эволюцией внутривидовых коммуникационных процессов, о чем писал еще Ч. Дарвин (1953).

В последние десятилетия интерес к эволюции коммуникаций, в том числе и к акустической, очень высок (Hauser, 1996; Noble, 1998; Searcy, Nowicki, 2005; Blumstein, 1999, 2007). Техническая возможность фиксировать и затем анализировать звук в середине прошлого столетия привела к быстрому развитию интереса именно к акустическому каналу коммуникации (Ильичев и др., 1975). Много работ посвящено эволюции коммуникации у птиц (Панов, 1978, Searcy, Andersson, 1986, Экология и эволюция ..., 2009) и меньше проводили исследований на млекопитающих (Никольский, 1984), особое внимание уделяли эволюции тревожной сигнализации, (Smith, 1965, Hirth, McCullough, 1977 Shelley, Blumstein, 2005 и др.). Эволюцию звуковых сигналов млекопитающих часто рассматривают в связи с происхождением человеческой речи (Lieberman, 1968, Fitch 2000 и др.).

Звуковая коммуникация возникла у наземных позвоночных на основе системы дыхания: звук возникает при прохождении струи воздуха их легких через осциллирующие клапаны, что зависит от силы дыхательной мускулатуры и объема легких, которые в свою очередь зависят от линейного размера животного (Fletcher, 2007). Возможно, что самый первый звуковой сигнал был крик боли, который был основой для развития различных вокальных адаптаций предупреждения других особей об опасности (Panksepp, 2010). Эмоциональные сигналы имеют широкую изменчивость, которая, однако, имеет свои закономерности. М. Килей (Kiley, 1972) показала, что большинство звуков, издаваемых домашними копытными, представляют собой типологические континуумы, выражающие «уровни возбуждения» животных или «основные мотивационные состояния».

Возможность излучения звука, и даже отражение своего состояния с его помощью, еще не является коммуникацией в полном смысле этого слова. Коммуникация у животных – это «передача информации от одной особи к другой. Это (в отличие от коммуникации людей) – закрытая врожденная система звуков, выразительных поз, сигналов, запахов, посылаемых одним животным и адекватно воспринимаемых другим», так определяет это слово Психологический словарь (Карпенко, 1990). Эти условия накладывают на параметры сигнала определенные ограничения. Прежде всего, диапазон принимаемого сигнала должна соответствовать чувствительности слухового аппарата реципиента, возможности воспринимать и дифференцировать частотный спектр, а также ритмическую структуру звука (Ehret, Kurt, 2010). Кроме того акустические особенности среды, такие, как влажность, сильный ветер, температурные градиенты, а также акустические свойства биотопов, могут накладывать значительные ограничения на распространение звуковых сигналов, особенно, передаваемых на большие расстояния (Никольский, 1973, 1984; Гольцман и др., 1977).

Чтобы выполнить свою коммуникативную функцию, сигнал должен привлечь внимание реципиента, быть адекватно воспринят им и при переносе через среду, разделяющую партнеров, быть минимально искаженным. Поэтому под давлением естественного отбора в процессе ритуализации те комплексы поведения, которые начинают нести коммуникативную функцию, претерпевают существенные модификации (Tinbergen, 1952). Направленный отбор возможен в первую очередь потому, что признаки звуковых сигналов млекопитающих наследуются генетически, что было показано в ряде работ (Frank, 1967; Winter et al., 1973 и др.).

Коммуникативная система эволюционирует сопряженно с социальной системой вида. Так, Е. Шелли и Д. Блюмштейн (Shelley, Blumstein, 2004) для 209 видов грызунов показали, что появление тревожной сигнализации и степень ее сложности скоррелированы с дневным образом жизни и степенью социальности вида.

Изменчивость параметров звукового сигнала не обязательно является следствием направленного отбора признаков звукового сигнала, а может быть побочным результатом дрейфа генов (Campbell et al., 2010), прямо не связанной с коммуникационным процессом.

Традиционно эволюционные построения строятся на результатах сравнительной анатомии и морфологии, молекулярно генетических методах, рассматривающих животных разной степени родства. После того, как филогенетические связи между таксономическими группами установлены, сравнение поведенческих признаков может дать сведения об их эволюции (Хайнд, 1975).

Для попытки описания процесса эволюции коммуникативной системы идеально подходит подсемейство Arvicolinae – большая группа видов полевок, с разной степенью родства. Все виды полевок растительноядны, активны в течение круглого года, приспособлены к норному образу жизни (Громов, Поляков, 1977). Схожее строение тела определяет достаточно близкий репертуар двигательных реакций и элементов социальных взаимодействий (Johst, 1967). Однако широкое распространение повсеместно в северном полушарии в пределах Голарктики (Громов, Поляков, 1977) определяет большое разнообразие экологических условий обитания, и как следствие большое разнообразие пространственного распределения и социальной структуры популяций (Громов, 2008) от одиночно-территориальных, до семейно-групповых, при высокой плотности скопления которых их поселения можно назвать колониями.

Цели исследования:

Выявление закономерностей формирования вокального репертуара полевок подсемейства Arvicolinae.

Задачи исследования:

1. Описание вокального репертуара 26 видов полевок подсемейства Arvicolinae
2. Описание внутривидовой изменчивости звуковых сигналов полевок подсемейства Arvicolinae
3. Определение функционального значения сигналов вокального репертуара во взаимодействиях между особями в модельных экспериментальных социальных группах 14 видов полевок подсемейства Arvicolinae
4. Сравнение акустического поведения полевок разных видов и разработка гипотезы происхождения дискретных сигналов их вокального репертуара.
5. Изучение закономерностей наследования признаков звуковых сигналов у межвидовых гибридов.
6. Выявление основных факторов, влияющих на формирование видовой специфики репертуара звуков полевок подсемейства Arvicolinae.

Положения, выдвигаемые на защиту

1. Формирование вокального репертуара полевок является результатом эволюционного процесса, направленного от неспецифических звуковых сигналов, отражающих эмоциональное состояние особи, к функционально специализированным сигналам, необходимых для координации поведения в паре и группе.
2. Развитие сложной социальной структуры вида полевок и модель размножения, требующей более длительной стимуляции самок, способствуют усложнению вокального репертуара вида
3. Формирование коммуникативно значимых дискретных звуковых сигналов полевок сопровождается уменьшением изменчивости их параметров.
4. Видовая специфика звуковых сигналов полевок подсемейства Arvicolinae является следствием дивергенции видов, но в некоторых случаях направленного отбора на параметры звука.
5. Характеристики отдельных звуковых сигналов вокального репертуара полевок сопряжены, и направленный отбор на один из них может повлечь за собой изменение характеристик других сигналов репертуара вида.

Новизна работы. Описаны вокальные репертуары 26 видов (51 популяций) полевок подсемейства Arvicolinae. Предложена гипотеза преемственности сигналов и формирования вокального репертуара. Проведены сравнения вокальных репертуаров 26 видов и выявлены

некоторые закономерности формирования признаков звукового сигнала от типов местообитания. Получена количественная оценка корреляции наследования морфологических признаков и признаков звуковых сигналов у межвидовых гибридов.

Теоретическая и практическая ценность. Исследование вносит огромный фактический материал, который становится доступен для дальнейших теоретических и сравнительных исследований. Работа расширяет представление об эволюции акустических коммуникаций, роли социальной структуры, экологических факторов в становлении вокального репертуара и видовой специфики акустических сигналов.

Апробация результатов. Результаты исследования доложены на межлабораторном коллоквиуме лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих и лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН, а также на 20 отечественных и международных конференциях: «Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана» конференция (Москва, 1979); 3 съезд Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982); 3 Всесоюзная конференция по поведению животных (Москва, 1983); «Грызуны» 7 Всесоюзное совещание (Нальчик, 1988); 5 съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР (Москва, 1990); 6 съезд териологического общества (Москва, 1999); конференция «Научные исследования в наукоградах Московской обл.» (Черноголовка, 2001); «Териофауна России и сопредельных территорий» Международное совещание (Москва, 2003); «Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана)» Международное совещание (Саратов, 2004); «Экология и поведение животных» Всероссийская конференция с участием зарубежных ученых «Сибирская зоологическая конференция», посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН (Новосибирск, 2004); «Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья» Международное совещание (Саратов, 2005); «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» научная конференция (Черноголовка, 2005); «Современные проблемы популяционной экологии» 9-я Международная научно-практическая экологическая конференция (Белгород, 2006); 4-я Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2007); 11th International Conference on Rodent Biology (Myshkin, Russia, 2008); «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» 2-я научная конференция (Черноголовка, 2009); «Экология, эволюция и систематика животных» Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием (Москва, 2009); "Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация" конференция (Петергоф, 2010); «Териофауна России и сопредельных территорий» Международное совещание (Москва, 2011); 5-я Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2012); «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» 3-я научная конференция (Черноголовка, 2014).

Публикации. Результаты исследования изложены в 36 публикациях, из них 12 статей в журналах рекомендованных ВАК и 1 статья в иностранном журнале, 3 статьи в сборниках.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и 5 приложений. Текст диссертации изложен на 271 странице. Список цитируемой литературы состоит из 446 работ, в том числе 276 на русском и 170 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 37 таблицами в тексте, 48 таблицами в приложениях и 161 рисунком.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении обосновывается актуальность исследования, формулируются цели и задачи. Обосновывается выбор группы млекопитающих – объектов исследования.

Глава 1. Материал и методика

Работа по изучению социальных взаимоотношений и акустической коммуникации полевок проводили на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН с 1981 года на базе живой коллекции лесных полевок к.б.н. М.А. Сербенюка и к.б.н. О.В. Осиповой и живой коллекции серых полевок Ю.М. Ковальской. Записи некоторых видов серых полевок были получены в виварии Биологического факультета Латвийского университета по любезному приглашению д.б.н. Т.А. Зоренко. Отдельные виды полевок были предоставлены для работы к.б.н. Г.Н. Тихоновой, к.б.н. С.В.

Найденко, к.б.н. А.В. Сморкачевой. Запись сигналов лемминга Виноградова была сделана к.б.н. Н.Г. Овсяниковым на о. Врангеля. Записи предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта и узкочерепной полевки из природы любезно предоставлены из своей коллекции д.б.н. А.А. Никольским.

1.1. Методика записи, обработки и анализа звуковых сигналов

Звуковые сигналы полевок были записаны в двух ситуациях: при взятии в руки, что имитировало агрессивные взаимодействия или нападение хищника, и при попарном ссаживании самца с самкой. Всего было записано звуковых сигналов от 569 особей 51 популяции 34 подвидов 26 видов полевок, относящиеся к 7 родам подсемейства Arvicolinae. Запись звуковых сигналов проводили с 1981 по 2009 год на разной аппаратуре: до 2001 года на катушечных и кассетных магнитофонах, с 2001 года на цифровом магнитофоне Tascam NoDA-P1 с микрофоном SENNHEISER MKH 416 P48 с частотой дискретизации 48 кГц.

Магнитные записи были оцифрованы на ПК Pentium IV с профессиональной звуковой картой DMX 6Fire и проанализированы с помощью профессиональной программы Avisoft SASLab pro версии 4.2. Частота дискретизации при оцифровке 44,1 кГц. При построении спектрограмм использовали окно Хэмминга, длину Быстрого Преобразования Фурье, равную 512 точкам, величину перекрытия по частотной оси – 100 %, а по временной оси – 87,5 %. Измеряли длительность сигнала с помощью экранного курсора в окне спектрограммы. Ряд параметров мерили в автоматическом режиме: средние значения по сигналу доминантной частоты, трех квартилей (25 %, 50 % и 75 %) и «энтропии». Основную частоту мерили гармоническим курсором по графику энергетического спектра (логарифмическому, в координатах частота, кГц – амплитуда, Дб) на срезе, построенном в точке максимального значения модулированного сигнала. Глубину модуляции измеряли как разницу между максимальным и минимальным значением основной частоты (рис.1).

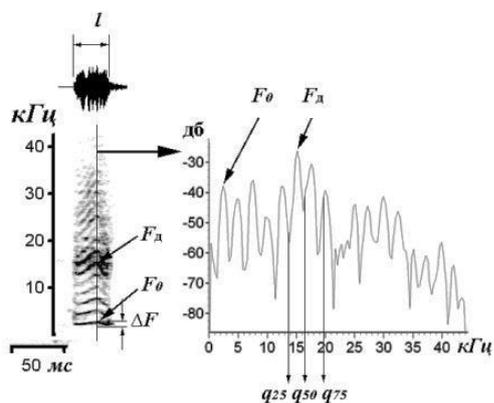


Рис.1. Сонограмма резкого писка рыжей полевки (слева) и график энергетического спектра по линии максимальной частоты модуляции (справа). Измеряемые параметры: l – длительность сигнала, с, F_0 – основная частота, кГц, $F_д$ – доминантная частота, кГц, ΔF – глубина модуляции, кГц, q_{25} – квартиль 25 %, q_{50} – квартиль 50 %, q_{75} – квартиль 75 %.

Полученные результаты обрабатывали с помощью программы Statistica 6. Для описания параметров рассчитывали среднюю \pm стандартную ошибку. Измеренные параметры звуков для каждой особи проверяли на соответствие нормальному распределению, а затем проводили дисперсионный анализ (nested design ANOVA) и Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест для сравнения выборок параметров, не имеющих нормального распределения.

1.2. Методика наблюдений за социальным и акустическим поведением в группе

Для определения функционального значения звуковых сигналов и социальных взаимоотношений особей разных видов формировали экспериментальные группы по стандартной методике (Соколов и др., 1987, 1988). Всего было проанализировано около 7 тысяч часов наблюдений за 117 групп 14 видов полевок, в том числе необработанные материалы М.А. Сербенюка, Т.М. Галаниной, Л.Н. Сулеймановой и Е.Э. Логвеновой. Группы состояли из 2-3 самок и 3-4 самцов (всего 6 особей). Зверьки были индивидуально мечены. До помещения в вольеру лесных полевок держали изолировано, серых полевок держали однополовыми группами с возраста около 3 недель. За поведением зверьков визуально наблюдали в вольерах 1, 6, 36 м² в период наибольшей активности особей, как правило, в темное время суток. В вольеры помещали 7 убежищ, поилку, кормушку, и ветви деревьев для усложнения пространства. Во время визуальных наблюдений регистрировали двигательную активность зверьков, все их взаимодействия и звуковые сигналы. Длительность эксперимента продолжалась не менее месяца, за это время было проведено от 8 наблюдений продолжительностью от 3 до 10 часов.

При регистрации поведения выделяли следующие типы взаимодействий между полевыми: а) жесткие агрессивные контакты, к ним относятся следующие элементы: преследования, нападения (выпады), клубки, укусы и боксирования; б) мягкие агрессивные контакты – выпады лапами при подходе другой особи, вставания, отталкивания; в) опознавательные – назо-назальные, назо-анальные и обнюхивания других частей тела. Это взаимодействие считалось самостоятельным взаимодействием, если после обнюхиваний зверьки расходились, не демонстрируя ни агрессивного, ни дружелюбного поведения; г) дружелюбное поведение – сидение рядом, груминг, следование; д) избегание контакта; е) половое поведение – садки, следование, спаривание; ж) оборона убежища – взаимодействие, при котором один зверек пытается войти в убежище, а другой его не пускает. Этот тип контактов часто сопровождается писками. Взаимодействующие зверьки в этом типе контактов имеют разную мотивацию: агрессивную, исследовательскую и половую. За основу типологизации взаимодействий взято описание поведения зверьков рода *Clethrionomys*, сделанное В. Джостом (Johst, 1967).

Социальное положение зверьков определяли по соотношению инициированных ими и направленных на них агрессивных взаимодействий (Гольцман, 1983). Доминирующим считали зверька, атаковавшего всех членов группы, и на которого не было направлено агрессивных взаимодействий со стороны других животных. Субдоминантами считали особь, которая подвергалась нападению, главным образом, со стороны доминанта, и в свою очередь атаковала остальных членов группы. Подчиненные самцы крайне редко инициировали агрессивные контакты. Самки могли вести себя агрессивно друг к другу, или практически не взаимодействовали или взаимодействовали дружелюбно. Статус таких самок определяли как нейтральный. У ряда видов серых полевок при во взаимоотношениях в группах агрессивных взаимодействий не наблюдали. В этом случае доминантом считали особь, которая выделялась наибольшей агрессией по отношению к «чужаку».

Для оценки акустического поведения полевок мы вводим понятие «акустическая активность», которую рассчитывали по следующей формуле: $AA = Na/No * 100\%$, где Na – число взаимодействий, сопровождающийся звуковыми сигналами, No – общее число всех взаимодействий между особями за один период наблюдений.

1.3. Объем материала и методика изучения наследования признаков звуковых сигналов у межвидовых гибридов

В 2004 году на НЭБ «Черноголовка» О.В. Осиповой и А.А. Соктиным (Осипова, Соктин, 2006) был начат эксперимент по принудительной гибридизации рыжих (*Myodes glareolus*) и красных (*M. rutilus*) полевок, которые были представлены потомками полевок, отловленных на Северном Урале в заповеднике «Денежкин Камень» и в Томской обл. в Пермском заказнике. Гибриды были получены в разных сочетаниях. Запись писков проводили в стандартных условиях при взятии зверьков в руки. Было проанализировано по 20 сигналов для 10 самцов и 10 самок каждого вида из Томской области и сколько было доступно для родительских видов с Урала и гибридов 1 и 2 поколений. Внешние признаки родительских видов могли проявляться у гибридов, в том числе у гибридов, в разных сочетаниях. Морфологические различия в окрасе туловища и цвете хвоста разных видов и гибридов оценивали по балльной системе. Длину хвоста измеряли с точностью до 1 мм.

Кроме того, были проанализированы коллекционные записи звуковых сигналов гибридов рыжей и тьяншанской полевок, которые были получены от самки виварной популяции тьяншанских полевок отловленных в Киргизии (Пржевальский район), и самца рыжей полевки подвида *Myodes glareolus suecicus* Miller, 1900, отловленного в Центрально-лесном государственном заповеднике.

Два самца гибрида обыкновенной и восточноевропейской полевок были получены в виварии Ю.М. Ковальской от самки обыкновенной полевки (*Microtus arvalis arvalis*), отловленной в Дмитровском районе Московской области и самца восточноевропейской полевки (*M. levis*), отловленной в г. Москве (в 1998 году). Звуковые сигналы гибридов сравнивали с аналогичными сигналами самцов обыкновенных и восточноевропейских полевок, отловленных в Ногинском районе Московской области.

Сравнение звуковых сигналов гибридов и родительских форм проводили с помощью дискриминантного анализа в сочетании с кроссвалидацией (проверка надежности ключей для дискриминации) и сравнением полученных процентов со случайной величиной (полученной в результате процедуры рандомизации (Solow, 1990)) по критерию χ^2 . Вклад разных параметров звуков в дискриминацию определяли по величине лямбды Уилкса. Для проведения процедуры кроссвалидации каждую выборку делили пополам случайным образом, затем по одной части выборки строили ключи для распознавания, которые тестировали на второй половине выборки.

1.4. Методика построения кладограмм видов по параметрам звуковых сигналов.

Для построения кладограммы в программе Statistica 6.0 в закладке «дискриминантный анализ» считали расстояние Махаланобиса по трем параметрам между всеми сигналами по признаку «популяция», то есть учитывали не только видовой и подвидовой статус, но и географическую точку, откуда были привезены зверьки. Из матрицы расстояний между каждым сигналом особей всех популяций считали матрицу средних расстояний между каждой популяцией. Затем находили наименьшее значение для каждой популяции. Пары популяций, у которых совпадали наименьшие значения среднего расстояния, объединяли, и цикл расчетов повторяли до тех пор, пока весь массив данных не объединялся. Алгоритм расчётов соответствует методу распознавания образов (Фукунага, 1979).

Для построения кладограммы мы выбрали три характеристики: длительность сигнала, квартиль 50 % и «энтропию», которые отражают временные и спектральные особенности звука.

Глава 2. Звуковая сигнализация полевков подсемейства Arvicolinae

Среди коммуникативных каналов полевков ведущую роль играет обоняние (Сербенюк, 1983, Huck, Banks, 1980), акустическая сигнализация развита хуже (Osipova, Rutovskaya, 2000).

Приведен литературный обзор по ультразвуковой сигнализации у взрослых полевков и детенышей. Ряд авторов описывает ультразвуковую вокализацию у полевков при агрессивном и половом поведении (Sales, 1972, Geyer, 1979, Brooks, Banks, 1973 и др.). Однако нам в более чем 80 парных ссаживаниях рыжих полевков в однополых и разнополых парах зарегистрировать ультразвуковые сигналы не удалось, при разнополых взаимодействиях было зарегистрировано 14 случаев (из 490). Поэтому мы предполагаем, что ультразвуковые или высокочастотные сигналы у рыжей полевки не играют значительной роли. Ультразвуковая вокализация детенышей обусловлена становлением у них терморегуляции (Hart, King, 1966, Okon, 1970), а также тактильной стимуляцией (Okon, 1970б), становлением локомоции (Geyer, 1981), запахом подстилки и гнезда (Geyer, 1979), голодом (McCauley, Elwood, 1984). Ультразвуковые сигналы привлекательны для самок (Sewell, 1970, Colvin, 1973), которые могут локализовать источник звука с 16 см (Sales, Smith, 1978), вызывают поиск и возвращение детенышей в гнездо (Zippelius, Schleidt, 1956), усиливают их гнездостроительную активность (Noirot, 1964).

Мы наблюдали ультразвуковые сигналы у детенышей 5 видов лесных полевков (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*, *C. centralis*, *C. rufocanus*, *C. gapperi*): частота ультразвука у рыжей, тьяншанской полевки и полевки Гаппера составляет 17-30 кГц, длительность 60-80 мс, у красно-серой и красной полевков 30-36 кГц, 47-65 мс соответственно. У всех видов, кроме рыжей полевки, сигналы имели, как правило, одну частотную составляющую, у рыжей полевки 13 % сигналов имело гармонику на 34-58 кГц (Рутовская, 1988, 1990, 1992). Ультразвуки регистрировали как реакцию на холодовой стресс, максимальная звуковая активность наблюдалась на 5-7 сутки и спадала к 20 суткам, когда у детенышей формировался шерстный покров и терморегуляция (Рутовская, 1990а).

Стук зубами (скрежет) встречается у многих грызунов, в том числе у полевков. Это неголосовой сигнал, который многие исследователи (Eisenberg, 1962; Barnett, Stewart, 1975; Watts, 1976, 1980; Giannoni et al., 1997) относят к взаимодействиям, носящим характер угрозы, причем издается как нападающим зверьком, так и защищающимся. У всех видов лесных полевков в экспериментальных группах мы регистрировали стук зубами преимущественно в 1 сутки формирования группы при обнюхиваниях, боксированиях, преследовании и исследовательском

поведении, при подсадке к группе незнакомых зверьков, при попытке проникнуть в убежище к незнакомой особи или к самке в эструсе (Рутовская, 1990а).

В звуковом диапазоне дано описание звуковой коммуникации двух видов полевых подрода *Terricola* (Giannoni et al., 1997) и предупреждающий об опасности полевки Брандта (Никольский, 1979) и полевки Гюнтера (Pandourski, 2011).

Основная часть коллекций содержит записи дистресс-сигналов, которые мы условно делим на низкоамплитудные – тихие пiski и высокоамплитудные – резкие пiski, как крайние части континуального ряда.

Лемминг Виноградова *Dicrostonyx vinogradovi* (Ognev, 1948).

Копытные лемминги с о-ва Врангеля крупные – до 17 см, населяют широкий спектр биотопов, предпочитая сухие щебнистые склоны и шлейфы сопки (Травина, 2001), отличаются активной роющей деятельностью. Ритм активности равномерно полифазный на протяжении суток (Миронов, 2003). Пространственную структуру населения леммингов Виноградова определяет распределение участков обитания размножающихся самок. Участки самцов связаны с участками самок, причем участок одного самца может перекрывать участки 2-3 самок, но бывают случаи образования долговременных семейных пар (Травина, 2001).

Описание звуковых сигналов. Резкие пiski имеют гармоническую структуру длительностью $0,09 \pm 0,01$ с ($n=5$), основная частота составляет $4,5 \pm 0,3$ кГц, глубина модуляции $2,4 \pm 0,3$ кГц. Доминантная частота расположена на 1 или 2 гармонике и составляет $4,4 \pm 0,1$ кГц. Звук не имеет шумового компонента и значение «энтропии» небольшое – $0,214 \pm 0,015$ (рис. 2)

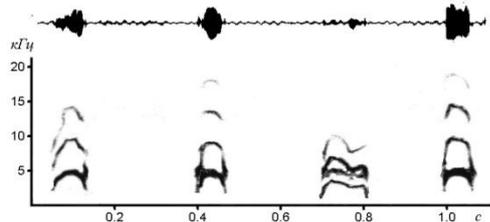


Рис 2. Сонограммы и осциллограммы резких писков лемминга Виноградова *Dicrostonyx vinogradovi*.

Рыжая полевка *Myodes (Clethrionomys) glareolus* (Schreber, 1780)

Рыжая полевка, некрупного размера – до 120 мм, имеет широкий ареал в лесной зоне гор и равнин от Шотландии до Турции на западе и низовьев р. Енисея и Саян на востоке. Оптимум ареала – смешанные и широколиственные леса Европы. Суточная активность у нее полифазная (Европейская рыжая полевка, 1981). Ведут одиночный образ жизни. Среди самцов формируется иерархическая система соподчинения, основанная на агрессивных взаимодействиях (Галанина, 1990; Чистова, 2002).

Акустическая активность в 8 экспериментальных группах высока и составляет 47,3 % ($n=7222$). Наиболее часто зверьки издают пiski при обороне убежища – 30,6 % ($n=2475$).

Описание звуковых сигналов. Тихие пiski рыжих полевок представляют собой короткий, длительностью $0,04 \pm 0,01$ с ($n=58$), шумовой сигнал. Доминантная частота – $7,0 \pm 0,2$ кГц. Значение «энтропии» – $0,437 \pm 0,024$ (рис.3).

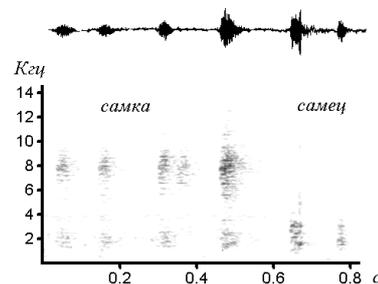


Рис. 3. Сонограммы и осциллограммы тихих писков самцов и самок рыжей полевки *Myodes glareolus suecicus*

Резкие пiski рыжей полевки короткие – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=482$) сигналы смешанной или шумовой структуры. Основная частота – $1,7 \pm 0,1$ кГц ($n=203$), характеристика модуляции имеет П-форму, глубина модуляции – $0,7 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота – $6,8 \pm 0,1$ кГц ($n=482$). Значение «энтропии» высокое – $0,639 \pm 0,003$ (рис.4).

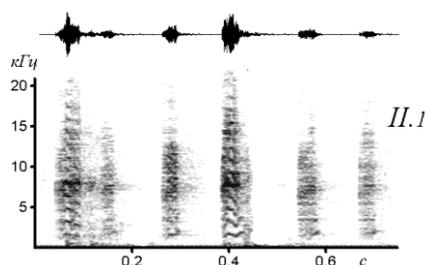


Рис 4. Сонограммы и осциллограммы резких писков рыжей полевки: II.1 – самцы подвида *Myodes glareolus saianicus*;

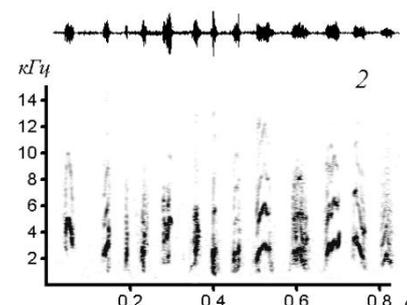
Тяньшанская полевка *Myodes (Clethrionomys) centralis* Miller, 1906

Вид близкий к рыжей полевке: длина тела – до 113 мм. Эндемик Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау биотопов, где произрастает тянь-шанская ель и пихта. Активна преимущественно в сумерки и ночью (Федосенко, 1978.). В экспериментальных группах устанавливаются иерархические взаимоотношения между особями, которые отличаются большей агрессивностью, по сравнению с рыжими полевками (Рутовская, 1990б).

Акустическая активность в 12 экспериментальных группах была ниже, чем в группах рыжих полевок и составляла 11,1 % ($n=3514$). Наиболее часто зверьки издают писки при обороне убежища (25,5 %, $n=577$) и при взаимодействиях в разнополых парах.

Описание звуковых сигналов. Резкие писки преимущественно гармонические (однако до 40 % имеют шумовую составляющую) (рис. 5). Длительность писков – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=209$). Доминантная частота располагается обычно на первой гармонике – $2,9 \pm 0,1$ кГц. Основная частота – $3,5 \pm 0,1$ кГц ($n=159$). Глубина модуляции значительна – $2,3 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 5. Сонограммы и осциллограммы резких писков тяньшанской полевки *Myodes centralis*: 2 – самки



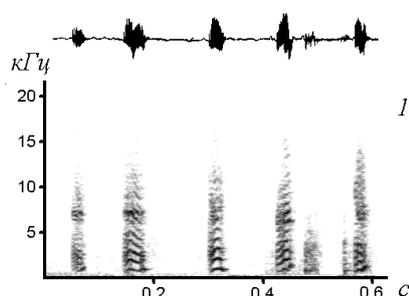
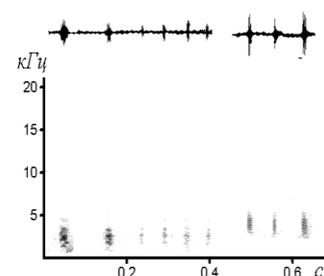
Американская лесная полевка *Myodes (Clethrionomys) gapperi* Vigors, 1830

В 1984 году было получено 13, а в 1985 еще 50 особей полевки Гаппера из США от Ф. Джаннета, которых содержали в виварии НЭБ Черноголовка ИПЭЭ РАН (Сербенюк, Осипова, 1986). Полевка Гаппера сходна с европейскими рыжими полевками, длина тела – до 112 мм, но хвост у нее относительно короче 47 % длины туловища (Громов, Поляков, 1977). Обитает в лесной зоне Северной Америки. Зверьки наиболее активны в темное время суток. Участки обитания взрослых самцов значительно перекрываются и образуют группы до шести особей, которые накладываются на участки нескольких взрослых самок (Mihok, 1979).

Акустическая активность в 10 экспериментальных группах была ниже, чем у двух предыдущих видов и составляла 6,0 % ($n=8071$). Среди однополых пар в группах контакты преимущественно агрессивные, писки встречаются практически при любых взаимодействиях.

Описание звуковых сигналов. Тихие писки представляют собой очень короткий – $0,02 \pm 0,01$ с ($n=41$), гармонический сигнал с шумовым компонентом. Доминантная частота невысокая – $2,7 \pm 0,3$ кГц. Значение «энтропии» высокое – $0,587 \pm 0,013$ (рис. 6).

Рис. 6. Сонограммы и осциллограммы тихих писков самок полевки Гаппера *Myodes gapperi*.



Резкие писки полевки Гаппера более длительные – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=370$) сигналы смешанной или шумовой структуры. Основная частота – $1,4 \pm 0,1$ кГц ($n=208$). Глубина модуляции небольшая – $0,6 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота – $5,6 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» высокое – $0,586 \pm 0,004$ (рис. 7).

Рис. 7. Сонограммы и осциллограммы резких писков полевки Гаппера *Myodes gapperi*: 1 – самцы.

Красная полевка *Myodes (Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779

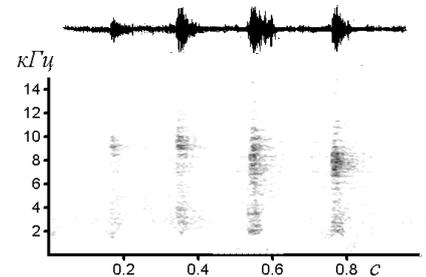
Красная полевка имеет средние размеры – до 117 мм, хвост короткий до 45 % длины тела. Распространена по лесной зоне северной Евразии и западной части Северной Америки. Населяет хвойные и смешанные леса (Млекопитающие СССР, 1963). Красные полевки имеют полифазную суточную активность (Осипова, Сербенюк, 1992). Среди самцов, живущих на одной территории,

формируется иерархия доминирования. Беременные и кормящие самки агрессивны друг к другу (Кошкина и др., 1972).

Акустическая активность в 6 экспериментальных группах была достаточно высокой и составляла 39,5 % ($n=5010$). Среди однополых пар в группах контакты преимущественно агрессивные, пiski чаще встречаются при обороне убежища (80,8 %, $n=1415$).

Описание звуковых сигналов. Тихие пiski представляют собой короткий – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=10$), шумовой сигнал. Доминантная частота – $8,0 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,634 \pm 0,009$ (рис. 8).

Рис. 8. Сонограммы и осциллограммы тихих писков самок красной полевки *Myodes rutilus rossicus*.



Резкие пiski красной полевки представляют собой короткие – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=487$) сигналы шумовой или смешанной структуры. Основная частота ниже таковой писков рыжей полевки и составляет $1,4 \pm 0,1$ кГц ($n=256$). Глубина модуляции небольшая – $0,4 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота наоборот выше, чем в писках рыжей полевки – $7,6 \pm 0,1$ кГц ($n=487$). Значение «энтропии» – $0,64 \pm 0,01$ (рис. 9).

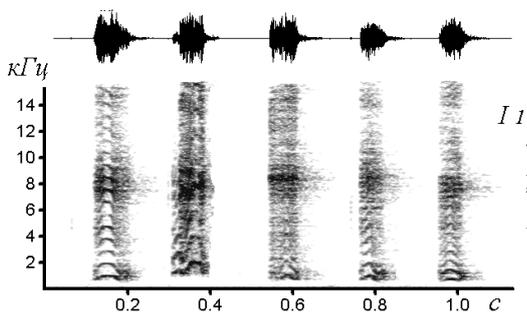


Рис. 9. Сонограммы и осциллограммы резких писков красной полевки: *I.I* – самцы подвида *Myodes rutilus rossicus*.

Красно-серая полевка *Myodes (Clethrionomys) rufocanus* Sundervall, 1846-1847

Красно-серая полевка относительно крупных размеров – 100-130 мм, хвост – до 44 мм. Это широко распространённый вид таежных лесов от Кольского п-ва до Северо-Восточной Сибири и Камчатки (Громов, Ербаева, 1995). Самцы занимают обширные участки обитания (Viitala, 1977). В экспериментальных группах, устанавливается иерархия доминирования среди самцов (Осипова, 2001, 2003; Рутовская, 2003; Осипова, Рутовская, 2004).

Описание звуковых сигналов. Пiski красно-серой полевки имеют гармоническую структуру, можно выделить 2-8 гармоник. Длительность – 38 ± 2 мс ($n=51$). Основная частота – 1,8-6,8 кГц. Глубина модуляции основной частоты – до 4,6 кГц (рис. 10). Доминантная частота расположена в высокочастотной области от 6 до 10 кГц.

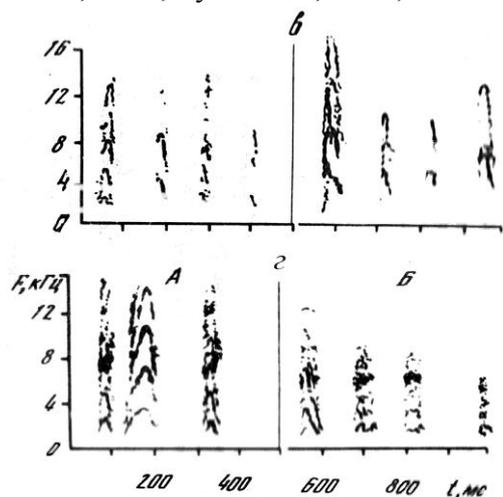
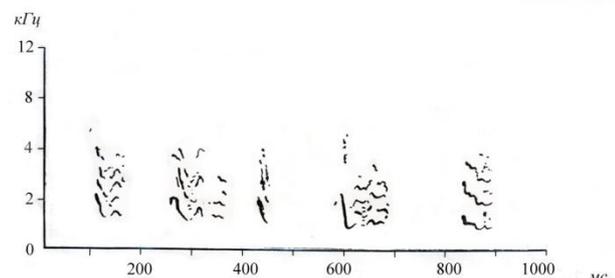


Рис. 10. Сонограммы писков красно-серых полевок: *a* – *Myodes rufocanus rufocanus*, популяция из Красноярского края, *б* – *M. r. bedfordiae*, популяция с о. Сахалин, *в* – *M. r. bedfordiae*, популяция с о. Шикотан, *г* – *M. r. rufocanus*, популяция из Мурманской обл., *А* – сонограммы писков самцов, *Б* – сонограммы писков самок (Соколов и др., 1991)

Самцы при ухаживании за самкой издавали **щелбет**. Сигнал гармонический, 68 ± 14 мс ($n=7$), характеристика модуляции основной частоты имеет волнистую форму (рис. 11). Доминантная частота – 2,5-3,2 кГц (Рутовская, 1990).

Рис. 11. Сонограмма щелбета самцов красно-серой полевки – *Myodes rufocanus bedfordiae*, популяция с о. Сахалин (Рутовская, 1990).



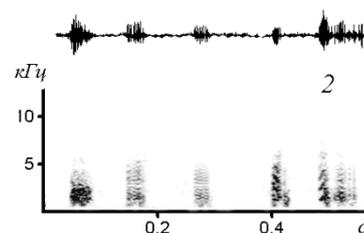
Шикотанская полевка *Myodes (Clethrionomys) sikotanensis* Tokuda, 1935

На экспериментальную базу шикотанских полевков завозили 3 раза, в 1978 г. с юга о. Сахалин и в 1984-85 годах 2 партии по 40 особей с о. Шикотан (Сербенюк, Галанина, 1986). Шикотанская полевка крупная – до 150 мм, встречаются на юге о. Сахалин, Курильских островах, о. Зеленый и о. Шикотан (Тимофеева, Быков, 1975). Обитает в открытых стациях по окраинам торфянистых болот, в долинах рек, занимая злаковые и разнотравные луга (Костенко, Бурковский, 2002). Суточная активность шикотанской полевки полифазная (Громов, Ербаева, 1995). В зимний период шикотанская полевка обитает в открытых влажных биотопах, где образует поселения, напоминающие колонии (Бурковский, 2005).

Акустическая активность в 15 экспериментальных группах полевков с о. Сахалин была низкой и составляла 17,6 % ($n=2445$), пiski встречаются преимущественно при обороне убежища (51,5 %, $n=561$). Из шикотанских полевков с о. Шикотан было сформировано 6 групп. Акустическая активность у них была более низкой, чем у полевков с о. Сахалин – 13,3 % ($n=3014$). Писки зверьки издавали при опознавательных и дружелюбных контактах.

Описание звуковых сигналов. Тихие писки шикотанской полевки представляют собой короткий – $0,02 \pm 0,01$ с ($n=60$), шумовой или гармонический сигнал. Доминантная частота – $1,8 \pm 0,1$ кГц. Основная частота почти совпадает с доминантной – $2,0 \pm 0,1$ кГц ($n=31$). Глубина модуляции не большая $0,7 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,447 \pm 0,009$ (рис. 12).

Рис. 12. Сонограммы и осциллограммы тихих писков шикотанской полевки *Myodes sikotanensis* с о. Сахалин: 2 – самки.



Резкий писк шикотанской полевки короткий гармонический сигнал – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=544$). Доминантная частота составляет $2,1 \pm 0,1$ кГц, основная частота – $2,8 \pm 0,1$ кГц ($n=453$). Глубина модуляции невысока – $1,6 \pm 0,1$ кГц. «Энтропия» – $0,428 \pm 0,002$ (рис. 13).

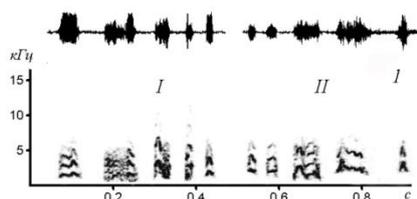


Рис. 13. Сонограммы и осциллограммы резких писков шикотанских полевков *Myodes sikotanensis*, I – популяция с о. Сахалин, II – популяция с о. Шикотан: I – самцы.

Степная пеструшка *Lagurus lagurus* Pallas, 1773

Степная пеструшка небольшая полевка – до 120 мм, хвост около 15 % длины тела. Распространена в южных лесостепях, степях и северных полупустынях Евразии. Пеструшка активна круглосуточно, но ведёт полуподземный образ жизни и на поверхность выходит обычно в сумерках или ночью (Громов, Ербаева, 1995). Вероятно, у этого вида существуют моногамные семейные группировки, структура и пространственное положение которых меняется по сезонам года, а также в зависимости от плотности населения (Малькова, Пальчех, 2003; Кокенцова и др., 2004).

Акустическая активность в 8 экспериментальных группах высока и составляла 49,3 % ($n=3046$). Среди однополых взаимодействий в группах регистрировали преимущественно агрессивные контакты и оборону убежища, которые сопровождалась писками чаще всего.

Описание звуковых сигналов. Тихие писки представляют собой короткий сигнал, длительностью $0,03 \pm 0,01$ с ($n=51$), как правило, гармонический с шумовым компонентом. Значение «энтропии» высокое – $0,695 \pm 0,012$. Доминантная частота расположена на первой гармонике, и составляет $4,93 \pm 0,03$ кГц (рис. 14).

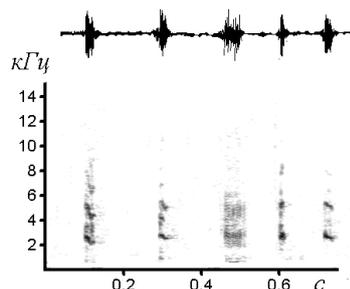
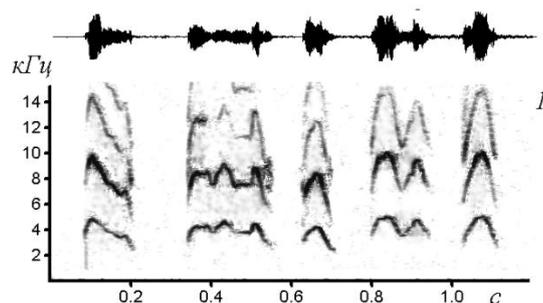


Рис. 14. Сонограммы и осциллограммы тихих писков самок степной пеструшки *Lagurus lagurus*.

Резкие пiski степной пеструшки длительные звуки – $0,12 \pm 0,01$ с ($n=255$), гармонические, можно выделить более 3-х гармоник. Основная частота около 4 кГц. Характеристика модуляции основной частоты имеет волнообразную форму, глубина модуляции – $1,3 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота – $6,8 \pm 0,2$ кГц ($n=255$).

Рис. 15. Сонограммы и осциллограммы резких писків степной пеструшки *Lagurus lagurus*: 1 – самцы.

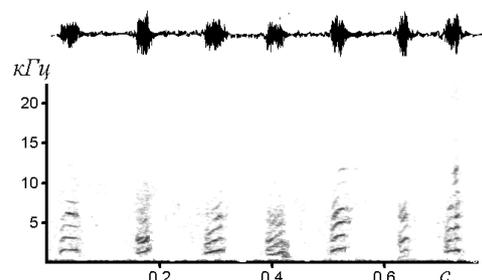


Желтая пеструшка *Eolagurus luteus* Eversmann, 1840

Желтая пеструшка довольно крупный зверек: длина тела до 210 мм. В настоящее время желтая пеструшка встречается в Зайсанской котловине и Северо-Западном Тарбагатае. Это оседлые зверьки с круглогодичной активностью. Летом живут семьями в норах, а зимой — и в подснежных гнездах из сухих трав. Активны, в основном, днем (Мазин, 1996). Желтая пеструшка живет большими колониями, основой которой, вероятно, является семейная пара.

Описание звуковых сигналов. Тихие пiski представляют собой короткие – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=116$) сигналы, как правило, гармонические. Модуляция основной частоты небольшая – $1,5 \pm 0,3$ кГц. Доминантная частота составляет – $3,2 \pm 0,1$ кГц (рис. 16). Значение «энтропии» – $0,547 \pm 0,008$.

Рис. 16. Сонограммы и осциллограммы тихих писків желтой пеструшки *Eolagurus luteus*.



Резкие пiski желтой пеструшки – гармонические сигналы длительностью $0,08 \pm 0,01$ с ($n=180$). Основная частота около 1,7 кГц. Характеристика модуляции основной частоты имеет П-образную форму, глубина модуляции небольшая – $0,5 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота расположена на 3-5 гармонике – $6,8 \pm 0,2$ кГц ($n=180$). Значение «энтропии» – $0,571 \pm 0,005$ (рис. 17). Достоверных половых различий в писках желтой пеструшки не выявлено.

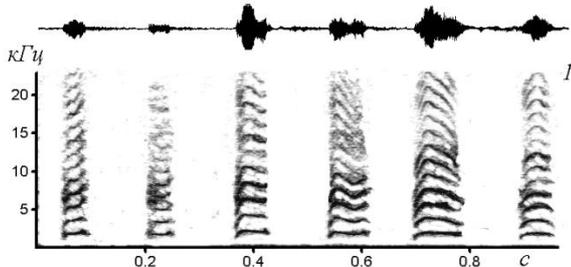


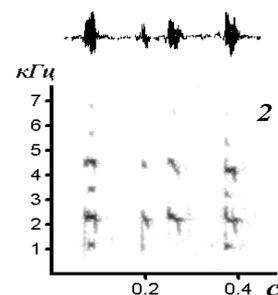
Рис. 17. Сонограммы и осциллограммы резких писків желтой пеструшки *Eolagurus luteus*: 1 – самцы.

Афганская полевка *Blanfordimys afghanus* Thomas, 1912

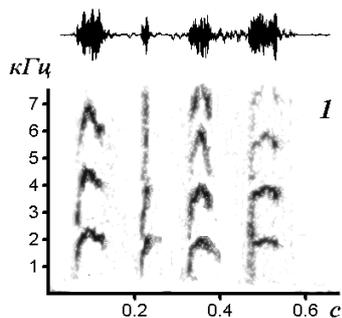
Афганская полевка относится к мелким полевкам – 95-110 мм, хвост составляет 25-30 % длины тела (Флинт и др., 1970). Населяет предгорные лёссовые и лёссово-песчаные полупустыни на высотах от 500 до 1600 м над у. м. на юге Туркменистана, юге Узбекистана; Таджикистан и северо-западной части Афганистана (Громов, Ербаева, 1995). Активна в сумерки и ночью. Селится колониями, состоящими из нескольких семейных нор (Давыдов, 1988).

Описание звуковых сигналов. Тихие пiski преимущественно гармонические (80,1 %) короткие сигналы – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=83$). Доминантная и основная частоты почти совпадают – $2,1-2,5 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции основной частоты – $0,2 \pm 0,1$ кГц (рис. 18).

Рис. 18. Сонограммы и осциллограммы тихих писків афганской полевки *Blanfordimys afghanus*: 2 – самки.



Резкие пiski афганской полевки имеют гармоническую структуру с 3



и более гармониками и П-образной модуляцией основной частоты (рис. 19). Шумовые сигналы встречаются в 21,2 % случаев. Длительность – $0,06 \pm 0,01$ с ($n=222$), основная частота – $2,3 \pm 0,1$ кГц, глубина модуляции – $0,5 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота – $4,7 \pm 0,3$ кГц. Характеристики писков самцов и самок достоверно не отличаются.

Рис. 19. Сонограммы и осциллограммы резких писков афганской полевки *Blanfordimys afghanus*: 1 – самцы.

У афганской полевки отсутствуют такие сигналы как пение и предупреждающий об опасности сигнал (Зоренко, 1990; Рутовская, 2009), которые известны для ведущей сходный образ жизни полевки Брандта (Рутовская, 2012).

Полевка Брандта *Lasiopodomys brandti* Radde, 1861

Полевка Брандта крупный зверек – до 148 мм. Основная часть ее ареала находится в Монголии (Дмитриев и др., 1992), в Китае (Огнев, 1950), в пределах России в степи южного Забайкалья (Некипелов, 1935; Смирнова, Васюхина, 1949), где она населяет злаковые и злаково-попынные степи равнин и гор до 2600-2900 м над у.м. Полевки ведут исключительно дневной образ жизни с двумя пиками активности в летнее время (Хрущелевский, Копылова, 1957). Летом семья полевки Брандта состоит из 1-2 перезимовавших самцов, 1-3 перезимовавших самок, 2-4 примкнувших к размножению самок весеннего помета и молодых зверьков нескольких выводков (Zhang, Zhong, 1981; Fang, Sun, 1991).

Акустическая активность в 4 экспериментальных группах была невысока и составляла 18,0 % контактов с писками и 4,1 % контактов с пением ($n=2148$). Для полевки Брандта известны сигналы, предупреждающие об опасности (Никольский, 1979), однако в условиях вольер полевки такого поведения не демонстрировали.

Описание звуковых сигналов. Тихие писки короткие – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=168$) гармонические сигналы, шумовой компонент встречается не более чем в 30 %. Доминантная и основная частоты совпадают – $7,2 \pm 0,3$ кГц. Глубина модуляции большая – $4,4 \pm 0,2$ кГц (рис. 20).

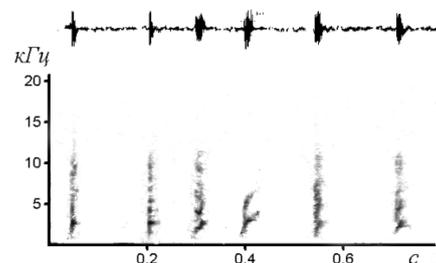


Рис. 20. Сонограммы и осциллограммы тихих писков полевки Брандта *Lasiopodomys brandti*: 1 – самцы.

Резкие писки имеют гармоническую структуру иногда с шумовой составляющей (до 30 %). Длительность – $0,07 \pm 0,01$ с ($n=98$), основная частота – $4,4 \pm 0,2$ кГц. Характеристика модуляции имеет П-форму, глубина ее значительна – $2,8 \pm 0,2$ кГц (рис. 21). Половые различия между сигналами самцов и самок не обнаружены.

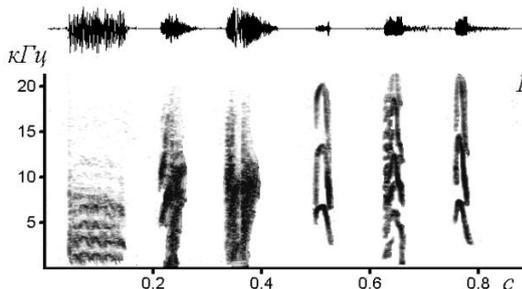
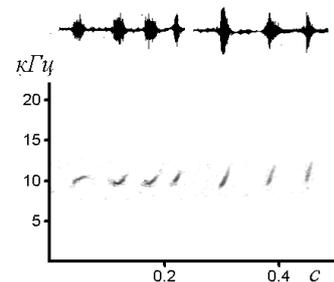


Рис. 21. Сонограммы и осциллограммы резких писков полевки Брандта *Lasiopodomys brandti*: 1 – самцы.

Пение короткие $0,02 \pm 0,01$ с ($n=39$) гармонические звуки, с основной частотой – $13,7 \pm 0,4$ кГц. Доминантная частота – $11,2 \pm 0,4$ кГц. Глубина модуляции – $4,3 \pm 0,5$ кГц. Значение «энтропии» небольшое – $0,372 \pm 0,190$. Звук издается сериями (рис. 22).

Рис. 22. Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевки Брандта *Lasiopodomys brandti*.



Предупреждающий об опасности сигнал зверьки подают сериями, стоя у норы «столбиками». Мы проанализировали полевые записи предупреждающего об опасности сигнала, любезно предоставленные нам А.А. Никольским. Сигнал короткий – $0,03 \pm 0,01$ с, ($n=1059$), гармонический, с глубокой модуляцией основной частоты – $5,2 \pm 0,1$ кГц (рис. 23). Основная и доминантная частоты почти совпадают – около 10 кГц. Сигналы из разных популяций не имели существенных различий, однако была выражена индивидуальная изменчивость.

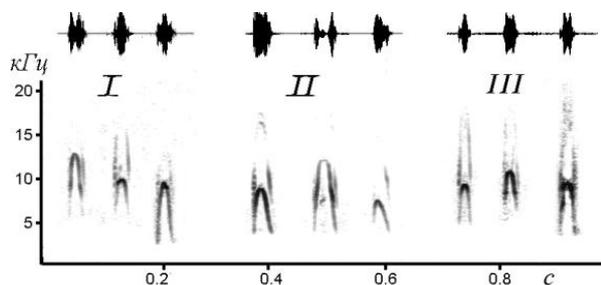


Рис. 23. Сонограммы и осциллограммы предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* из разных популяций: I – Монголия, окр. сомона Эрдене и пос. Даш-Балбар, II – Монголия. Гоби-Алтайский аймак, III – Читинская обл., Борзенский р-н.

Китайская полевка *Lasiopodomys mandarinus* Milne-Edwards, 1871

Китайская полевка мелкий короткохвостый зверек – 98-116 мм, хвост – до 28 мм. Живет в степных и лугово-степных биотопах на равнинах и в горах в Северо-Восточном Китае, в Монголии и на Корейском п-ове, в нашей стране на юге Бурятии. Ведет подземный образ жизни, и на поверхности зверьки появляются редко (Громов, Поляков, 1977). Семейная группа обычно 2-3 особи, увеличивается летом в среднем до 8-9 (максимально — до 22 особей) и занимает отдельную нору, которую охраняет (Сморкачева, 1998; Smorkacheva, 1999).

Описание звуковых сигналов. Тихие пискки самки часто издают при дружелюбном общении. Длительность – $0,04 \pm 0,01$ с. Сигнал гармонический, доминантная и основная частота – $1,2-1,3 \pm 0,1$ кГц, глубина модуляции – $0,2 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» небольшое – $0,261 \pm 0,005$ (рис. 24). Тихие пискки часто организованы в серии: 7 серий от 3 до 16 звуков имели интервал – $0,99 \pm 0,19$ с ($n=32$).

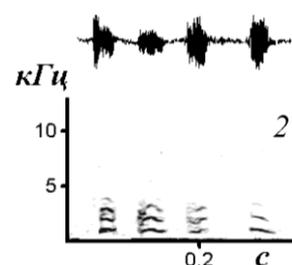


Рис. 24. Сонограммы и осциллограммы тихих пискков китайской полевки *Lasiopodomys mandarinus*: 2 – самки

Резкие пискки китайской полевки имеют обычно гармоническую структуру с модуляцией основной частоты (рис. 25). Звуки длительные – $0,10 \pm 0,01$ с, доминантная частота немного выше основной: $2,0 \pm 0,1$ кГц и $1,7 \pm 0,1$ кГц соответственно. Глубина модуляции – $0,7 \pm 0,1$ кГц. Половые отличия резких пискков хорошо выражены по ряду параметров.

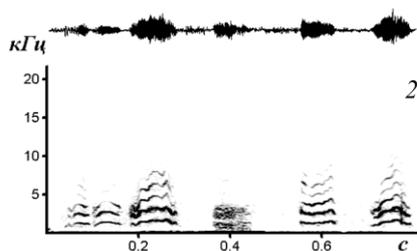
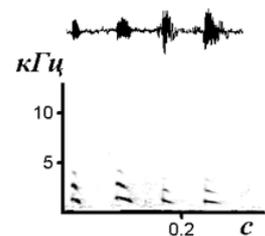


Рис. 25. Сонограммы и осциллограммы резких пискков китайской полевки *Lasiopodomys mandarinus*: 2 – самки.

Пение издают только самцы, в виде серий при любой встрече зверьков. Самки отвечают тихими пискками. Пение отличается от тихих пискков меньшей изменчивостью с характерной модуляцией основной частоты (рис. 26). Это короткие гармонические сигналы – $0,023 \pm 0,001$ с ($n=134$). Доминантная частота совпадает с основной частотой – $1,2 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,2 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,180 \pm 0,003$.

Рис. 26. Сонограммы и осциллограммы пения самцов китайской полевки *Lasiopodomys mandarinus*.



Серии пения неодинаковы по длительности и числу элементов: от 1 до 46. Интервал между элементами $0,62 \pm 0,05$ с ($n=200$), разброс этого значения достаточно высок: от 0,026 до 4,65 с.

Длительность интервала между элементами пения зависит от величины серии – в коротких сериях интервал больше, чем в продолжительных.

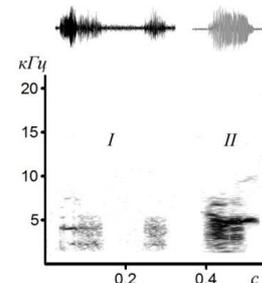
Пение и тихие писки самок часто можно слышать в виде диалога. Диалоги были представлены последовательностями от 3 до 111 звуков. В диалогах звуки пения имеют как меньшую длительность, так и более короткие интервалы между ними. Внутри диалогов тихие писки и пение зверьков могли чередоваться друг с другом или образовывать однотипные последовательности. Наличие ответа партнера влияет на продолжительность интервала между звуками одной особи. Это позволяет нам сделать вывод, что диалоги отличаются от простых последовательностей, так как партнеры реагируют на звуковые сигналы друг друга изменением интервалов между отдельными звуками.

Стадная (узкочерепная) полевка *Microtus (Stenocranius) gregalis* Kastschenko, 1923

Узкочерепной полевке характерны крупные размеры: от 100 до 140 мм, хвоста до 43 мм. Встречается она на открытых ландшафтах от приморской тундры до равнинных и горных степей и лугов от Белого моря на западе до р. Колыма на востоке, до Северной и Центральной Монголии и Северо-Западного Китая на юге. Узкочерепная полевка имеет полифазную суточную активность, образует колонии, приравняемые к семейным группам (Малькова, Пальчех, 2003).

Описание звуковых сигналов. Тихие писки издают самки и самцы при дружелюбных контактах между ними. Это гармонические короткие – $0,04 \pm 0,01$ с $n=125$ сигналы с шумовой составляющей (рис. 27). Доминантная и основная частоты совпадают – $4,4 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,6 \pm 0,1$ кГц. Подвид *M. g. gregalis* отличался более низкими частотными характеристиками тихих писков.

Рис. 27. Сонограммы и осциллограммы тихих писков узкочерепной полевки: I – *Microtus gregalis gregalis* из Курганской области; II – *M. g. castaneus* из Алма-Атинской области: I – самцы.



Резкие писки узкочерепной полевки имеют гармоническую структуру с модуляцией основной частоты (рис. 28), и иногда шумовой компонент. Длительность – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=443$), основная частота – $4,9 \pm 0,1$ кГц, глубина модуляции – $1,7 \pm 0,1$ кГц. Вторая гармоника, как правило, является доминантной частотой, равной $6,0 \pm 0,1$ кГц. Отдельные параметры писков полевок из разных популяций могут отличаться.

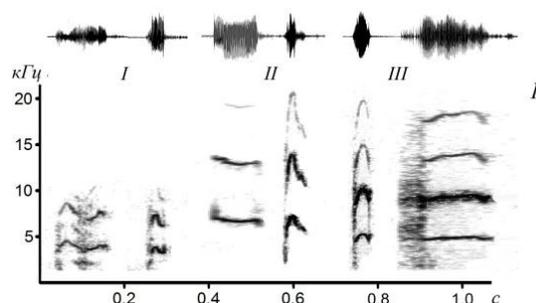
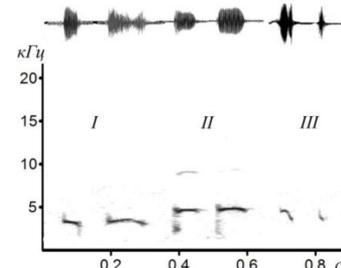


Рис. 28. Сонограммы и осциллограммы резких писков узкочерепной полевки: I – *Microtus gregalis gregalis* из Курганской области; II – *M. g. castaneus* из Иркутской области и III – *M. g. castaneus* из Алма-Атинской области: I – самцы.

Пение издают только самцы при ухаживании за самками. Это гармонические сигналы длительность – $0,03 \pm 0,01$ с, основная и доминантная частоты – $4,3 \pm 0,1$ кГц, глубина модуляции – $0,4 \pm 0,1$ кГц (рис. 29). Особи Алма-атинской популяции имеют более высокие частотные характеристики пения.

Рис. 29. Сонограммы и осциллограммы пения самцов узкочерепной полевки: I – *Microtus gregalis gregalis* из Курганской области; II – *M. g. castaneus* из Иркутской области и III – *M. g. castaneus* из Алма-Атинской области.



Предупреждающий об опасности сигнал узкочерепной полевки, имеет гармоническую структуру. Длительность составляет $0,08 \pm 0,01$ с ($n=894$), основная частота и доминантная примерно совпадают – $7,5-7,9 \pm 0,1$ кГц, глубина модуляции – $1,7 \pm 0,1$ кГц (рис. 30).

Популяции имеют некоторые отличия по длительности звука, его основной частоте, степени модуляции основной частоты и выраженности гармоник, последнее отражается в показателе «энтропия». Предупреждающие об опасности сигналы зверьки подают обычно сериями. Период следования составляет $0,89 \pm 0,04$ с и не отличается у разных популяций.

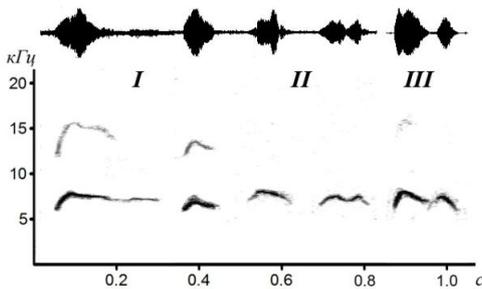


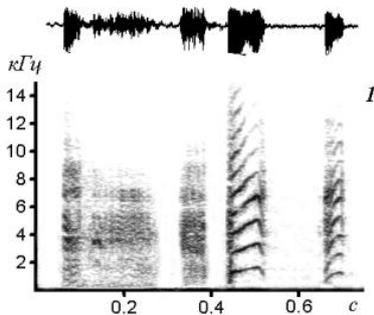
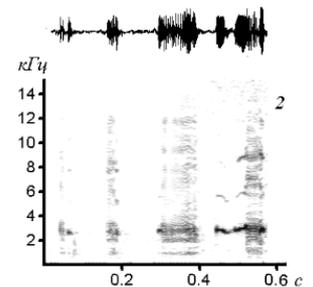
Рис. 30. Сонограммы и осциллограммы предупреждающего об опасности сигнала узкохвостой полевки подвида *Microtus gregalis raddei* из популяций: I – Монголия, II – Бурятия, III – Читинская обл.

Полевка-экономка *Microtus (Pallasinus) oeconomus* Miller, 1899

Экономка – крупная длиннохвостая полевка: 105–150 мм, длина хвоста до 77 мм. Она населяет увлажненные участки по всей стране от лесотундр до лесостепи от центральных частей Западной Европы до Северной Америки (Аляска), в том числе на ряде островов Берингова моря. Полевка-экономка активна круглые сутки, особенно в сумеречные часы (Млекопитающие фауны СССР, 1963). Взрослые полевки-экономки ведут оседлый образ жизни. Высокая подвижность самцов во время размножения дает основания утверждать, что основная стратегия размножения у полевки экономки – промискуитет либо полигиния (Tast, 1966).

Описание звуковых сигналов. Тихие писк имеют длительность $0,07 \pm 0,01$ с ($n=30$), доминантную частоту – $3,1 \pm 0,2$ кГц. Сигнал шумовой, только 33 % имеют выраженные гармоники с основной частотой – $2,1 \pm 0,2$ кГц ($n=10$). Глубина модуляции основной частоты – $0,3 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» высокое – $0,610 \pm 0,018$ (рис.31).

Рис. 31. Сонограммы и осциллограммы тихих писк полевки-экономки *Microtus oeconomus*: 2 – самки.

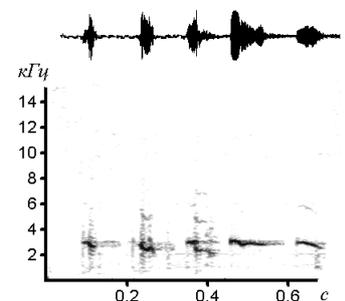


Резкие писк полевки-экономки имеют обычно шумовую структуру, гармоническая составляющая четко выражена только в 52 % случаев (рис. 32). Длительность писк – $0,07 \pm 0,01$ с ($n=154$), доминантная частота – $5,4 \pm 0,1$ кГц. Основная частота составляет $1,3 \pm 0,1$ кГц ($n=75$). Глубина модуляции – $0,5 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 32 Сонограммы и осциллограммы резких писк полевки-экономки *Microtus oeconomus*: 1 – самцы.

Пение представлено одним самцом полевки-экономки с Чукотки. Самец издавал гармонические сигналы, в 52 % имеющие шумовой компонент, с одной гармоникой длительностью – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=21$) и основной частотой – $2,80 \pm 0,03$ кГц. Доминантная частота – $3,4 \pm 0,6$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,3 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,511 \pm 0,021$ (рис. 33).

Рис.33. Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевки-экономки *Microtus oeconomus*.

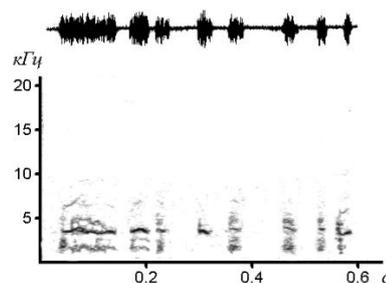


Приозерная полевка *Microtus (Pallasinus) limnophilus* Buchner, 1889

Приозерная полевка мельче полевки-экономки – 109-118 мм. В Китае она населяет солончаковые пустыни и альпийские луга (Smith, Xie, 2008), в Монголии – пустынные и полупустынные районы. Встречается в ландшафтах Зайсанской котловины (Громов, Поляков, 1977). Колоний не образует (Smith, Xie, 2008). Пространственная организация и социальная структура вида не известна.

Описание звуковых сигналов. Тихие пискы были записаны только у 7 самок. Они имеют длительность $0,03 \pm 0,02$ с ($n=176$), доминантную частоту и основную частоту – $3,1-3,2 \pm 0,1$ кГц. Сигнал имеет гармоническую структуру и шумовую составляющую. Глубина модуляции небольшая – $0,3 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,401 \pm 0,005$ (рис 34).

Рис. 34. Сонограммы и осциллограммы тихих писксов самки приозерной полевки *Microtus limnophilus*.



Резкие писксы приозерной полевки имеют обычно гармоническую структуру, и шумовой компонент (рис. 35). Длительность – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=199$), доминантная частота – $4,1 \pm 0,1$ кГц. Основная частота составляет $3,6 \pm 0,1$ кГц ($n=156$). Глубина модуляции значительна – $1,0 \pm 0,1$ кГц. Половые различия резких писксов слабо выражены.

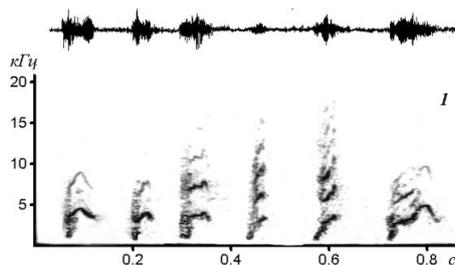
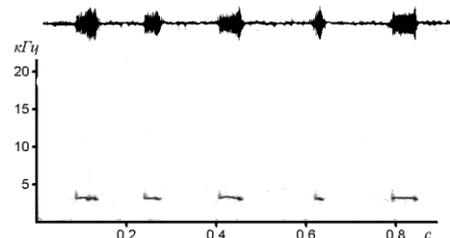


Рис. 35. Сонограммы и осциллограммы резких писксов приозерной полевки *Microtus limnophilus*: 1 – самцы.

Пение имеет одну гармонику длительностью $0,04 \pm 0,01$ с ($n=176$) и основной частотой – $3,1 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,3 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» среднее – $0,401 \pm 0,005$ из-за небольшого шумового компонента в начале сигнала (рис.36).

Рис. 36. Сонограммы и осциллограммы пения самцов приозерной полевки *Microtus limnophilus*.

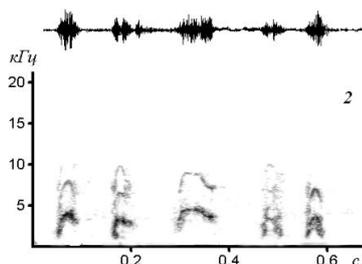
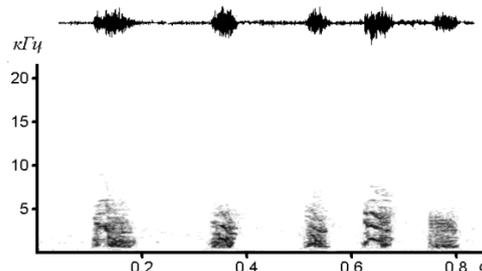


Полевка Миддендорфа *Microtus (Alexandromys) middendorffii* Poljakov, 1881

Длина тела полевки Миддендорфа до 143 мм, хвоста — до 42 мм. Полевка населяет преимущественно заболоченные участки равнинной и горной тундры от Полярного Урала до Колымской низменности (Громов, Ербаева, 1975). Селится колониями, неглубокие норы роет только в более сухих местах (Флеров, 1933).

Описание звуковых сигналов. Тихие писксы имеют смешанную структуру: гармоники и шумовой компонент, длительность – $0,06 \pm 0,01$ с ($n=22$). Основная частота совпадает с доминантной – $3,0 \pm 0,1$ кГц и имеет модуляцию частоты с глубиной – $1,0 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,393 \pm 0,005$ (рис. 37).

Рис. 37. Сонограммы и осциллограммы тихих писксов самки полевки Миддендорфа *Microtus middendorffii*.

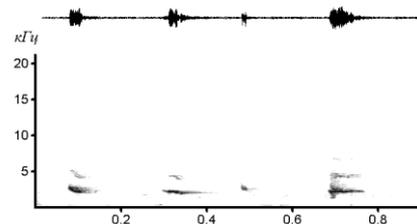


Резкие писксы полевки Миддендорфа гармонические сигналы с шумовым компонентом (рис. 38). Длительность – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=97$), доминантная частота – $4,5 \pm 0,2$ кГц. Основная частота – $3,6 \pm 0,1$ кГц ($n=61$). Глубина модуляции значительна – $1,2 \pm 0,09$ кГц.

Рис. 38. Сонограммы и осциллограммы резких писксов полевки Миддендорфа *Microtus middendorffii*: 2 – самки.

Пение – гармонический сигнал с 1-2 гармониками длительностью – $0,06 \pm 0,01$ с ($n=20$) и основной частотой – $2,5 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,3 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» среднее – $0,401 \pm 0,017$ (рис. 39).

Рис. 39. Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевки Миддендорфа *Microtus middendorffii*.



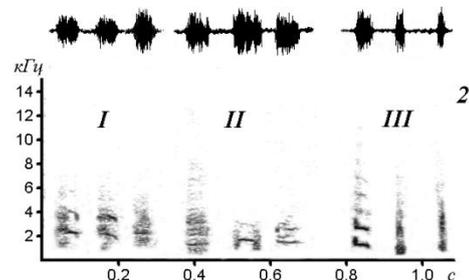
Дальневосточная полевка (большая) *Microtus (Alexandromys) fortis* Thomas, 1911

Это наиболее крупный вид рода – до 176 мм, хвоста — до 75 мм. Селится по поймам и заболоченным участкам степной и лесной зон, горным падам, берегам рек и озер в Забайкалье, Амурской области, Хабаровском, Приморском краях, Монголии, Китае, Корее. Летом зверьки активны ночью, осенью, зимой и весной – главным образом днем (Млекопитающие фауны СССР, 1963). Образ жизни – семейно-колониальный; все убежища (норы) одной колонии связаны между собой сетью тропинок, выгрызенных в траве (Дымин, 1974; Костенко, 1984).

Акустическая активность в 5 экспериментальных группах была высока и составляла 37,0 % ($n=2546$) контактов с писками и 7,1 % с пением. Среди однополюх взаимодействий в группах регистрировали преимущественно дружелюбные и опознавательные контакты. Пение наиболее часто регистрировали разнополюх парах.

Описание звуковых сигналов. Тихие писки дальневосточных полевок имеют длительность $0,04 \pm 0,01$ с ($n=518$) и доминантную частоту – $2,2 \pm 0,1$ кГц. Шумовые сигналы составляют 46 % звуков, остальные – гармонические с шумовым компонентом. Основная частота составляет $1,6 \pm 0,1$ кГц ($n=252$). Глубина модуляции не большая – $0,3 \pm 0,1$ кГц (рис. 40).

Рис. 40. Сонограммы и осциллограммы тихих писков дальневосточной полевки подвида *Microtus fortis michnoi* популяции из Монголия (I) и Бурятии (II) и подвида *M. fortis pelliceus* из Читинской обл.(III): 2 - самки.



Резкие писки дальневосточной полевки имеют обычно гармоническую структуру с шумовым компонентом. Длительность – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=278$). Основная частота – $1,6 \pm 0,1$ кГц ($n=190$), доминантная частота – $3,3 \pm 0,1$ кГц (рис.41). Отмечены некоторые подвидовые отличия в частотных характеристиках сигналов.

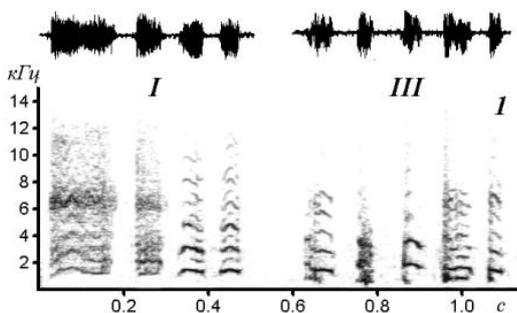
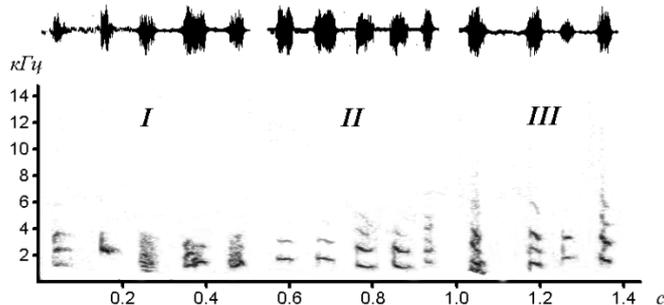


Рис. 41. Сонограммы и осциллограммы резких писков дальневосточной полевки подвида *Microtus fortis michnoi* популяции из Монголия (I) и Бурятии (II) и подвида *M. f. pelliceus* из Читинской обл. (III): 1 - самцы.

Пение самцы издают сериями по 2-14 звука с периодичностью $0,23 \pm 0,01$ с ($n=136$). Длительность пения – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=278$), структура обычно гармоническая, половина звуков имеет шумовую составляющую. Основная частота – $1,6 \pm 0,1$ кГц ($n=190$), доминантная частота – $3,2 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $0,6 \pm 0,1$ кГц (рис. 42).

Рис. 42. Сонограммы и осциллограммы пения самцов дальневосточной полевки подвида *Microtus fortis michnoi* популяции из Монголия (I) и Бурятии (II) и подвида *M. f. pelliceus* из Читинской обл. (III).



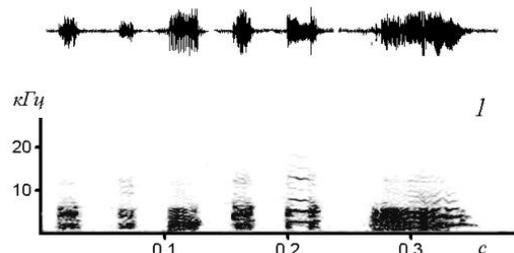
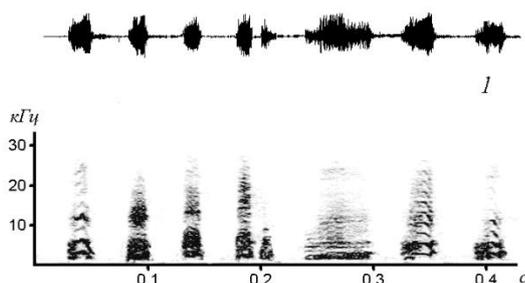
Полевка Максимовича (унгурская) *Microtus (Alexandromys) maximowiczii* Schrenck, 1858

Полевка Максимовича крупная – до 152 мм, хвоста — до 69 мм. Обитает на заболоченных участках лесной зоны от западного и юго-западного Забайкалья до среднего Приамурья, в Юго-

Восточной Якутии, в Северо-Восточной Монголия и Китае (Громов, Ербаева, 1995). Унгурская полевка образует мозаичные поселения, в более открытых, увлажненных и покрытых кустарником местах. Полевки живут семьями, в поверхностных норах (Войта, 2002).

Описание звуковых сигналов. Тихие писк полевки Максимовича имеют смешанную структуру. Длительность – $0,02 \pm 0,01$ с ($n=95$), доминантная и основная частоты – $2,8-2,9 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $1,1 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,336 \pm 0,004$ (рис. 43).

Рис. 43. Сонограммы и осциллограммы тихих писк полевки Максимовича *Microtus maximowiczii*: 1 – самцы.

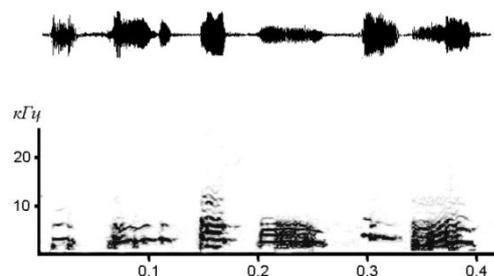


Резкие писк полевки Максимовича имеют, как правило, шумовой компонент в 93 % случаев (рис. 44). Длительность – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=73$), доминантная частота – $3,2 \pm 0,21$ кГц. Основная частота – $2,9 \pm 0,2$ кГц ($n=54$). Глубина модуляции значительна – $1,5 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 44. Сонограммы и осциллограммы резких писк полевки Максимовича *Microtus maximowiczii*: 1 – самцы.

Пение – гармонический сигнал с 2 и более гармониками (рис. 45). Длительность – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=109$), основная частота $2,9 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $0,8 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» небольшое – $0,287 \pm 0,007$.

Рис. 45. Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевки Максимовича *Microtus maximowiczii*.



Эворонская полевка *Microtus (Alexandromys) evoronensis* Kovalskaja et Sokolov, 1981

Крупная полевка, длина тела до 157 мм, хвоста — до 55 мм. Известна только из Эворон-Чукчагырской впадины (нижнее Приамурье), с побережья озера Эворон. Наиболее высокой численности достигает среди заливных, осоковых или злаково-осоковых пойменных лугах и болот с мелким кустарниковым покровом (Мейер и др., 1996)

Описание звуковых сигналов. Мы располагали записью пения одного самца. Это – гармонический сигнал с 2-3 и более гармониками (рис. 46), длительностью – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=20$) и основной частотой – $2,8 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $1,5 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» среднее – $0,460 \pm 0,032$.

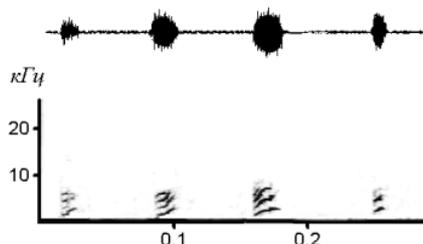


Рис. 46. Сонограммы и осциллограммы пения самца эворонской полевки *Microtus evoronensis*.

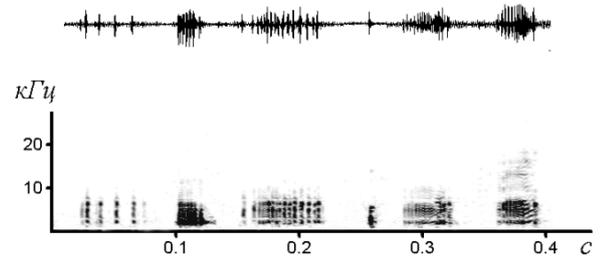
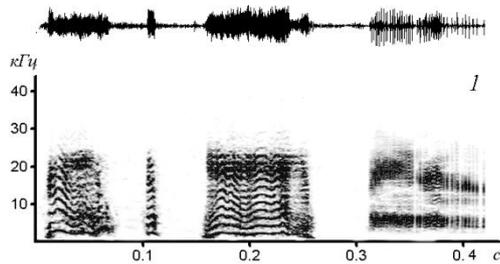
Дагестанская полевка *Microtus (Terricola) daghestanicus* Schidlovsky, 1919

Мелкая полевка – длина тела до 95 мм, хвоста до 40 мм. Населяет остепненные и засушливые участки высокогорий восточного и части центрального участков Главного Кавказского хребта, горы Малого Кавказа (Армения, Юго-Западный Азербайджан). В норах проводит большую часть времени, редко выходя на поверхность (Громов, Ербаева, 1995).

Описание звуковых сигналов. Тихие писк имеют преимущественно шумовую структуру, длительностью – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=51$), доминантная частота – $2,3 \pm 0,1$ кГц. Основная частота почти совпадает с доминантной. Глубина модуляции – $0,9 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,429 \pm 0,011$ (рис. 47).

Рис. 47. Сонограммы и осциллограммы тихих пиков дагестанской полевки *Microtus daghestanicus*.

Резкие пиксы дагестанской полевки имеют шумовой компонент в 91 % случаев (рис. 48).

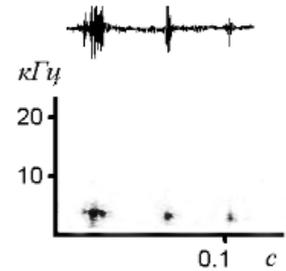


Длительность пиков – $0,06 \pm 0,01$ с ($n=160$), доминантная частота – $4,5 \pm 0,3$ кГц. Основная частота ниже доминантной – $3,4 \pm 0,1$ кГц ($n=130$). Глубина модуляции значительна – $2,1 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 48. Сонограммы и осциллограммы резких пиков дагестанской полевки *Microtus daghestanicus*: 1 – самцы.

Нам удалось записать и проанализировать только 3 звука самца, при ухаживании за самкой, которые мы отнесли к *пению*: это короткие ($0,01$ с) звуки с одной гармоникой на $3,5$ кГц (рис. 49).

Рис. 49. Сонограммы и осциллограммы пения самцов дагестанской полевки *Microtus daghestanicus*.

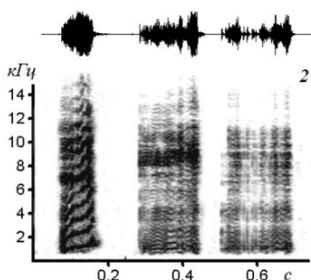


Кустарниковая полевка Шелковникова *Microtus (Terricola) schelkovnikovi* Satunin, 1907

Один из наиболее мелких видов подрода кустарниковых полевок – до 107 мм, хвоста — 25 мм. Достоверные находки этой полевки отмечены в Ленкоранском районе Азербайджана. В Тальше она обитает во влажных буковых, буково-грабовых лесах (Кодацкий, 1964). Суточная активность носит полифазный характер (Зоренко и др., 1989). Полевка Шелковникова ведет полуподземный образ жизни моногамными парами, включающими самца, самку и молодых одного помета (Зоренко, 2001).

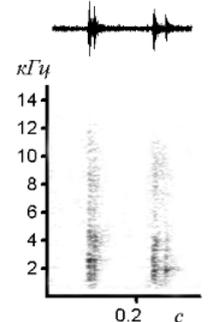
Описание звуковых сигналов. Тихие пиксы имеют длительность $0,03 \pm 0,01$ с ($n=9$), доминантную частоту – $4,8 \pm 0,1$ кГц. Сигнал шумовой. Значение «энтропии» высокое – $0,723 \pm 0,024$ (рис. 50).

Рис. 50. Сонограммы и осциллограммы тихих пиков самца полевки Шелковникова *Microtus schelkovnikovi*.



Резкие пиксы полевки Шелковникова имеют преимущественно шумовую структуру (рис. 51). Пиксы длительные – $0,13 \pm 0,01$ с ($n=176$), доминантная частота высокая – $9,9 \pm 0,1$ кГц. В сигналах с выраженной гармонической составляющей основная частота составляет $1,2 \pm 0,1$ кГц ($n=15$). Глубина модуляции небольшая – $0,4 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 51. Сонограммы и осциллограммы резких пиков полевки Шелковникова *Microtus schelkovnikovi*: 2 – самки.



Самцы полевки Шелковникова при ухаживании за самкой изредка издают пение (Зоренко, 1990) однако, нам записать этот звук не удалось.

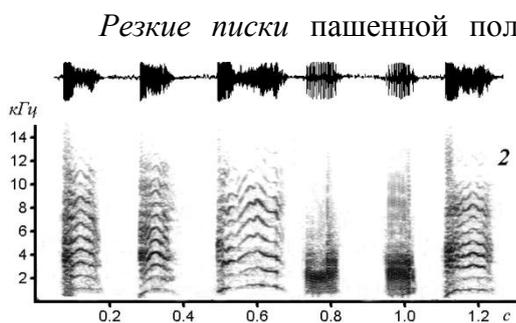
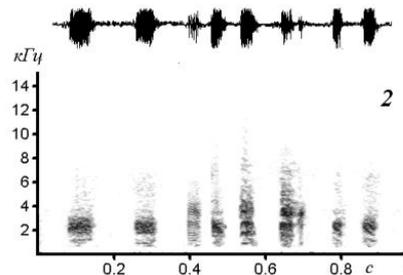
Темная (пашенная) полевка *Microtus agrestis* L., 1761

Эта темно-серая полевка средних размеров – 90-140 мм. Селиться в лесной зоне по заболоченным лугам, моховым болотам, вырубкам и опушкам лесной зоне Евразии от Великобритании на западе до Лено-Енисейского водораздела на востоке (Флинт и др. 1970). Темные полевки активны круглые сутки, но чаще в сумерках и ночью, демонстрируют высокую степень оседлости. Прочные семейные пары у темной полевки не образуются (De Jonge, 1983).

Акустическая активность в 6 экспериментальных группах была невысокой и составляла 11,4 % для писксов и 1,7 % для пения ($n=1792$). В однополюх взаимодействиях писксы, в основном, зверькы издають при агрессивных контактах и обороне убежища, а при взаимодействиях в разнополюх парах – в дружелюбных, нейтральных контактах и при обороне убежища издають и писксы, и пение.

Описание звуковых сигналов. Тихие писксы – сигналы шумовой или смешанной структуры, длительностью – $0,08 \pm 0,01$ с ($n=44$), с доминантной частотой на второй гармонике – $2,3 \pm 0,2$ кГц. Основная частота – $1,1 \pm 0,1$ кГц ($n=23$). Глубина модуляции – $0,1 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,475 \pm 0,008$ (рис. 52). Тихие писксы могут быть организованы в серии от 3 до 16 звуков со средней продолжительностью интервала – $0,99 \pm 0,19$ сек ($n=32$).

Рис. 52. Сонограммы и осциллограммы тихих писксов пашенной полевки *Microtus agrestis*: 2 – самки.

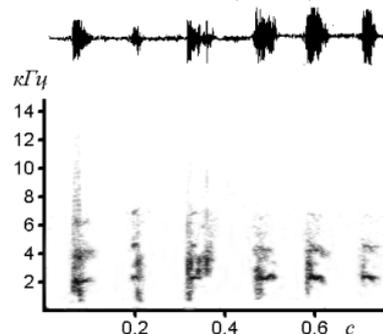


Резкие писксы пашенной полевки имеют обычно смешанную структуру, длительность большая – $0,09 \pm 0,01$ с, доминантная частота – $4,3 \pm 0,1$ кГц, основная частота – $1,1 \pm 0,1$ кГц ($n=171$). Глубина модуляции значительна – $0,3 \pm 0,1$ кГц (рис. 53). Половые различия резких писксов заключаются в некоторых частотных характеристиках и длительности звуков.

Рис. 53. Сонограммы и осциллограммы резких писксов пашенной полевки *Microtus agrestis*: 2 – самки.

Пение издають только самцы, как правило, в виде серий. Это – короткие гармонические сигналы длительностью $0,07 \pm 0,01$ с. ($n=77$), с максимальной основной частотой $1,8 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота – $2,9 \pm 0,2$ кГц. Глубина модуляция небольшая – $0,2 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» высокое – $0,515 \pm 0,006$ (рис. 54). Серии неодинаковы по длительности и числу элементов: от 1 до 46. Интервал между элементами равен $0,62 \pm 0,05$ с ($n=200$). Интервалы между элементами в коротких сериях больше.

Рис. 54. Сонограммы и осциллограммы пения самцов пашенной полевки *Microtus agrestis*.



Обыкновенная полевка *Microtus arvalis* Pallas, 1779

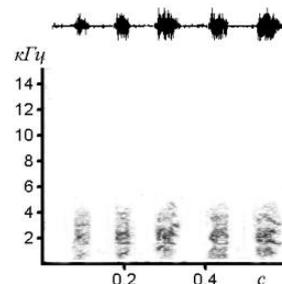
Обыкновенная полевка имеет небольшие размеры – 92-113 мм. Она тяготеет к полевым и луговым ценозам, поселяется на сельскохозяйственных территориях (Башенина, 1962; Доброхотов и др., 1985; Тесленко, Загороднюк, 1986). Во всех частях своего ареала вид имеет полифазную 3-х часовую циркадную активность (Никитина, Зенькович, 1972; Тихонов, Тихонова, 2001). Обыкновенная полевка образует колонии, которые состоят из зверьков 3-4-х поколений, включающих 1-2 взрослых самцов и 1-3 размножающихся самок и несколько выводков молодых. Зверькы привязаны к своим семейным группам и ведут оседлый образ жизни (Frank, 1954; Башенина, 1962).

Акустическая активность в 3 экспериментальных группах была высокой и составляла 32,0 % ($n=388$). Пения в группах не регистрировали. При взаимодействиях самцов писксы, в основном, зверькы издають при агрессивных контактах.

Описание звуковых сигналов. Мы описывали отдельно сигналы формы «obscurus» и «arvalis». Сравнение двух форм показало, что параметры тихих писксов, также как и пения, достоверно не различаются. Поэтому в автореферате мы приведем данные только для формы

«obscurus». Тихие пiski шумовые или смешанные по структуре сигналы длительностью – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=10$) и с доминантной частотой – $2,5 \pm 0,3$ кГц. Основная частота – $1,5 \pm 0,2$ кГц ($n=6$). Глубина модуляции – $0,2 \pm 0,1$ кГц (рис. 55).

Рис. 55. Сонограммы и осциллограммы тихих пискон самок обыкновенных полевон формы “obscurus” (популяция из Тянь-Шаня).



Резкие пiski обыкновенных полевон формы “obscurus” имеют в большинстве своем гармоническую структуру с шумовым компонентом. Длительность – $0,12 \pm 0,01$ с ($n=500$). Основная частота – $2,0 \pm 0,1$ кГц ($n=344$), доминантная частота – $8,1 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $0,8 \pm 0,1$ кГц (рис. 56). Резкие пiski обыкновенных полевон формы “arvalis” короче – $0,09 \pm 0,01$ с ($n=182$), и имеют более низкую доминантную частоту – $6,4 \pm 0,2$ кГц.

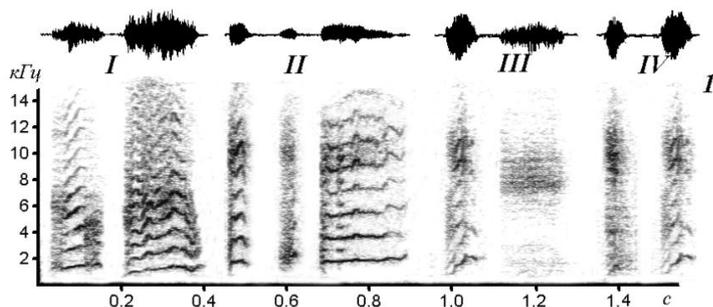
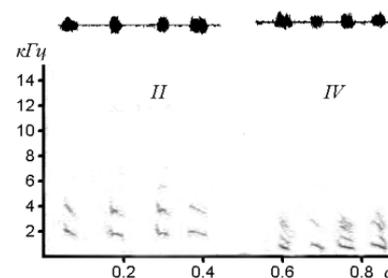


Рис. 56. Сонограммы и осциллограммы резких пискон обыкновенных полевон формы “obscurus” популяции из Ростова (I), Тянь-Шаня (II), Джунгарии (III) и из Талыша (IV): I- самцы.

Пение самцы издают очень редко. Оно имеет длительность $0,03 \pm 0,01$ с ($n=86$), обычно гармонической структуры. Основная частота – $1,8 \pm 0,1$ кГц ($n=78$), доминантная частота на второй гармонике – $2,2 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $0,3 \pm 0,1$ кГц (рис. 57).

Рис. 57. Сонограммы и осциллограммы пения самцов обыкновенных полевон формы “obscurus” популяции из Тянь-Шаня (II) и из Талыша (IV).



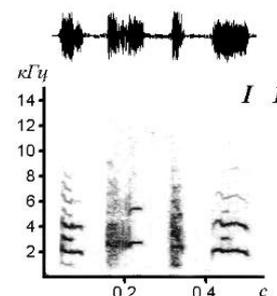
Восточноевропейская полевка *Microtus levis* Miller, 1908

Восточноевропейская полевка вид-двойник обыкновенной полевки. Размеры тела в среднем – 101 мм, хвоста – 34 мм (Мейер и др., 1996). Вид заселяет ценозы с хорошо выраженным травяным покровом и сельскохозяйственные земли большей части Восточной Европы, Урала, Закавказья и Болкан (Малыгин, 1983). Ее характеризует полифазная суточная активность. У восточноевропейской полевки в отличие от ее двойника колонии сгруппированы теснее, а плотность населения в них выше. При этом зверьки шире используют территорию внутри и вне своего поселения (Малыгин, 1983).

Акустическая активность в 7 экспериментальных группах была высокой и составляла 25,4 % ($n=2450$). Пение регистрировали редко (0,6 %) только в межполовых дружелюбных, опознавательных и половых контактах. Писки наиболее часто регистрировали при обороне убежища в 78,8 %.

Описание звуковых сигналов. Тихие пiski в равной пропорции встречаются шумовые или гармонические, среди последних половина (52 %) имеет шумовую составляющую. Длительность звуков – $0,07 \pm 0,01$ с ($n=106$), доминантная частота – $3,3 \pm 0,1$ кГц. Основная частота – $2,3 \pm 0,1$ кГц ($n=51$), глубина модуляции – $0,4 \pm 0,1$ кГц (рис. 58).

Рис. 58. Сонограммы и осциллограммы тихих пискон восточноевропейских полевон *Microtus levis* популяции из Московской обл. (I), с Урала (II) и Красноярского края (III): I – самцы.



Резкие пiski восточноевропейских полевок имеют в большинстве своем (71 %) гармоническую структуру с шумовым компонентом. Длительность пиков – $0,10 \pm 0,01$ с ($n=749$). Основная частота – $2,7 \pm 0,1$ кГц ($n=533$), доминантная частота – $8,1 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции значительная – $0,8 \pm 0,1$ кГц (рис. 59).

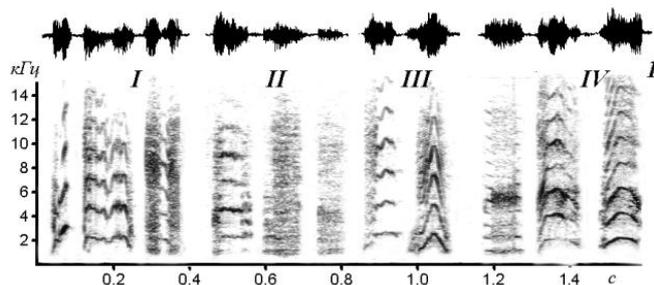
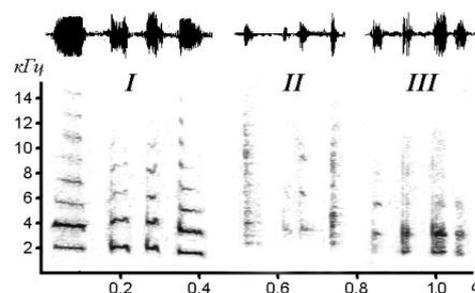


Рис. 59. Сонограммы и осциллограммы резких пиков восточноевропейских полевок *Microtus levis* популяции из Московской обл. (I), с Урала (II), Красноярского края (III), Ростовской обл. (IV): I – самцы.

Пение самцов имеет длительность $0,04 \pm 0,01$ с ($n=149$), преимущественно гармоническую структуру, но 46 % из них имеет шумовую составляющую. Основная частота – $1,9 \pm 0,1$ кГц ($n=119$), доминантная частота обычно на второй гармонике – $2,5 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции – $0,2 \pm 0,1$ кГц (рис. 60).

Рис. 60. Сонограммы и осциллограммы пения самцов восточноевропейских полевок *Microtus levis* популяции из Московской обл. (I), с Урала (II) и Красноярского края (III).



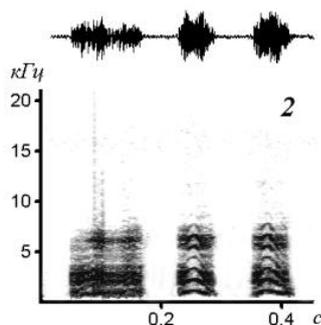
Закаспийская полевка *Microtus transcaspicus* Satunin, 1905

Закаспийская полевка крупная – до 145 мм, хвоста – 38-57 мм. Она обитает по речным долинам, на увлажненных участках среди древесно-кустарниковой растительности в Юго-Западной Туркмении, Западном и Центральном Копетдаге, в Северо-восточном Иране (пров. Хорасан) (Маринина, 1981). В экспериментальных группах закаспийская полевка демонстрирует полифазную активность. Ведет колониальный образ жизни. (Малыгин, 1983).

Акустическая активность в 9 экспериментальных группах была не высока и составляла 13,4 % для пиков и 0,1% для пения ($n=2883$). Пение регистрировали редко только в межполовых дружелюбных или опознавательных контактах. Наиболее часто пiski регистрировали при обороне убежища в 45,8 % случаев.

Описание звуковых сигналов. *Тихие пiski* – это шумовые и смешанные сигналы, длительностью – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=91$). Доминантная частота – $1,5 \pm 0,1$ кГц. Основная частота совпадает с доминантной и имеет небольшую глубину модуляции – $0,2 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,302 \pm 0,006$ (рис. 61).

Рис. 61. Сонограммы и осциллограммы тихих пиков самок закаспийской полевки *Microtus transcaspicus*

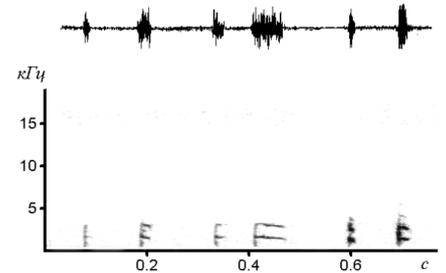


Резкие пiski закаспийской полевки в 54 % случаев имеют шумовую структуру, гармонические пiski в 71 % случаев имеют шумовую составляющую (рис. 62). Длительность пиков – $0,09 \pm 0,01$ с ($n=493$), доминантная частота – $4,1 \pm 0,1$ кГц. Основная частота – $1,4 \pm 0,1$ кГц ($n=224$), имеет значительную глубину модуляции – $0,4 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 62. Сонограммы и осциллограммы резких пиков закаспийской полевки *Microtus transcaspicus*: 2 – самки.

Пение самцов – это гармонические сигналы обычно с 2 гармониками и с шумовым компонентом в начале звука. Длительность – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=78$), основная и доминантная частота – $1,4 \pm 0,1$ кГц ($n=68$). Глубина модуляции небольшая – $0,2 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» низкое – $0,202 \pm 0,005$ (рис. 63).

Рис. 63. Сонограммы и осциллограммы пения самцов закаспийской полевки *Microtus transcaasicus*



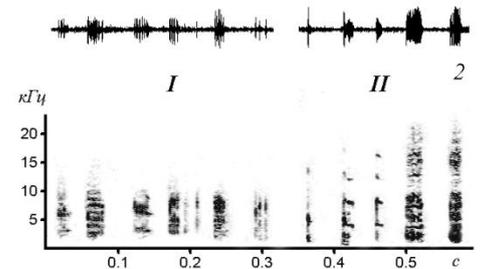
Общественная или степная полевка *Microtus (Sumeriomys) socialis* Pallas, 1773

Длина тела общественной полевки до 105-125 мм, хвоста – 24-32 мм. Общественная полевка заселяет сухие злаковые и злаково-полынные степи и полупустыни, поднимается в горы, в некоторых местах заселяет открытые станции и сельхозугодия в Иране, Турции, Сирии, на территории бывшей СССР, распространение вида имеет мозаичный характер (Громов, Ербаева, 1995). Большая часть активности полевок проходит в хорошо обустроенных норах. Основа социальной структуры общественной полевки является размножающаяся пара (Зоренко и др., 1997). В семейных группах действуют механизм инцест-табу.

Акустическая активность в 8 экспериментальных группах была высока и составляла 31,3 % для писков и 0,1 % для пения ($n=2752$). Пение регистрировали редко только в дружелюбных или опознавательных контактах между полами. Наиболее часто писки регистрировали при обороне убежища в 90,5 % случаев ($n=505$).

Описание звуковых сигналов. Тихие писки, как правило, шумовые сигналы, иногда с выраженными гармоническими составляющими, длительностью – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=162$) и доминантной частотой – $3,8 \pm 0,1$ кГц. Основная частота ниже доминантной – $2,7 \pm 0,3$ кГц ($n=28$) и имеет модуляцию: понижение частоты. Глубина модуляции – $0,8 \pm 0,2$ кГц. Значение «энтропии» – $0,561 \pm 0,005$ (рис. 64). Тихие писки самцов и самок не различаются.

Рис. 64. Сонограммы и осциллограммы тихих писков общественной полевки: 2 – самки, I – подвид *Microtus socialis socialis*, II – подвид *M. s. goriensis*.



Резкие писки общественной полевки имеют преимущественно смешанную структуру. Длительность – $0,08 \pm 0,01$ с ($n=343$), частотные характеристики различаются у подвидов существенно: у общественной полевки *M. s. socialis* доминантная частота – $5,8 \pm 0,3$ кГц, основная частота – $1,5 \pm 0,1$ кГц ($n=259$), глубина модуляции – $0,5 \pm 0,1$ кГц. У картлийской полевки *M. s. goriensis*: доминантная частота – $11,1 \pm 0,8$ кГц, основная частота – $5,0 \pm 0,1$ кГц ($n=259$), глубина модуляции – $2,2 \pm 0,1$ кГц (рис. 65).

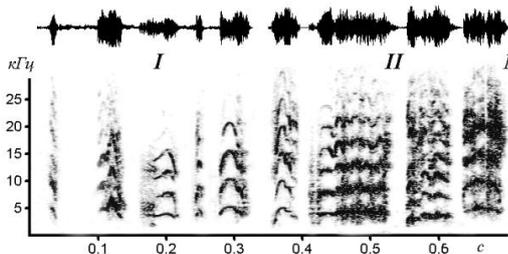
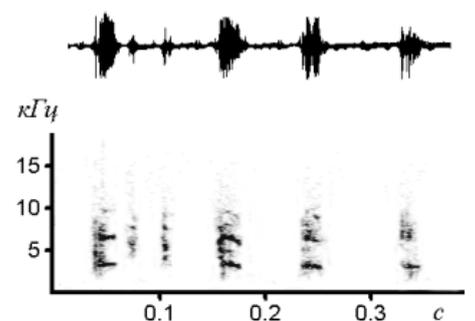


Рис. 65. Сонограммы и осциллограммы резких писков общественной полевки: I – самцы, I – подвид *M. socialis socialis*, II – подвид *M. s. goriensis*.

Пение было записано только у подвида *M. socialis socialis*. Это – гармонические сигналы с шумовым компонентом в начале звука. Длительность – $0,04 \pm 0,01$ с ($n=99$), основная частота – $1,8 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота обычно на второй гармонике и составляет $2,9 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,1 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» среднее – $0,500 \pm 0,006$ (рис. 66).

Рис. 66. Сонограммы и осциллограммы пения самцов общественной полевки (подвид *Microtus socialis socialis*).



Копетдагская полевка *Microtus (Sumeriomys) irani* Thomas, 1921

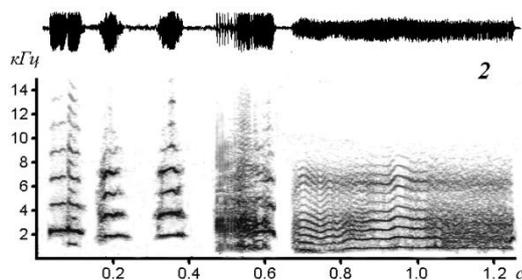
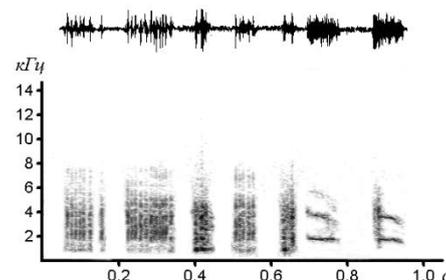
Один из наиболее крупных видов полевок подрода *Sumeriomys* – до 126 мм, хвоста – 21-31 мм. Населяет злаково-разнотравные степи в среднем и верхнем поясах гор Центрального и Юго-

Западного Копетдага (Туркмения), Северо-восточного Ирана (Нургельдыев, 1956; Зыков, Загороднюк, 1988). Полевка активна в ранние утренние и вечерние часы (Зоренко, Голенищев, 2001). При высокой численности образует сплошные поселения при слиянии отдельных нор (Нургельдыев, 1956; Маринина, 2005). Копетдагские полевки размножаются только при образовании семейной пары (Рутовская, 2006).

Акустическая активность в 9 экспериментальных была высока и составляла 30,1 % для пискон и 1,0 % для пения ($n=3146$). Пение регистрировали редко только в межполовых дружелюбных и половых контактах. Писки – чаще при обороне убежища (90,9 %, $n=484$).

Описание звуковых сигналов. Тихие писки шумовые или гармонические сигналы, смешанной структуры, длительностью – $0,05 \pm 0,01$ с ($n=181$) и доминантной частотой – $3,0 \pm 0,1$ кГц. Основная частота ниже доминантной – $1,8 \pm 0,1$ кГц ($n=120$) и имеет неглубокую модуляцию – $0,2 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» – $0,446 \pm 0,007$ (рис. 67).

Рис. 67. Сонограммы и осциллограммы тихих писков самок копетдагской полевки *Microtus irani*.

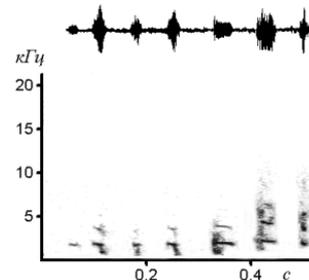


Резкие писки копетдагской полевки имеют обычно смешанную структуру (рис. 68). Длительность – $0,13 \pm 0,01$ с ($n=230$), доминантная частота – $3,5 \pm 0,1$ кГц. Основная частота – $2,0 \pm 0,1$ кГц ($n=208$). Глубина модуляции значительна – $0,6 \pm 0,1$ кГц.

Рис. 68. Сонограммы и осциллограммы резких писков копетдагской полевки *Microtus irani*: 2 – самки.

Пение представляет собой гармонические сигналы с 2-3 гармониками и шумовым компонентом в начале звука (рис. 69). Длительность – $0,03 \pm 0,01$ с ($n=211$) и основная частота – $1,6 \pm 0,1$ кГц. Доминантная частота обычно на 2 гармонике – $2,3 \pm 0,1$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $0,1 \pm 0,1$ кГц. Значение «энтропии» среднее – $0,426 \pm 0,006$.

Рис. 69. Сонограммы и осциллограммы пения самцов копетдагской полевки *Microtus irani*.



Полевка Гюнтера *Microtus (Sumeriomys) guentheri* Danford et Alston, 1880

Полевка Гюнтера – крупная полевка, длина тела 127-137 мм Длина хвоста – 28-36 мм. Встречается в сельскохозяйственных угодьях, среди кустарников и в дубовых лесах равнинных и предгорных степей Греции, Македонии, Сербии и Болгарии, европейской Турции, а также Малой и Передней Азии (Harrison, Bates, 1991), а так же на заболоченных участках по берегам рек среди тростников (Krystufek, Vohralik, 2005). Активность в основном в ночное время, при благоприятных погодных условиях в течение дня (Марков, 1988). Данных о поведении и пространственной организации вида в литературе очень мало. Известно, что у полевок Гюнтера есть инцест-табу (German, 1998). А самцы участвуют в воспитании потомства (Libhaber, Eilam, 2004) Это дает основание предположить, что полевка Гюнтера ведет семейно-колониальный образ жизни.

Описание звуковых сигналов. Тихие писки полевок Гюнтера обычно шумовые звуки, длительностью – $0,02 \pm 0,01$ с ($n=63$) и доминантной частотой – $8,2 \pm 0,4$ кГц. Основная частота гармонической составляющей – $9,6 \pm 0,6$ кГц ($n=29$) и имеет значительную модуляцию – $3,2 \pm 0,6$ кГц. Значение «энтропии» составляет $0,544 \pm 0,014$ (рис. 70).

Рис. 70. Сонограммы и осциллограммы тихих писков полевки Гюнтера *Microtus guentheri*: 2 – самки.

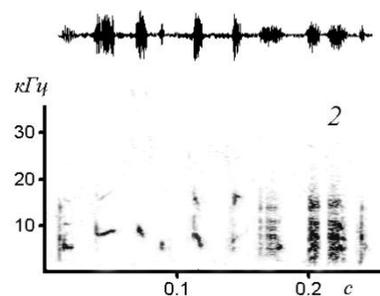
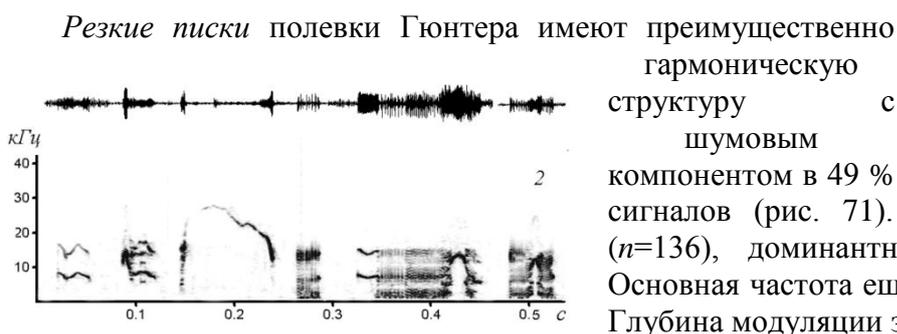
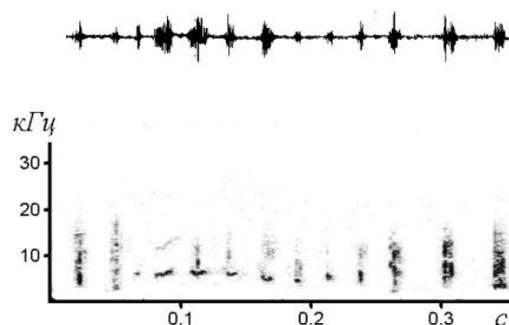


Рис. 71. Сонограммы и осциллограммы резких писков полевки Гюнтера *Microtus guentheri*: 2 – самки.

Пение самцов полевки Гюнтера часто напоминают щелчки и не отличаются от тихих писков, иногда – это гармонические сигналы с 1-2 гармониками. Звук короткий – $0,01 \pm 0,01$ с ($n=66$), основная частота – $7,3 \pm 0,6$ кГц, доминантная частота – $6,4 \pm 0,4$ кГц. Глубина модуляции небольшая – $2,0 \pm 0,4$ кГц. Значение «энтропии» среднее – $0,468 \pm 0,12$ (рис. 72).

Рис. 72. Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевки Гюнтера *Microtus guentheri*.



В этой главе были описаны звуковые сигналы 26 видов полевок. Вокальный репертуар в звуковом диапазоне взрослых полевок у всех видов включает 1-3 сигнала. Предупреждающий об опасности сигнал известен для небольшого числа видов, среди исследованных нами видов, он известен у трех. У большинства серых полевок самцы издают пение при дружелюбных взаимодействиях преимущественно с самками, но наиболее часто при ухаживании. Для всех видов описан дистресс-сигнал (писки), который издают зверьки в самых разных ситуациях и который имеет значительную изменчивость.

Глава 3. Внутривидовая изменчивость звуковых сигналов полевок подсемейства *Arvicolinae*

Дистресс-сигналы (писки) представляют собой континуальный ряд сигналов крайние варианты которых мы определили как тихие и резкие писки. Различия в амплитуде сигналов определяют изменчивость ряда частотных и временных параметров.

Мы провели анализ двух 10 минутных записей писков самца и самки рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в стандартных условиях: зверьки были высажены в пустую кювету, и им угрожали рукой. Все писки по амплитуде были разбиты на три группы, с разницей в 10 дБ. У самцов все параметры сигнала коррелировали с амплитудой, кроме квантиля 75 %, у самок также с амплитудой коррелировали все параметры, кроме «энтропии». Низкоамплитудные писки короче, доминантная частота у них ниже. С увеличением амплитуды, энергия сигнала перераспределяется в более высокочастотную область. Уменьшается доля шумовой составляющей, что отражается в уменьшении показателя «энтропия» (рис. 73).

М. Кили (Kiley, 1977) предположила, что в основе континуума звуков, в котором даже крайние элементы связаны между собой переходными формами, лежит континуум уровней возбуждения животного. Возрастание уровня возбуждения животного сопровождается рядом признаков общих для млекопитающих (Володин и др., 2009): Это изменение частотных параметров – увеличение основной частоты и глубины модуляции, перенос энергетических

пиков на более высокую частоту, увеличение общей длительности звуков, как в результате увеличения длительности отдельных криков, так и за счет увеличения частоты следования сигналов. Изменения параметров в континуальном ряду пиков, демонстрируемых полевками, совпадает с перечисленными тенденциями и, следовательно, мы можем предполагать, что пiski являются отражением эмоционального состояния зверьков, их издающих.

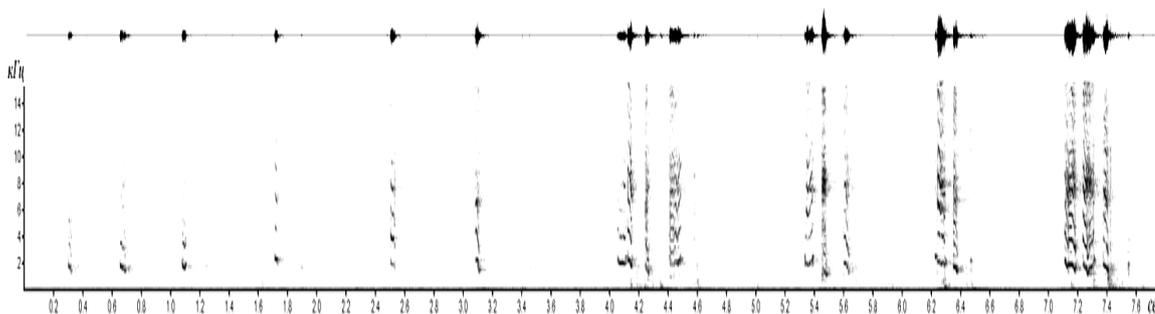


Рис. 73. Пример континуального ряда пиков рыжей полевки *Myodes glareolus*.

Разные виды полевок имеют видовую специфику в структуре и характеристиках пиков, однако характер изменчивости пиков в континуальном ряду у них сходен, от низкоамплитудных к высокоамплитудным пикам длительность увеличивается, повышается доминантная частота, идет перераспределение энергии в сигнале в более высокочастотную область. В работе приведены параметры сигналов разной интенсивности на примере пашенной *Microtus agrestis*, дальневосточной *Microtus (Alexandromys) fortis* и восточноевропейской *Microtus levis* полевок, которые живут в разных условиях и имеют различающиеся по параметрам сигналы.

Кроме интенсивности как тихие, так и резкие пiski имеют структурную изменчивость: они могут являться шумовыми, гармоническими с четко выраженным разным числом гармоник, могут иметь большую или меньшую частотную модуляцию, характеристика которой также может иметь значительную изменчивость. При смешанной структуре в пиках четко выражена гармоническая составляющая и шумовой компонент.

Для сравнения характеристик разных типов пиков мы взяли три вида, у которых записаны достаточное число пиков разных типов: дальневосточная полевка (*Microtus fortis*), восточноевропейская полевка (*M. levis*) и общественная полевка (*M. socialis*). Пример сонограмм низкоамплитудных (тихие пiski) и высокоамплитудных сигналов (резкие пiski) разных структурных модификаций: представлен в таблице 1.

Таблица 1. Примеры разных типов пиков дальневосточной полевки *Microtus fortis*

| <i>Microtus fortis</i> | шумовые | смешанные | гармонические |
|----------------------------------|---------|-----------|---------------|
| Низкоамплитудные (тихие пiski) | | | |
| Высокоамплитудные (резкие пiski) | | | |

Параметры звуков зависят от структурной модификации сигнала. *Длительность*: тихие пискис короче, чем резкие у всех трех видов. Длительность подвержена сильным изменениям под действием изменения уровня эмоционального напряжения (Володин и др., 2009). Причем при усилении эмоционального напряжения она может увеличиваться, уменьшаться или не изменяться. У полевок эмоциональное напряжение (увеличение амплитуды) сопровождается увеличением длительности сигналов. Коэффициент вариации совокупно для всех пискис: и тихих и резких составляет у рассматриваемых видов от 51 до 97 %.

Доминантная частота резких и тихих пискис не зависит от структуры сигнала. Однако, в высокоамплитудных сигналах она всегда выше, в чем низкоамплитудных. Эта закономерность также вписывается в изменчивость звукового сигнала от степени эмоционального напряжения. (Володин и др., 2009). Коэффициент вариации совокупно для тихих и резких пискис составляет у рассматриваемых видов от 41 до 69 %.

Основная частота менее изменчивый параметр – коэффициент вариации от 23 до 55 %. Различия между структурными типами были выражены у дальневосточных полевок. Основная частота, как и доминантная, при увеличении эмоционального состояния особи увеличивается (Володин и др., 2009), однако, у полевок в пискис это явление менее выражено.

Квартили положительно коррелируют с доминантной частотой. Квартиль 75 %, характеризует ширину частотной полосы сигнала. Тихие пискис, как правило, имеют более узкую частотную полосу. В целом при увеличении амплитуды частотная полоса сигнала значительно увеличивается.

Распределение квартилей может нам показать, как распределяется энергия в сигнале. Для наглядности мы предлагаем ввести такой параметр: $P_{\text{Э}} = (K_{75} - K_{50}) / (K_{50} - K_{25})$, где $P_{\text{Э}}$ – коэффициент распределения энергии по частотной полосе, K_{75} – значение квартиля 75 %, K_{50} – значение квартиля 50 % и K_{25} – значение квартиля 25 %. Пусть $a = (K_{75} - K_{50})$, а $b = (K_{50} - K_{25})$. Легко представить, что при равномерном распределении энергии по частотной полосе, значение $a = b$, и тогда $P_{\text{Э}} = a/b = 1$, если энергия звука сосредоточена в нижней части частотной полосы, то $a > b$, а $P_{\text{Э}} = a/b > 1$. И наконец, если энергия звука сосредоточена в верхней части частотной полосы, то $a < b$, а $P_{\text{Э}} = a/b < 1$. Разные структурные модификации, как в тихих пискис, так и в резких пискис по этому параметру не различаются, однако, тихие пискис от резких имеют достоверные отличия (табл. 2).

У всех полевок основная энергия сигнала сосредоточена в нижней части частотного спектра. В тихих пискис общественных полевок верхняя половина спектра достоверно шире, чем в резких пискис. Для других видов при увеличении амплитуды звука верхняя половина спектра становится шире и при этом существенно.

Таблица 2. Средние значения коэффициента распределения энергии в сигнале ($P_{\text{Э}}$) у дальневосточных, общественных и восточноевропейских полевок в низко и высокоамплитудных сигналах.

| | Тихие пискис | Резкие пискис | Сравнение по медианному тесту Kruskal-Wallis ANOVA |
|--------------------------|-------------------|-------------------|--|
| <i>Microtus fortis</i> | 2,89±0,17 (n=453) | 3,61±0,46 (n=251) | $\chi^2 = 6,74, p < 0,01$ |
| <i>Microtus socialis</i> | 1,43±0,05 (n=162) | 1,40±0,09 (n=343) | $\chi^2 = 9,49, p < 0,01$ |
| <i>Microtus levis</i> | 1,68±0,10 (n=749) | 2,36±0,21 (n=106) | $\chi^2 = 47,09, p < 0,001$ |

Показатель «энтропия» зависит от как равномерности распределения энергии частот по спектру и от глубины модуляции основной частоты. У дальневосточных полевок «энтропия» тихих и резких пискис не различалась. Напротив, у общественных и восточноевропейских полевок «энтропия» резких пискис больше, как в целом, так и в отдельных модификациях сигналов.

Частотная модуляция имеет большую изменчивость: у всех видов в смешанных модификациях тихих пискис глубина модуляции достоверно меньше, чем резких пискис.

Глубина частотной модуляции при увеличении уровня эмоционального напряжения увеличивается (Володин и др., 2009). Эту закономерность мы наблюдаем и у полевок тоже.

Такое разнообразие типов звуков является следствием разных способов образования звука и нервной регуляции работы морфологических структур, ответственных за образование звука. В простых случаях модуляции частоты может не быть выражена или имеет \cap -образную форму. Такую форму модуляции основной частоты сигналов у млекопитающих встречается часто и может рассматриваться как примитивный признак, при котором функциональная связь между частотой и длительностью препятствует у этих видов формированию иной характеристики частотной модуляции, чем параболическая (или близкая к ней) кривая (Никольский, 1979). Гармонические сигналы полевок показывают большое разнообразие частотной модуляции, причем встречается частотная модуляция \cap -образной формы, повышение частоты, понижение частоты или волнообразная форма (рис. 74). Таким образом, для полевок мы можем констатировать нарушение морфофункциональной связи между частотой и длительностью.

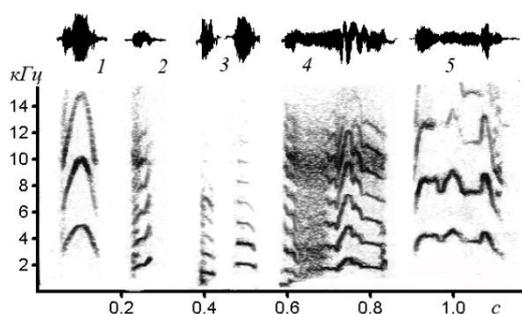
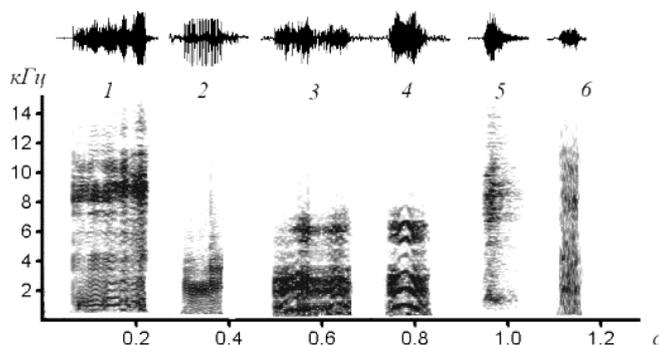


Рис. 74. Примеры вариантов модуляции основной частоты писков полевок. 1 – \cap -образной (подковообразная) форма, степная пеструшка *Lagurus lagurus*, 2 – повышение основной частоты, обыкновенная полевка *Microtus arvalis*, 3 – понижение основной частоты, дальневосточная полевка *Microtus fortis* (слева) и обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (справа), 4 – волнообразная форма, обыкновенная полевка *Microtus arvalis*, 5 – то же, степная пеструшка *Lagurus lagurus*.

Смешанный тип звуковых сигналов образуется в следующих случаях: при несинхронной работе связок может образовываться шумовая составляющая, при этом гармонические компоненты одновременно выделяются и их можно измерить (Fitch et al, 2002) (рис. 75.4). Другой тип смешанных сигналов образуется, если гармонические и шумовые части звука встречаются поочередно (рис. 75.3-4). В этих случаях шумовая часть сигнала может образовываться как результат несинхронной работы связок, так и в результате амплитудной модуляции сигнала, в результате которой образуется много плотноупакованных боковых частот, образующих практически равномерное заполнение спектра (рис. 75.1) (Никольский, Рутовская, 2011).

Шумовые сигналы могут образовываться за счет амплитудной модуляции (рис. 75.2) или в результате турбулентности или несинхронной работы связок (рис. 75.5-6) (Володин, Володина, 2001). Последние трудно различимы по сонограмме, но так как все эти варианты сигналов издавались в одних и тех же ситуациях, необходимости в их различении не возникало.

Рис. 75. Примеры разных вариантов шумовых и смешанных сигналов. 1 – смешанный сигнал, шумовая часть которого образована в результате амплитудной модуляции, полевка Шелковникова *Microtus schelkovnikovi*, 2 – шумовой сигнал, образованный в результате амплитудной модуляции сигнала, пашенная полевка *Microtus agrestis*, 3 – смешанный сигнал, образованный, возможно, несинхронной работой связок, восточноевропейская полевка *Microtus levis*, 4 – смешанный сигнал, образованный попеременно гармонической частью и шумовой, восточноевропейская полевка *Microtus levis*, 5 – шумовой сигнал, образованный либо несинхронной работой связок, либо турбулентностью, красная полевка *Myodes rutilus*, 6 – тоже, афганская полевка *Blanfordimys afghanus*.



Таким образом, дистресс-сигналы (писки) полевок имеют большую изменчивость, как по интенсивности их звука, что влечет за собой изменения частотных параметров, так и по

структуре звука, что, видимо, связано с возможностями работы голосового аппарата. Однако, изменчивость сигналов разных видов подчиняется сходным закономерностям. Так при увеличении амплитуды сигналов увеличивается их длительность, основная, доминантная частоты. Ширина частотной полосы, глубина модуляции и «энтропия», так же, как правило, увеличиваются с повышением амплитуды, но эти параметры могут иметь видовую специфику.

Глава 4. Функциональное значение писков и формирование вокального репертуара полевок подсемейства *Arvicolinae*

Широкая изменчивость структуры писков сочетается с отсутствием привязки их к конкретным ситуациям (рис. 76). На примере рыжей полевки (*Myodes glareolus*) мы рассмотрим частоту издавания писков в разных типах взаимодействий.

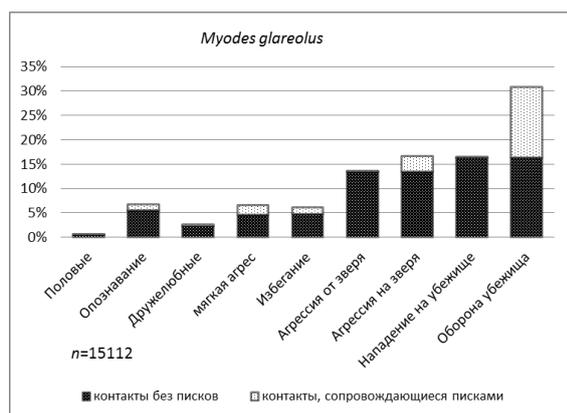


Рис. 76. Соотношение разных типов контактов и контактов, сопровождающихся писками, в экспериментальных группах рыжей полевки *Myodes glareolus*, *n* – число проанализированных контактов.

Все взаимодействия между полевками в экспериментальных группах мы делили на 7 типов: половые, опознавательные, дружелюбные, мягкая агрессия, избегания, агрессивные взаимодействия и оборону убежища. Каждый тип включал ряд элементов поведения, при которых особи издавали писки, причем акустическая активность их была разной в зависимости от пола и социального статуса (Рутовская, 1988а, 1992а).

Половые взаимоотношения. Физиологический цикл самки рыжей полевки длится 5-6 дней (Европейская рыжая полевка, 1981). В группах самки приходят в эструс в первую неделю существования групп, затем, как правило, бывают покрыты, и больше спаривания наблюдать не удается. Поэтому относительная частота этих контактов невысока. Все самцы активно ухаживают за самкой. Причем последняя спаривается с любым из них, а иногда с несколькими самцами подряд. К половому поведению мы относили следование и непосредственно спаривание.

Следование чаще всего мы наблюдали, когда самка в эструсе и самец двигается вплотную за самкой. Самка, не готовая к спариванию, разворачивается к самцу мордой, делает выпады лапами и издает писки. Реже самец или самка следует за другим самцом, последний также может реагировать на следующего за ним выпадами лапами, пищать. Доминант, однако, обычно не обращает внимания на следующего за ним зверька. Особь, которая следует, никогда не издает писков.

Спаривание включает садку самца на самку. Это происходит, если самка готова к спариванию. В этом случае она принимает позу лордоза. Если самка при попытке самца сделать садку не принимает позу лордоза, она отбивается лапами, что также сопровождается писками. Успешные спаривания звуками не сопровождаются.

Опознавательные контакты. Это нейтральные взаимодействия, включающие все типы взаимного обнюхивания: назо-назальные, назо-анальные и обнюхивания других частей тела. У рыжей полевки такие взаимодействия встречаются менее 10 % и относительно редко сопровождаются писками. Причем статус зверьков не имеет значения.

Дружелюбные взаимодействия. Для рыжих полевок, этот тип взаимодействий не характерен, в основном регистрировали только между разными полами, нейтральными самками или подчиненными особями. Мы относили к дружелюбным взаимодействиям сидение зверьков рядом и груминг. Последний у рыжих полевок встречается редко. Во время этих взаимодействий зверьки всегда сидят бок о бок. Писками эти элементы сопровождаются крайне редко, в основном, когда один из зверьков причиняет некоторый дискомфорт соседу: перелезает через него, пытается начать груминг. Писки, как правило, низкоамплитудные.

Мягкая агрессия. Это ряд взаимодействий, которые отражают некоторое противостояние между зверьками, в целом относящихся друг к другу дружелюбно. Эти взаимодействия включают взаимные отталкивания, вставания, которые мы объединяли в элемент *боксирование*, и *выпады лапами*. Мягкая агрессия встречается наиболее часто между разными полами, нейтральными самками и подчиненными самцами, демонстрируется зверьками не часто, однако, писками сопровождается чаще, чем элементы опознавания.

Избегание. Это взаимодействие, при котором один зверек осознанно избегает взаимодействия с уже опознанным партнером. Часто избеганию предшествует ориентировочная реакция. Избегание демонстрируют чаще подчиненные особи, однако, писки при этом поведении демонстрируют чаще субдоминанты, доминанты и самки.

Агрессивные взаимодействия носят ассиметричный характер: есть сторона, нападающая и атакуемая. У рыжих полевок наиболее часто встречающийся элемент агрессивного контакта – *преследование*, при котором один зверек пытается догнать другого. Часто преследование начинается с *нападения* (выпада) одного зверька на другого. Если атакуемый зверек убегает, начинается преследование. Если преследующий зверек догоняет атакуемого, можно наблюдать элемент *клубок* – две особи, сцепившись зубами или лапами, образуют шар, в котором зверек оказывается то сверху, то снизу. Клубок часто сопровождается *укусом*. Оба последних элемента относятся к жесткой агрессии, сопровождаются болевыми воздействиями. И хотя по времени эти элементы занимают доли секунды, часто именно во время этих элементов определяются иерархические ранги особей. Клубки обычно заканчиваются преследованием. Победенная особь пытается убежать и спрятаться. При стабилизации иерархических отношений подчиненные особи стараются избегать контактов с доминантами и субдоминантами, а при встречах сразу убежать и затаиваться. Частота демонстрации жестких элементов агрессивного поведения снижается (Рутовская, 1990а). Писки издают преимущественно атакуемые особи, причем наиболее часто при жестких болевых воздействиях. Отдельные звуковые реакции можно регистрировать во время *бегства при нападениях*, причем зверек издает одиночный писк перед началом движения, как реакцию на неожиданность. В редких случаях писки издает нападающая особь, при наиболее жестких и долгих агрессивных взаимодействиях характеризующихся большим числом преследований и жестких элементов агрессии (клубок, укусы, боксирования).

Оборона убежища. Это сборный тип взаимодействий, при котором один зверек пытается войти в убежище, а другой препятствует ему в этом. Под этот тип попадают контакты, имеющие разную мотивационную основу: 1. Агрессивная мотивация – доминант пытается попасть в убежище, в котором укрылся преследуемый. Атакованный зверек защищает вход в убежище выпадами лап и пищит. 2. Половая мотивация – самец пытается проникнуть в убежище, занятое самкой. Самка не пускает и пищит. Особенно настойчиво повторяется этот тип взаимодействий, если самка в состоянии эструса. 3. Исследовательская мотивация – активная особь проявляет интерес к входу в убежище. Иногда зверьку достаточно понюхать вход, чтобы потерять к нему интерес. Однако, иногда находящийся там зверек может начать защищать гнездо. Оборона убежища наиболее часто сопровождается писками, причем преимущественно это демонстрируют защищающие гнездо особи, не зависимо от их социальных рангов.

Нападающая сторона издает писки крайне редко, и в двух ситуациях. Если подчиненная особь определила по запаху, что в убежище доминант, она издает одиночный резкий писк и убегает. Наоборот, если доминирующая особь пытается проникнуть в убежище подчиненного при агрессивном контакте, но ему это не удастся, то доминант демонстрирует сильное возбуждение, проявляющееся в смещенной реакции: бегаеет вокруг, копает, чистится, и может при этом издавать писки.

Элемент поведения – *выпады лапами* встречается как составная часть практически во всех типах взаимодействий, но часто при защите убежища, при мягкой агрессии, половом поведении. Этот элемент сопровождается писками часто в 46,5 % случаев.

Таким образом, писки – это неспецифическая акустическая реакция, отражающая эмоциональное состояние зверька, как правило, имеющее отрицательный характер. Частота использования звука зависит от пола, социального положения зверька в группе, его общую активность и реактивность на конкретную ситуацию (табл. 3).

Таблица 3. Общая средняя акустическая активность самцов и самок рыжей полевки *Myodes glareolus* разного статуса.

| статус | самцы | статус | самки |
|-------------|------------------|-------------|------------------|
| доминант | 3,8±1,0 %, n=8 | агрессивная | 36,7±14,6 %, n=3 |
| субдоминант | 31,3±12,9 %, n=4 | подчиненная | 40,7±14,7 %, n=5 |
| подчиненный | 22,9±2,8 %, n=18 | нейтральная | 36,2±6,0 %, n=10 |
| чужак | 61,5±14,1 %, n=5 | чужая | 64,4±29,7 %, n=2 |

Ситуации, в которых издаются пiski можно также выстроить в ряд по уровню напряженности взаимодействий от нейтрально-дружелюбных до жесткой агрессии и этому тренду можно сопоставить изменения характеристик сигнала в континуальном ряду: от тихих (низкоамплитудных) пискков до резких (высокоамплитудных). При этом для элементов мягкой агрессии могут встречаться и те, и другие, в одном ряду.

Все виды полевок издают пiski. В зависимости от социальной структуры вида соотношение агрессивных и дружелюбных взаимодействий у разных исследованных видов может различаться, однако, разные элементы поведения полевок сопровождаются писками примерно с одинаковой частотой.

Это дает основание считать, что пiski полевок являются эмоциональной звуковой реакцией. Надо отметить, что при половых взаимодействиях, а именно при садках, у ряда видов акустическая активность значительно выше, чем у других видов (рис. 77).

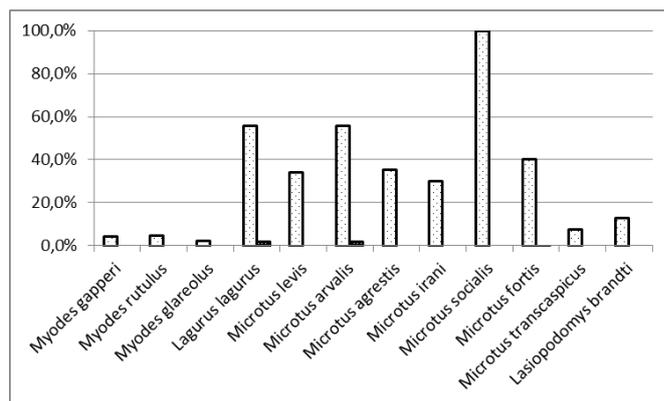


Рис. 77. Акустическая активность (пiski) при спариваниях самок (светлый столбик) и самцов (черный столбик) разного вида.

При спариваниях пiski (чаще низкоамплитудные) издает, как правило, самка не готовая к спариванию. Таким образом, рисунок 77 можно интерпретировать таким образом, что для достижения успеха в спаривании некоторым видам требуется больше усилий для координации поведения

самца и самки, а в некоторых случаях пiski начинает издавать и самец, отражая ситуацию фрустрации. Такие различия можно объяснить различием в социальной структуре видов и их системах спаривания. Лесные полевки имеют одиночно-групповую структуру, самки спариваются с любым самцом, который, оказался рядом. Похожий тип спаривания у закаспийской полевки, которые живут большими семьями, включающими как несколько половозрелых самцов, так и самок, не образующих конкретных пар. Пашенная полевка – вид территориальный и для успешного полового поведения необходимо преодолеть территориальную агрессию самки, а у семейно-групповых видов все начинается с формирования пары, что тоже требует определенной координации поведения. Как следствие такой необходимости можно рассматривать появление у ряда видов еще одного сигнала – пения.

Пение мы выделяли от тихих пискков по структурным отличиям (низкоамплитудного диапазона континуального ряда пискков). Однако не для всех видов можно было провести четкие различия между тихими писками и пением. Издает пение самец, который инициирует контакт, в ситуации преимущественно связанной с опознаванием, ухаживанием и половым поведением.

У самцов лесных полевок пение мы регистрировали крайне редко и только у 12,5 % самцов рыжей полевки, причем они издавали этот сигнал не только в дружелюбных, но и подчиненный зверек в агрессивных взаимодействиях. У всех самцов красно-серой полевки регистрировали пение (щебет) преимущественно в дружелюбных взаимодействиях и при попытке самца проникнуть в убежище к самке, но в 6,7 % это были взаимодействия самцов, в том числе и агрессивные (Рутовская, 1990а). Серые полевки отличаются разной интенсивностью

демонстрации этого сигнала: так самцы обыкновенной полевки издают этот сигнал только 7-25 %, а самцы полевки Брандта почти все демонстрируют пение – 90-100 % (Зоренко, 1990). У китайской полевки поют не только самцы, но и самки, причем при каждой встрече партнеров по группе, и не обязательно в ситуации, связанной с половым поведением (Рутовская, 2011).

Сравнивая пение с тихими пискками, мы можем утверждать, что пение в отличие от пискков несет коммуникативную нагрузку. Сигнал адресован партнеру и исполняет роль координации поведения внутри группы или пары, наиболее часто связанной с размножением. По своим физическим характеристикам пение имеет большее сходство с тихими пискками (то есть с частью континуального ряда, соотнесенного с минимальным эмоциональным напряжением). Поэтому мы предположили, что пение является производной тихих пискков, сопровождающих дружелюбные и половые взаимодействия. Формирование нового сигнала сопровождается уменьшением степени вариабельности пения по сравнению с тихими пискками и развитием ритмической организации – пение чаще всего издается сериями.

Предупреждающий об опасности сигнал представляет собой гармонические высокочастотные сигналы, с глубокой модуляцией частоты (рис. 23). Предупреждающий об опасности сигнал можно рассматривать так производную пискков высокоинтенсивной части континуального ряда. Формирование предупреждающего об опасности сигнала можно представить как результат типологической преемственности: резкие пискки полевки издают при испуге, как результат высокого уровня возбуждения при появлении опасности (хищника) и закрепляются в качестве предупреждающего об опасности сигнала. Новый сигнал получает строгую ситуативную привязку, меняется его функциональное значение и появляются отличия в параметрах от исходного звука. Как и в случае с формированием пения, образование предупреждающего об опасности сигнала сопровождается уменьшением его изменчивости, и сигнал полевки издают сериями.

Наличие коммуникативного значения предполагает необходимость восприятия сигнала реципиентом, а поэтому на него может действовать давление направленного отбора, повышающего помехозащищенность этого сигнала. Этим можно объяснить различия в степени изменения предупреждающего об опасности сигнала по сравнению с резкими пискками полевки Брандта и узкочерепной полевки. Доминантная частота предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта увеличена по сравнению с «первично-оптимальной частотой» резких

пискков более чем в 2 раза. Повышение доминантной частоты предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта можно объяснить давлением отбора к местообитанию, где в дневное время высок шум в диапазоне от 2 до 7 кГц, создаваемый пением птиц (рис. 78) (Рутовская, 2012).

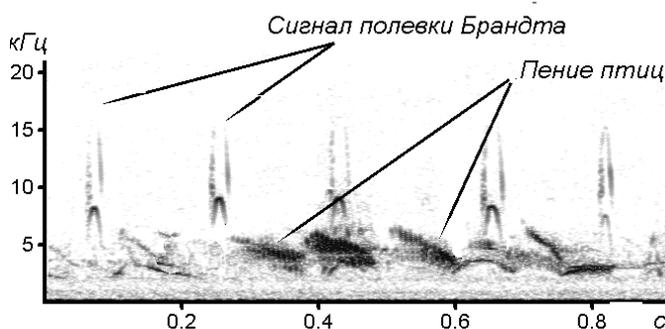


Рис. 78. Сонограмма фрагмента записи предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта и пения птиц.

Возникновение тревожной вокализации у грызунов некоторые авторы (Shelly, Blumshtein, 2004; Чабовский, 2006) связывают в первую очередь с формированием дневного образа жизни, при котором основное значение играет возможность зрительного обнаружения хищника и во вторую очередь усиление социальности вида.

Глава 5. Признаки звуковых сигналов межвидовых гибридов полевок

Целью настоящей главы было определить закономерности наследования признаков звуковых сигналов гибридами полевок, а также выяснить возможные корреляции между наследованием параметров звуков и морфологических признаков родительских видов.

Признаки звуковых сигналов гибридов рыжей и красной полевки

В 2004 году на НЭБ «Черноголовка» был начат эксперимент по принудительной гибридизации рыжих (*Myodes glareolus*) и красных (*M. rutilus*) полевок (Осипова, Соктин, 2006). Родительские формы были представлены потомками (2-3е поколение) полевок, отловленных на Северном Урале в заповеднике «Денежкин Камень» и в Томской области. Были получены гибриды в разных сочетаниях (Осипова, Соктин, 2008). Основные внешние признаки отдельных видов проявлялись у гибридов в разных сочетаниях, причем гибридов по этим признакам могли относить к разным видам.

*Дистресс-крики лесных полевок (*Myodes glareolus*, *M. rutilus*)* из Томской области представляют собой сходные по структуре и большинству измеренных параметров короткие звуки. Мы не наблюдаем качественных различий по сигналам между видами, однако статистические различия прослеживаются. В целом сигналы красных полевок отличаются большим процентом более высоких доминантных частот, по сравнению с сигналами рыжих полевок. Рыжая полевка имеет несколько более короткий сигнал, и он имеет менее выраженный шумовой компонент.

Дистресс-крики гибридов лесных полевок 1-го поколения не имеют качественных отличий от пиков родительских форм, только статистические (Рутовская и др., 2010). Формы гибридов разного происхождения различаются по распределению доминантных частот сигналов, причем сигналы гибридов, где отцом выступал самец красной полевки, отличаются более высокими частотами. В целом, в большинстве случаев по совокупности параметров дистресс-крики гибридов отличаются от таковых родительских форм, и по своим характеристикам занимают промежуточное положение.

Дистресс-крики гибридов лесных полевок 2-го поколения также не имеют качественных различий от сигналов родительских видов. Сравнение сигналов бэк-кроссеров со звуками родительских видов, выявило те же тенденции наследования доминантной частоты: если отец – красная полевка – пик распределения доминантной частоты сдвигается в сторону более высоких частот, если – рыжая полевка, в сторону более низких частот. Однако все формы гибридов по 3 параметрам сигналов в поле расстояний Махалонобиса от родительских видов располагаются вдоль биссектрисы, то есть в совокупности имеют промежуточные характеристики, не зависимо от происхождения.

Корреляция наследования морфологических признаков и признаков звуковых сигналов гибридов лесных полевок. Видоспецифичные морфологические признаки (длина и цвет хвоста и окраска туловища) гибридов и параметры сигналов коррелируют. Было показано, что особи с более коротким хвостом (признак красной полевки) издают звуки с более высокой доминантной частотой звука, что характерно для красных полевок. Цвет верхней поверхности хвоста рыжих полевок имеет серый цвет, у красных полевок – рыжий. Сигналы у зверьков с серым хвостом (характерным для рыжей полевки) имеют более высокую доминантную частоту, чем зверьки с рыжим хвостом, что имеет обратную тенденцию, чем у родительских видов. Зверьки с гибридной окраской хвоста издают звуки с промежуточными характеристиками: доминантной частотой, длительностью, квантилями, «энтропией». Окрас рыжих полевок оценивался как рыже-серый, красных – как ярко-рыжий, гибриды формы F_{1,2} имели темно-рыжую (гибридную) окраску. Окрас туловища скоррелирован только с длительностью сигнала, причем у зверьков, имеющих окрас рыжей полевки длительность сигналов меньше, чем у зверьков, имеющих окрас красной полевки, что соответствует параметрам звуков родительских форм. Зверьки «гибридного окраса» имеют промежуточные значения длительности сигналов. Частотные характеристики, в том числе распределение доминантных частот, оказались не связаны с окрасом тела зверьков.

Таким образом, за редким исключением признаки звуковых сигналов гибридов рыжих и красных полевок имеют промежуточные значения между признаками сигналов родительских форм. Признаки звуковых сигналов родительских видов сцеплены с видоспецифичными морфологическими признаками, а в случае промежуточного наследования, также имеют промежуточные характеристики. Наследование с преобладанием признаков красной полевки встречается, если при гибридизации она была представлена отцом.

Дистресс-крики гибридов рыжих и красных полевков 1 поколения из Уральской области имеют статистические отличия от дистресс-криков родительских форм. При формировании доминантных частот вклад самца красной полевки выражен сильнее. В координатах расстояния Махалонобиса от родительских форм все гибриды оказались ниже биссектрисы, то есть ближе по совокупности параметров к рыжим полевкам. Самцы меньше отличаются от родительских форм, чем самки.

Признаки звуковых сигналов гибридов рыжей и тяньшанской полевков.

Звуковые сигналы гибридов по длительности – ближе к тяньшанским полевкам, а по показателю «энтропия» они занимают промежуточное положение. Дискриминантный анализ показывает высокий уровень правильных причислений к своему виду, как родительских форм, так и гибридов по 5 параметрам – 94,5 % правильных причислений, что практически не отличается от величины, полученной при кроссвалидации – 93,0 % ($\chi^2 = 0,35$, $p=0,56$), но превышающий случайную величину, полученную при рандомизации ($52,2 \pm 0,4$ %, $n=100$) ($\chi^2 = 72,04$, $p < 0,001$). Основной вклад в различия между сигналами особей вносят: квартиль 50 %, 75 %, «энтропия» и длительность.

Расположение особей по характеристикам звуков в осях расстояния Махалонобиса по отношению к родительским видам показывает, что влияние отца (рыжая полевка) сильнее, все особи расположены ближе к рыжей, чем к тяньшанской полевке.

Признаки звуковых сигналов гибридов обыкновенной и восточноевропейской полевков.

Обыкновенная и восточноевропейская полевки являются видами-двойниками и их звуковые сигналы чрезвычайно схожи (Рутовская, 1999а, 1999б, 2001; Rutovskaya, 2008). Гибриды 1-го поколения издают сигналы редко и их сигналы короче, а спектральные характеристики расположены в более низкочастотной области.

Таким образом, дистресс-крики полевков разных видов и их гибридов не имеют качественных диагностических признаков. У гибридов первого поколения разного происхождения модальные значения доминантной частоты сигнала достоверно различаются и ближе к значениям частоты сигналов родительского вида, представленного отцом. Наследование частотных характеристик гибридами 2-го поколения не имеет четко выраженной закономерности. Длительность сигнала наследуется промежуточно и коррелирует с кровностью гибридов рыжей и красной полевков. У гибридов тяньшанской и рыжей полевков, и гибридов обыкновенной и восточноевропейской полевков сигналы достоверно короче, чем у родительских видов. Во всех случаях промежуточного наследования морфологических признаков обычно проявляется и промежуточное наследование параметров сигналов.

Глава 6. Видовая специфика признаков звуковых сигналов и филогенетические взаимоотношения между видами полевков подсемейства *Arvicolinae*.

Исходный звуковой сигнал вокального репертуара полевков – писки не подвергается направленному отбору, поскольку не предназначен для реципиента, и различия в их параметрах могут являться следствием дивергенции видов и дрейфа генов. В этом случае степень различий между параметрами звука могут отражать филогенетические отношения между видами. В настоящее время опубликован целый ряд филогенетических деревьев подсемейства *Arvicolinae*, для построения которых использовали разные признаки: морфологические и молекулярно-генетические (Бородин и др., 2012), кариотипические (Лемская, 2008), цитогенетические и гибридологические (Мейер и др., 1996), молекулярно-генетические (Abramson et al., 2009; Bannikova et al., 2010; Galevskii et al., 2006; Jaarola et al., 2004; Comroy, Cook, 2000). Эти деревья отличаются разной степенью таксономического охвата. Однако, несмотря на значительные расхождения в древах разных авторов, большинство видов они группируют сходно. Наибольшие споры вызывает положение таких видов, как Брандтовые и афганские полевки, биология которых сильно отличается от других видов, и у которых ярко выражена специализация, касающаяся как экологии и поведения, так и морфологии этих видов.

Мы построили кладограмму по трем характеристикам: длительности сигнала, квартиля 50 % и «энтропии», которые отражают временные и спектральные особенности звуков.

Получившаяся кладограмма, вопреки ожиданиям, не отражает филогенетические отношения между видами (рис. 79).

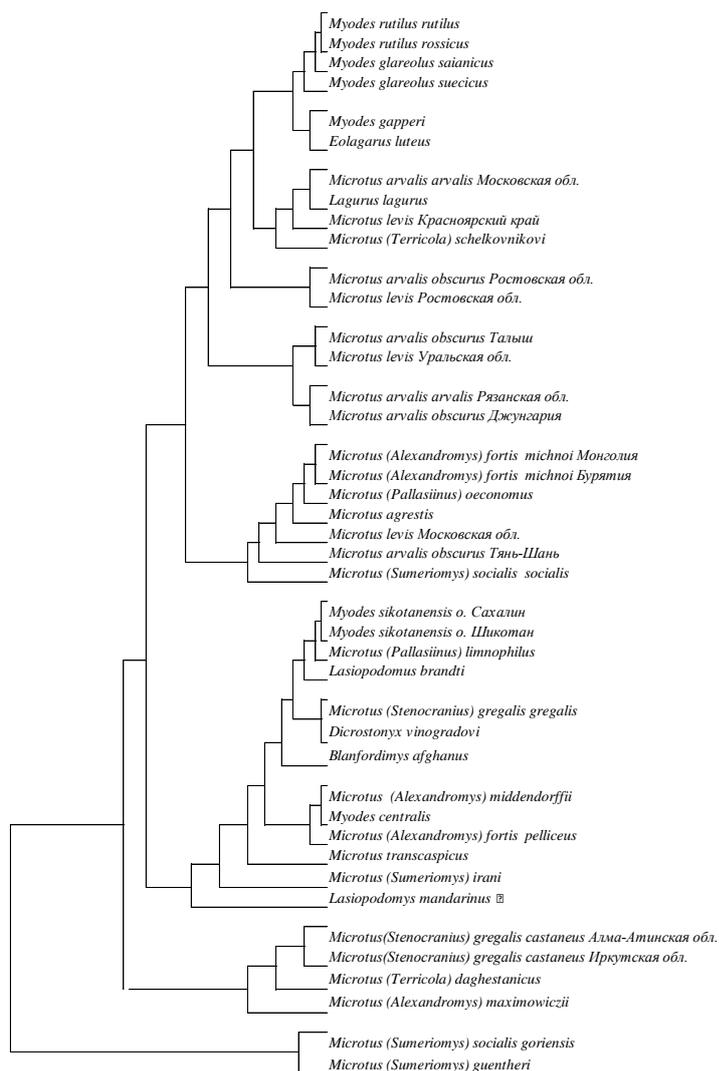


Рис. 79. Кладограмма полевок подсемейства Arvicolinae, построенная на основе расстояния Махаланобиса по трем параметрам дистресс-сигнала.

Наиболее удаленными от остальных видов, но сходных между собой с расстоянием 5,51 оказались пiski полевки Гюнтера (*Microtus guentheri*) и подвида общественной полевки (*M. socialis. goriensis*), оба вида относятся к подроду *Sumeriomys*. Сигналы этих видов объединяет и отличает от других видов высокая доминантная частота (рис. 65, 71).

Второй обособленной группой оказались представители трех подродов: узкочерепная полевка, дагестанская полевка и полевка Максимовича. Различия между двумя популяциями одного подвида узкочерепной полевки из Алма-Атинской и Иркутской областей оказались минимальными (среднее расстояние 3,55). Эти три вида характеризуются сходными квантилями 50 % 6,2-8,0 кГц, и невысоким значением «энтропии»: 0,413-0,517 (рис. 28, 44, 48).

Остальные виды делятся на два примерно равных по числу видов кластера. Основные различия между кластерами заключаются в значениях

«энтропии». Шикотанская, приозерная, полевка Брандта, узкочерепная (подвид *gregalis*) лемминг Виноградова, афганская, полевка Миддендорфа, тыньшанская, дальневосточная (подвид *peliceus*), закаспийская, копетдагская и китайская полевки имеют низкое значение «энтропии» не выше 0,520. В целом, характеризуются не высокой доминантной частотой до 5 кГц, но длительность варьирует сильно: от 0,027 до 0,127 с.

Наиболее дистальным видом в этом кластере является китайская полевка, резкие пiski которой практически не имеют шумовой компонент (значение «энтропии» $0,313 \pm 0,006$) и имеют очень низкую доминантную частоту: $2,0 \pm 0,1$ кГц (рис. 25).

В сигналах копетдагской полевки шумовая составляющая встречается чаще («энтропия» составляет $0,469 \pm 0,004$), но доминантная частота тоже низкая ($3,5 \pm 0,1$ кГц). Пiski этой полевки отличаются большой длительностью ($0,127 \pm 0,005$ с). Резкие пiski закаспийской полевки сходны по своим характеристикам с пискарами копетдагской полевки (рис. 65, 71).

Большое сходство между собой показывают сигналы полевки Миддендорфа, тыньшанской и дальневосточной полевки (подвид *peliceus*) (рис. 5, 38, 41). Их характеристики: значение «энтропии» от 0,483 до 0,510, квантиль 50 % от 3,8 до 4,7 кГц и только длительность тыньшанской полевки почти вдвое короче, чем у двух других видов: 0,025с, по сравнению с 0,050-0,053 с у полевки Миддендорфа и дальневосточной.

Афганская полевка выделяется в этом кластере довольно высоким для него значением 50 % квантиля: $5,4 \pm 0,1$ кГц, но по другим характеристикам сигналов сходна с группой из двух видов:

леммингом Виноградова и узкочерепной полевкой подвид (*gregalis*): «энтропия» 0,412-0,432, квартиль 50 % 4,7-4,8 кГц, длительность: 0,060-0,085 с (рис. 19, 2, 28).

Сестринской для последней группы по параметрам резких писков являются полевка Брандта, приозерная и шикотанская полевки. Надо отметить, что две популяции шикотанской полевки с о. Шикотан и с о. Сахалин почти не различаются между собой (расстояние равно 0,761) (рис. 21, 35, 13). Эта группа характеризуется невысокими значениями «энтропии» 0,424-0,442, квартиля 50 %: 3,2-4,6 кГц и короткими сигналами 0,028-0,038 с, исключение составляет полевка Брандта, чьи писки более продолжительны 0,064±0,004 с.

Второй кластер характеризуется сигналами, чей показатель энтропии выше 0,570. Полевки этого кластера также делятся на две сестринские группы с высокими доминантными частотами и соответственно высоким квартилем 50 % (5,6-9,3 кГц) и низким квартилем 50 % (3,9-6,2 кГц). К последним относятся следующие виды: дальневосточная полевка подвид *michnoe*, полевка-экономка, пашенная полевка, восточноевропейская полевка, популяция из Московской области, обыкновенная полевка с Тянь-Шаня и общественная полевка, подвид *socialis* (рис. 41, 32, 53, 65, 59, 56). Резкие писки этих видов имеют преимущественно гармонические сигналы с широкополосной составляющей: показатель энтропии 0,581-0,674, низкая доминантная частота до 6 кГц и соответственно низкий квартиль 50 %. Сигналы продолжительные 0,067-0,163 с.

Первая группа с высокой «энтропией» и квартилем 50 % представлена лесными полевками (рыжие, красные, полевка Гаппера), пеструшками степной и желтой, полевкой Шелковникова и обыкновенной и восточноевропейской полевками из разных популяций. Эта группа делится на 4 подгруппы. Лесные полевки объединяются с желтой пеструшкой (рис. 4, 9, 7, 17). Резкие писки этих видов характеризуются довольно высоким квартилем 50 % – 5,6-8,23 кГц, большим значением «энтропии» – 0,570-0,694 и относительно короткими сигналами 0,035-0,076 с.

Вторая подгруппа включает: степную пеструшку, обыкновенную полевку из Московской области, восточноевропейскую из Красноярского края и полевку Шелковникова. Писки этих полевок имеют высокую «энтропию»: 0,664-0,728, высокое значение квартиля 50 %: 6,8-9,0 кГц и довольно большую длительность 0,094-0,133 с (рис. 15, 59, 56, 51).

Третья подгруппа объединяет обыкновенную и восточноевропейскую полевки из Ростовской области. Они отличаются еще более высокой доминантной частотой, что выражается в значении квартиля 50 % 9,0-9,2 кГц и также большой длительностью сигналов 0,111-0,133 с (рис. 56, 62).

Четвертая подгруппа объединяет обыкновенных полевок форм «*obscurus*» из Талыша с восточноевропейской полевкой с Урала и две формы обыкновенной полевки «*obscurus*» из Джунгарии и «*argalis*» из Рязанской области. Для них характерны самые высокие показатели «энтропии» – 0,732-0,773, длительные сигналы 0,069-0,093 с и высокое значение квартиля 50 %: 5,7-9,3 кГц (рис. 56, 59).

Таким образом, характеристики сигналов у разных видов могут, как значительно отличаться друг от друга, так и быть весьма схожими. При этом за исключением обыкновенной и восточноевропейской полевки, популяции одного подвида, а для лесных полевок – вида оказываются наиболее сходными. Так минимальные расстояния в кладограмме имеют популяции дальневосточной полевки подвида *michnoe*, популяции узкочерепной полевки подвида *castaneus*, популяции шикотанской полевки с о. Сахалин и о. Шикотан, а также подвиды красной и рыжей полевок. Построенная кладограмма не сходна ни с одним из описанных в литературе деревьев, построенных по морфологическим, гистологическим или молекулярно-генетическим методам, и не отражает систематические взаимоотношения видов.

Таким образом, с филогенетической точки зрения сходство сигналов сохраняется только у близкородственных популяций, сходных по морфологии и образу жизни. По-видимому, на формирование признаков звуковых сигналов действуют и другие факторы, приводящие к значительной дивергенции их у родственных видов или к параллелизмам в признаках сигналов у весьма далеких в систематическом отношении видов.

Глава 7. Зависимость видовой специфики признаков звуковых сигналов полевок от особенностей условий обитания видов

Рассматривая роль экологических факторов в эволюции признаков звуковых сигналов, основное внимание исследователи обращают на изменение характеристик под действием направленного отбора на повышение помехоустойчивости звукового сигнала в среде. Однако, если направленный отбор на признаки звуковой реакции отсутствуют, то экологические условия существования вида могут влиять на признаки звуковых сигналов опосредованно, как побочный эффект изменения морфологии тела, например их размера. Размеры полевок зависят от условий обитания: так наиболее крупные полевки приспособлены к полуводному образу жизни, наиболее мелкие формы живут в лесу и открытых ландшафтах жаркого пояса (Громов, Поляков, 1977). Формантные частоты сигналов млекопитающих обратно пропорционально связаны с линейными размерами вокального тракта, длина которого определяется размерами тела (Fitch, Hauser, 1995). Резонансная частота голосового тракта определяет диапазон частот, который может излучать животные с максимальной энергией. Этот диапазон частот называется «первично-оптимальным» и что вполне удовлетворительно описывается формулой: $F_{\text{по}} \text{ (кГц)} = C \text{ (кГц*см)} / L \text{ (см)}$, где $F_{\text{по}}$ – первично-оптимальная частота, L – длина тела животного, C – постоянный коэффициент (Никольский, 1984).

Для расчёта постоянного коэффициента C и построения графика зависимости оптимальной частоты от длины тела полевок использовали среднее значение доминантной частоты резких пиков для каждого вида и подвида. Размеры тела полевок, в основном, были взяты из монографии С.И. Огнева (1950). Среднее значение коэффициента оказалось равно $C=63 \pm 4$, $n=32$. График первично-оптимальной частоты для резких пиков полевок представлен на рис. 80. Существует корреляция между линейными размерами тела и доминантной частотой резких пиков полевок (непараметрическая корреляция Спирмена: $R=-0,42$, $n=32$, $p=0,016$). Фактические значения частоты у большинства видов укладываются в диапазон плюс-минус 3,2 кГц от первично-оптимальной частоты (этот диапазон был рассчитан как удвоенное среднее отклонение значения реальной доминантной частоты от теоретической рассчитанной первично-оптимальной). В этот диапазон не укладывается только три вида: китайская полевка (рис. 80.31) имеет более низкую доминантную частоту, а полевка Гюнтера (рис. 80.2) и картлийская полевка (рис. 80.1) – существенно более высокую, чем теоретически рассчитанная.

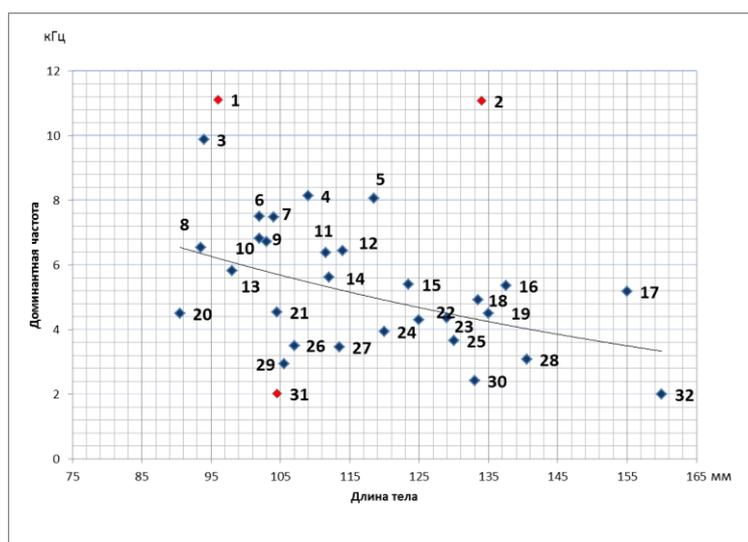


Рис. 80. Соотношение длины тела полевок и доминантной частоты их резких пиков (точки) и график теоретически рассчитанной первично оптимальной частоты для полевок разного размера. 1 – *Microtus socialis goriensis*; 2 – *Microtus guentheri*; 3 – *Microtus schelkovnikovi*; 4 – *Myodes rutilus rossicus*; 5 – *Microtus arvalis obscurus*; 6 – *Myodes glareolus suecicus*; 7 – *Myodes rutilus rutilus*; 8 – *Myodes glareolus saianicus*; 9 – *Lagurus lagurus*; 10 – *Microtus levis*; 11 – *Microtus arvalis arvalis*; 12 – *Microtus gregalis castaneus*; 13 – *Microtus socialis socialis*; 14 – *Myodes gapperi*; 15 – *Eolagarus luteus*; 16 – *Microtus oeconomus*; 17 – *Dicrostonyx vinogradovi*; 18 – *Microtus transcaspicus*; 19 – *Microtus gregalis gregalis*; 20 – *Microtus daghestanicus*; 21 – *Blanfordimys afghanus*; 22 – *Microtus agrestis*; 23 – *Lasiopodomys brandti*; 24 – *Microtus middendorffii*; 25 – *Microtus fortis michnoi*; 26 – *Microtus irani*; 27 – *Microtus oeconomus limnophilus*; 28 – *Microtus fortis pelliceus*; 29 – *Myodes centralis*; 30 – *Microtus maximowiczii*; 31 – *Lasiopodomys mandarinus*; 32 – *Myodes sikotanensis*.

Китайская полевка ведет практически полностью подземный образ жизни, где проходит социальная жизнь семьи. Очевидно, что в темноте нор зрительная коммуникация неэффективна, а ольфакторная ограничена. Для поддержания дружелюбных связей в семейной группе

лидирующее значение принимает акустическая и тактильная коммуникации. Поэтому, по сравнению с другими полевками семейства Arvicolinae, мы отмечаем качественно иное использование тех же типов сигналов: тихие пiski и пение издают зверьки не только в ситуации ухаживания самца за самкой во время эструса, но и при любых встречах зверьков. Причем пение и тихие пiski могут быть организованы в диалоги, что позволяет говорить о более развитой системе акустической коммуникации у китайской полевки, по сравнению с другими полевками этой группы и о важном коммуникативном значении этой вокализации в социальной жизни зверьков. Последнее в свою очередь означает, что пение может подвергаться направленному отбору, связанному с увеличением помехозащищенности сигнала.

Диаметр нор китайской полевки составляет около 2 см (Дмитриев, 2006), а выходы из нор чаще бывают закрыты землей. Такие узкие туннели могут работать как волноводы, однако, вдоль трубы с частично рассеивающими стенками верхние гармоники звука будут быстро затухать (Исакович, 1973). Это могло вызвать направленный отбор на характеристики пения полевки в сторону понижения доминантной частоты.

Морфологическая основа понижения доминантной частоты пения у китайской полевки не известна. Однако мы можем предположить, что этот механизм действует и на параметры других сигналов репертуара китайской полевки, что приводит к общему снижению значения доминантной частоты у всех акустических сигналов вида, по сравнению с первично-оптимальной. Наличие такой связи между частотными параметрами звуковых сигналов у полевок косвенно подтверждается тем, что доминантные частоты пискков у разных видов коррелируют с доминантными частотами пения (непараметрический критерий корреляции Спирмена $R=0,51$, $N=20$, $p=0,022$) (рис. 157). Имеют достоверную корреляцию между собой и другие параметры пискков и пения у разных видов: «энтропия» (непараметрический критерий корреляции Спирмена $R=0,62$, $N=20$, $p=0,003$), основная частота ($R=0,50$, $N=20$, $p=0,025$) и глубина модуляции ($R=0,50$, $N=20$, $p=0,024$). Длительность пискков и пения у разных видов не имеют достоверной корреляции.

Полевка Гюнтера. Полевка Гюнтера малоизученный вид, населяющий равнинные и предгорные степи Восточной Европы и Малой и Средней Азии. Заселяет открытые биотопы, в том числе в агроценозах. В работах некоторых авторов приведены данные о том, что эта полевка может образовывать колонии, состоящие из скоплений нор, в каждой из которых живет пара с 1-2 поколениями молодых особей (Colak et al., 1998). Зверьки имеют крупные размеры, но при этом доминантная частота их пискков очень высока около 11 кГц, выше, чем у всех исследованных видов. Исследования в природе показали, что полевка Гюнтера кроме пискков и пения издает и предупреждающий об опасности сигнал (Pandourski, 2011). Сигнал имеет до 3-х гармоник, и доминантную частоту около 15,4 кГц.

При формировании предупреждающего об опасности сигнала более высокую доминантную частоту по сравнению с резкими пискками вероятно можно объяснить увеличением возбуждения зверьков при появлении опасности. В дальнейшем более высокая доминантная частота могла закрепиться под давлением отбора, связанного с повышением помехозащищенности звука при передаче сигнала на относительно большие расстояния. Можно предположить, что, как и для полевки Брандта, оптимальный диапазон спектра частот полевки Гюнтера, занят маскирующим шумом. Повышая частоту предупреждающего об опасности сигнала, полёвки тем самым повышают помехозащищенность сигнала, выводя его за пределы маскирующего шума (Рутовская, 2012). Другой причиной повышения основной частоты сигнала могло быть то, что с увеличением частоты, амплитуда сигнала резко увеличивается. Это было показано на примере вапити (*Cervus elaphus nelson*), у которого повышение основной частоты звукового сигнала регуляцией длины осциллирующей связки, сопровождалось резким увеличением амплитуды сигнала (Titze, Riede, 2010).

У полевки Гюнтера доминантная частота предупреждающего об опасности сигнала (около 15,5 кГц) и писка (11 кГц) существенно выше теоретически рассчитанной первично-оптимальная частоты, которая составляет около 4,5 кГц. Можно предположить, что повышение доминантной частоты этих звуков есть результат направленного отбора.

Кроме доминантной частоты, надо отметить, что и другие частотные характеристики

писков трех видов (полевка Брандта, полевка Гюнтера и узкочерепная полевка), подающих предупреждающий об опасности сигнал, отличаются от сигналов других видов полевок – это высокая основная частота, большая глубина модуляции и небольшой процент шумовых составляющих в писках. Возможность увеличения амплитуды дистанционного сигнала повышением основной частоты – может быть одним из факторов, определяющих эволюцию предупреждающего об опасности сигнала.

Кроме обсужденных видов остается непонятно исключение, связанное с высокой доминантной и основной частотой картлийской полевки, которая представляет собой обособленный подвид общественной полевки, живущий в высокогорье. Недостаток информации об экологии и социальном поведении этого зверька не дают нам возможности делать какие-либо предположения.

Основная частота не коррелирует с доминантной частотой и с размером тела полевок (непараметрический критерий корреляции Спирмена, $R=0,22$, $p=0,22$ и $R=0,087$, $p=0,63$, $n=32$). Однако, изменчивость этого параметра звуков полевок также велика от 1 до 6 кГц (если не учитывать сигналы полевки Гюнтера, у которых основная частота на порядок выше).

Мы можем констатировать некоторую взаимосвязь основной частоты писков с теми станциями, в которых обитают полевки. В характеристике станции можно выделить несколько векторов: закрытость биотопа и влажность, еще одним вектором может быть степень роющей активности, насколько много времени зверек проводит под землей или на ее поверхности и привязанность к горам. Большая часть видов селится в открытых биотопах равнин: лугах и степях и полупустынях. При этом полевки роют норы, проводя, однако, на поверхности достаточно много времени.

Полевки, живущие в горах, издают писки с более высокой основной частотой, чем полевки, обитающие на равнине (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест: $\chi^2 = 7,38$, $p=0,007$). Полевки, живущие в лесной зоне и в луговых биотопах, издают писки с основной частотой более низкой, по сравнению с полевыми, живущими в открытых биотопах – степях и полупустынях (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест: $\chi^2 = 7,88$, $p=0,019$). Мы можем отметить тенденцию увеличения значений основной частоты писков полевок, от тех, которые живут в очень влажных биотопах, к тем, которые обитают в засушливых биотопах. Однако эта закономерность выражена слабее и различия в основной частоте писков между видами, живущими в разных биотопах, не достигают порога достоверности (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест: $\chi^2 = 4,71$, $p=0,098$). Основная частота резких писков полевок, ведущих подземный образ жизни, не отличается от таковой полевок, слабо роющих (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест: $\chi^2 = 4,60$, $p=0,100$).

Основная частота вокальных сигналов зависит от размера и веса голосовой связки, чем больше размер, тем ниже частота (Fletcher, 2007). Поэтому получившееся соотношение – более низкая основная частота у полевок, живущих в лесу, по сравнению, с теми видами, которые живут в более открытых биотопах, кажется парадоксальной, поскольку лесные полевки, как правило, мельче (Громов, Поляков, 1977), а соответственно основная частота должна быть у них выше. Однако, основная частота писков полевок, обитающих в лесных биотопах от 1-2 кГц (рис. 81).

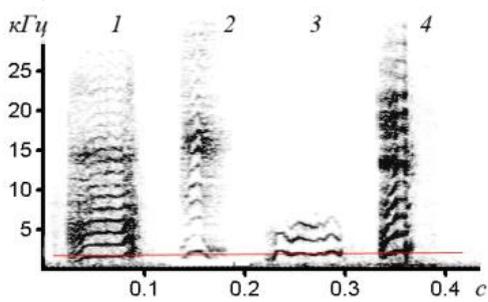


Рис. 81. Сонограммы полевок, живущих в лесу: 1 – пашенная полевка *Microtus agrestis*, 2 – красная полевка *Myodes rutilus*, 3 – шикотанская полевка *Myodes sikotanensis*, 4 – полевка Шелковникова *Microtus schelkovnikovi*.

Благодаря тому, что основная частота низкая, а гармоник, как правило, много, спектральное заполнение сигнала высокое, и часто сигналы содержат шумовую составляющую.

Основная частота полевок луговых биотопов различается сильнее (рис. 82). У некоторых

полевков мы видим, что основная частота дистресс-сигнала составляет около 2,5 кГц (это закаспийская полевка, дальневосточная полевка и полевка Максимовича), у других же основная частота писка около 5 кГц (копетдагская полевка) и выше (восточноевропейская полевка), соответствующие второй гармонике писков перечисленных ранее полевков. Закаспийская, дальневосточная полевки и полевка Максимовича относятся к гидрофильным видам, обитающим вблизи воды в кустарниковых зарослях и они более крупные зверьки. Последнее обстоятельство возможно определяет и низкую основную частоту. Надо отметить, что у этих видов отмечено образование субгармоник (рис. 82, 1 и 4), при котором появляются дополнительные гармоники кратные основной частоте, но, как правило, выраженные не на всем протяжении сигнала. Субгармоники появляются при асинхронной работе голосовых связок, при которой одна из связок колеблется в 2 раза чаще другой (Fitch et al., 2002).

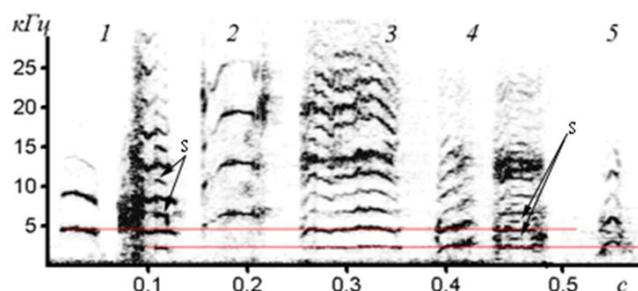
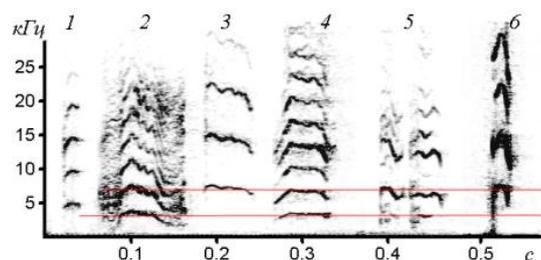


Рис. 82. Сонограммы полевков луговых и влажных биотопов: 1 – копетдагская полевка *Microtus irani*, 2 – восточноевропейская полевка *M. levis*, 3 – закаспийская полевка *M. transcaspicus*, 4 – дальневосточная полевка *M. fortis*, 5 – полевка Максимовича *M. maximowiczii*.

У полевков, живущих в засушливых биотопах пустынь, полупустынь и засушливых степей, основная частота сигналов еще выше – около 3-4 кГц, например, у дагестанской полевки и желтой пеструшки (рис. 83.2 и 4). У других видов она соответствует второй гармонике сигналов перечисленных видов и составляет 6-8 кГц, например, у степной пеструшки, полевки Брандта и узкочерепной полевки (рис. 83. 3, 5 и 6). Афганская полевка (рис. 83.1) имеет промежуточное значение основной частоты писков – около 5 кГц. Афганская, дагестанская полевки и степная пеструшка по размерам зверьки небольшие 100-120 мм (Громов, Поляков, 1977), однако основная частота писков у всех трех видов разная. У некоторых видов мы также можем отметить появление в структуре писков субгармоник. Такие различия в значениях основной частоты у видов, обитающих в разных биотопах, вероятно, можно объяснить особенностями морфологии или иннервации гортани полевков, которые на настоящий момент не изучены.

Рис. 83. Сонограммы полевков пустынных биотопов: 1 – афганская полевка *Blanfordimys afghanus*, 2 – дагестанская полевка *M. daghestanicus*, 3 – степная пеструшка *Lagurus lagurus*, 4 – желтая пеструшка *Eolagurus luteus*, 5 – полевка Брандта *Lasiopodomys brandti*, 6 – узкочерепная полевка *M. gregalis*.



Таким образом, экологический фактор действует на формирование видовой специфики звукового сигнала разных видов полевков, видимо двумя путями: опосредованно через морфологию вида, например общего размера тела, который зависит от условий обитания вида, так и на особенности строения и работы голосового аппарата. В первом случае, видовая специфика звуковых сигналов выражается в значении доминантной частоты, обратно пропорциональной связанной с размером тела. Во втором, видоспецифичность сигнала отражается в основной частоте, значение которой связано с типами биотопов обитания вида. Мы можем констатировать тенденцию к повышению основной частоты писков особей от видов, живущих в лесных закрытых биотопах к сухим открытым, в том числе имеет значение горная это местность или равнинная. Механизмы этой зависимости пока неизвестны. Кроме того, в случае, если на один из сигналов вокального репертуара вида действует направленный отбор, содействующий повышению помехозащищенности сигнала, то параметры и других сигналов вокального репертуара этого вида скоррелировано изменяются. Например, доминантная частота сигналов китайской полевки снижается по сравнению с теоретически рассчитанной первично-оптимальной частотой, а у полевки Гюнтера, напротив,

существенно возрастает.

Заключение

Звуковая сигнализация полевков подсемейства Arvicolinae не является лидирующим коммуникативным каналом, поддерживающим социальную структуру популяций и поэтому вокальный репертуар взрослых полевков в звуковом диапазоне не велик: для разных видов от 1 до 3 сигналов. Общим для всех видов является дистресс-сигнал или писк, который используется особями в различных типах взаимодействий, как дружелюбных, так и агрессивных, и отражает отрицательное эмоциональное состояние зверьков. Как эмоциональный сигнал, он имеет широкую изменчивость, имеющую континуальный характер и связанную в первую очередь с его амплитудой во временных и частотных параметрах звуков в пределах видоспецифичного диапазона. Эта изменчивость пискос соответствует закономерностям выражения эмоционального состояния, которые были описаны М. Кили (Kelley, 1972) для копытных, а затем показана для животных разных систематических групп (обзор, Володин, Володина, 2001; Briefer, 2012). Так при увеличении интенсивности сигнала увеличивается их длительность, основная, доминантная частоты. Ширина частотной полосы, глубина модуляции и «энтропия», так же, как правило, увеличиваются с повышением амплитуды. Структурная изменчивость сигнала – характер модуляции частоты, наличие шумовой составляющей отражают, по-видимому, широкие возможности полевков управлять работой голосового аппарата. Однако изменчивость сигналов разных видов подчиняется сходным закономерностям.

Широкая изменчивость дистресс-сигнала создает предпосылку для формирования новых сигналов, ситуативно привязанных и получающих конкретное коммуникативное значение. Основным фактором, определяющим расширение вокального репертуара у разных видов полевков является характер социальной структуры вида и стратегии размножения. При встрече половых партнеров необходимым условием успешности спаривания является опознавание самцом половой принадлежности и физиологического состояния самки, преодоление мотивации страха и синхронизация поведения самца и самки (Зоренко, 2013).

При промискуитетном характере размножения для успешного спаривания, по-видимому, не требуется дополнительная стимуляция, кроме запаховой. Поэтому у ряда видов лесных полевков, популяций которых составляют агрегации особей (участки самок практически не перекрываются, а самцы используют общую территорию с установлением иерархической структуры (Громов, 2008)), мы не находим других звуковых сигналов, кроме общего для всех видов изменчивого писка. Для полевков, имеющих семейно-групповую структуру популяций, видимо, возникает необходимость дополнительной стимуляции для успешного размножения. Появление и становление такого сигнала (пения самцов) мы находим почти у всех видов серых полевков. Он формируется из низкоамплитудной части континуального ряда дистресс-сигнала, который чаще всего издается зверьками при дружелюбных взаимодействиях или мягкой агрессии.

Т.А. Зоренко (2013) считает, что в эволюции полевков пение появилось относительно недавно. Она связывает это поведение с эволюцией сексуального поведения полевков трибы Arvicolini, у которых отмечены две основные модели спаривания: интромиссионная и многотолчковая. По ее мнению исходная предковая модель спаривания включала среднее число толчков и эякуляций, но малое число интромиссий. В последующем виды полевков трибы Arvicolini разделились на несколько ветвей, одна из которых представлена, общественными (подрод *Sumeriomys*), кустарниковыми (подрод *Terricola*) и обыкновенными (виды группы «arvalis») полевыми – они пошли по пути интромиссионной модели спаривания, увеличив число интромиссий от 15 до 40. В этих под родах доля поющих самцов невелика (от 0 до 25 %). Второй тип модели был связан с уменьшением интромиссионности и увеличением числа толчков – это виды под рода *Alexandromys*, и родов *Blanfordimys* и *Lasiopodomys*. В под роде *Alexandromys* пение отмечено у большинства самцов (от 50 до 100 % в зависимости от вида) еще активнее поют самцы видов родов *Lasiopodomys* и *Chionomys* (75-100 %). Несколько ниже вероятность пения у узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (50-65 %). Таким образом, паттерн пения активно эволюционировал в тех линиях развития видов полевков, у которых отмечена многотолчковая

модель спаривания. Исключение составляют самцы видов из родов *Blanfordimys* и *Neodon*, у которых пение не отмечено.

Увеличение социальности и сдвиг суточной активности к светлому времени дня дает предпосылку для появления предупреждающей об опасности сигнализации (Shelley, Blumstein, 2005). И действительно у ряда видов, обитающих на открытых пространствах и создающих плотные поселения, появляется предупреждающий об опасности сигнал. По сравнению характеристик сигнала и комплекса поведения, в который он включается, с аналогичным поведением других грызунов открытых пространств (например, наземным беличьим), можно говорить о том, что это относительно молодое в эволюционном плане приобретение (Никольский, 1992). Предупреждающий об опасности сигнал происходит, видимо, из писков, относящихся к высокоамплитудной части континуума. Привязка сигналов к конкретной ситуации, появление коммуникативной значимости предполагает возможность появления направленного отбора увеличивающего, во-первых, однозначность восприятия его реципиентом и, во-вторых, увеличения помехозащищенности сигнала. Первое приводит к уменьшению изменчивости характеристик и увеличению их повторяемости. Однако если у всех видов полевок предупреждающий об опасности сигнал имеет достоверно меньшую изменчивость по сравнению с писками, что вполне логично – неоднозначность восприятия может стоить жизни, то уменьшение изменчивости параметров пения, мы отмечаем только для тех видов, у которых пение становится неотъемлемой частью полового поведения. Второе – повышение помехозащищенности сигнала, может приводить к изменению параметров звуков, например к сдвигу спектральных параметров звука в диапазон частот, который имеет оптимальные характеристики для распространения в конкретных условиях, например, в условиях норы у китайской полевки. Либо сдвигает в диапазон частот, который меньше зашумлен, например, пение птиц могло стать причиной сдвига доминантной частоты предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта в более высокочастотную область по сравнению с первично-оптимальной частотой.

Сдвиг спектральных характеристик одного из сигналов вокального репертуара вида под действием направленного отбора, по-видимому, может приводить к сдвигу спектральных характеристик и других сигналов в том же направлении, что мы отметили для писков у китайской полевки. Пение китайской полевки в условиях подземного образа жизни получает большое коммуникативное значение для координации поведения. Однако в норах с наименьшими потерями распространяются звуки с низкой частотой, что, видимо, определило и формирование вокализации на более низких частотах этого вида, чем первично-оптимальная. Такую взаимосвязь характеристик разных сигналов одного вокального репертуара можно видимо объяснить тем, что для существенного сдвига характеристик хотя бы одного сигнала за пределы физической возможности голосового аппарата вида требуется морфологическое и физиологическое изменение этого аппарата, а следствием такого изменения будет сдвиг характеристик и всех остальных сигналов репертуара вида.

Признаки звуковых сигналов у наземных млекопитающих (за исключением, летучих мышей) наследуются генетически, что было показано многими исследователями (Frank, 1967, Winter et al., 1973; Lieblisch et al., 1980 и др.). При этом существует корреляция между наследованием некоторых характеристик звукового сигнала и морфологических признаков полевок, что было показано при анализе писков гибридов рыжей и красной полевок. При отсутствии направленного отбора, можно было бы предположить, что генетическая и морфологическая радиация полевок будет отражаться и в видовой специфике звуковых сигналов. Однако кладограмма, построенная по параметрам писков полевок подсемейства *Arvicolinae*, не похожа ни на одно из деревьев, построенных по морфологическим (Бородин и др., 2012), кариотипическим (Лемская, 2008), цитогенетическим и гибридологическим (Мейер и др., 1996) или молекулярно-генетическим методам (Abramson et al., 2009; Bannikova et al., 2010; Galevskii et al., 2006; Jaarola et al., 2004; Comroy, Cook, 2000), и не отражает филогенетические взаимоотношения видов. Сходство сигналов сохраняется только у близкородственных популяций, сходных по морфологии и образу жизни. Дистресс-сигналы таких видов имеют, как правило, перекрывающиеся параметры.

Видовая специфика признаков звуковых сигналов при отсутствии направленного отбора определяется, видимо, в большей степени экологическими факторами. В одном случае опосредованно через морфологию вида, например общего размера тела полевок, который определяется условиями обитания вида. Так гидрофильные полевки имеют наиболее крупные размеры, лесные, напротив – мелкие. Значение доминантной частоты звуковых сигналов, обратно пропорционально связано с размером тела, что отражает общую закономерность в формировании доминантной частоты звуков у млекопитающих (Fletcher, 2010). Другой экологический фактор – обитание видов в разных типах биотопов. В этом случае мы можем констатировать тенденцию к повышению основной частоты писков особей от видов, живущих в лесных, закрытых биотопах к сухим открытым, в том числе имеет значение горная это местность или равнинная. Механизмы этой зависимости пока непонятны и, по-видимому, потребуют исследования морфологии голосового аппарата полевок и особенностей его функционирования в разных условиях.

Выводы

1. Звуковая сигнализация полевок подсемейства Arvicolinae не является ведущим коммуникативным каналом и достаточно бедна. У всех 26 видов описан дистресс-сигнал (писки), отражающий эмоциональное состояние особи, для ряда видов серых полевок характерно пение в ситуации ухаживания, и только три вида демонстрируют предупреждающий об опасности сигнал.
2. Дистресс-сигналы (писки) полевок подсемейства Arvicolinae имеют большую изменчивость амплитудных, частотных и временных параметров. Писки образуют континуум звуков, связанных между собой переходными формами, и отражают уровень возбуждения животного, его эмоциональное состояние.
3. Дистресс-сигналы (писки) полевок подсемейства Arvicolinae встречаются во всех типах взаимодействий, однако наиболее активно полевки издают эти сигналы при беспокоящих и агрессивных взаимодействиях, а также при высоком уровне возбуждения.
4. Широкая изменчивость дистресс-сигнала (писков) полевок подсемейства Arvicolinae создает предпосылку для формирования новых сигналов, ситуативно привязанных и получающих конкретное коммуникативное значение. Основным фактором, определяющим расширение вокального репертуара у разных видов полевок является характер социальной структуры вида и стратегии размножения.
5. Пение самцов полевок подсемейства Arvicolinae является производной дистресс-сигнала низкоамплитудной части континуума (тихих писков). Предпосылкой для его формирования является переход от одиночно-группового образа жизни к семейно-групповому, и изменение стратегии размножения. Пение становится обязательным элементом поведения ухаживания у видов, успешное спаривание у которых требует длительной стимуляции.
6. Предупреждающий об опасности сигнал некоторых видов полевок подсемейства Arvicolinae является производной дистресс-сигнала высокоамплитудной части континуума (резких писков). Предпосылкой для его формирования является образование плотных скоплений поселений полевок (колоний) и переход к дневному образу жизни.
7. Формирование пения и предупреждающего об опасности сигнала как коммуникативного сигнала сопровождается уменьшением изменчивости его параметров.
8. Параметры дистресс-сигналов (писков) межвидовых гибридов полевок отличаются от характеристик дистресс-сигналов родительских видов статистически. Спектральные характеристики писков гибридов ближе по своим значениям к частотным параметрам сигнала вида-отца.
9. Наследование признаков дистресс-сигналов межвидовых гибридов полевок коррелирует с наследованием их морфологических признаков. Гибриды, у которых преобладает морфологический признак одного из родительского вида, демонстрируют дистресс-сигналы, характеристики которых ближе по своим значениям к доминирующему родительскому виду. При промежуточном наследовании морфологических признаков гибридами, их дистресс-сигналы также имеют промежуточные значения характеристик.

10. Филогенетические отношения видов по параметрам звуковых сигналов отражаются только на уровне близких видов, подвидов и популяций, если особи этих популяций имеют сходные размеры, морфологическое строение и образ жизни (местообитание и социальную структуру).
11. Доминантная частота дистресс-сигналов (писков) разных видов полевок подсемейства Arvicolinae зависит от размера тела и в большинстве случаев соответствует первично-оптимальной частоте. Отклонения от первично-оптимальной частоты, вероятно, являются результатом направленного отбора на признак звукового сигнала, обеспечивающего его оптимальное распространение в среде.
12. Частотные характеристики отдельных сигналов вокального репертуара вида скоррелированы. Можно предположить, что направленный отбор на признак звукового сигнала из вокального репертуара вида влияет на изменение этого признака в том же направлении других звуковых сигналов вокального репертуара того же вида.
13. Основная частота дистресс-сигналов (писков) полевок подсемейства Arvicolinae зависит от местообитания вида. Основная частота имеет самое низкое значение у полевок, живущих в лесной зоне, в закрытых местообитаниях. Значение основной частоты повышается в сигналах видов, обитающих в открытых и более сухих биотопах.

Благодарности

Представленная работа не могла бы состояться без помощи и поддержки многих людей, с которыми я работаю и живу. Прежде всего, это сотрудники, которые делились со мной животными и разрешали работать на базе своих вивариев: Ю.М. Ковальская, д.б.н. Т.А. Зоренко, к.б.н. О.В. Осипова, к.б.н. А.В. Сморгачева, к.б.н. С.В. Найденко, а также безвременно ушедшие от нас М.А. Сербенюк, Т.М. Галанина, Г.Н. Тихонова. Я сердечно благодарю д.б.н., проф. А.А. Никольского за предоставление мне коллекционных записей некоторых видов полевок, за консультации и подталкивание, без которого эта работа еще долго бы тянулась. Я благодарю к.б.н. О.В. Осипову, Е.Э. Логвену, за предоставление некоторых своих материалов и общую поддержку. Особую благодарность я приношу А.В. Попову, создавшему и создающему все условия для работы и И.А. Попову за техническую поддержку. Хочу выразить благодарность член-корр. д.б.н. В.В. Рожнову за сохранение и поддержание в рабочем состоянии базы «Черноголовка», на которой выполнена вся работа, и за постоянное внимание к моей работе, а также всем сотрудникам этой базы за участие в обсуждении результатов и общую поддержку.

Публикации по теме диссертации

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК

1. Никольский, А.А., Переладова, О.Б., Рутовская, М.В., Формозов, Н.А. Географическая изменчивость признаков брачного крика самцов настоящих оленей / А.А. Никольский, О.Б. Переладова, М.В. Рутовская, Н.А. Формозов. // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1979. – Т. 84. – № 6. – С. 46-55.
2. Никольский, А.А., Янина, И.Ю., Рутовская, М.В., Формозов, Н.А. Изменчивость звукового сигнала степного и серого сурков (*Marmota bobac*, *M. baibacina*, Sciuridae, Rodentia) в зоне вторичного контакта / А.А. Никольский, И.Ю. Янина, М.В. Рутовская, Н.А. Формозов. // Зоол. журн. – 1983. – Т. 62. – № 8. – С. 1258-1266.
3. Соколов, В.Е., Рутовская, М.В., Сербенюк, М.А. Сравнительный анализ криков красносерой и шикотанской полевок / В.Е. Соколов, М.В. Рутовская, М.А. Сербенюк. // Докл. АН СССР. – 1991. – Т. 319. – № 3. – С. 758-762.
4. Рутовская, М.В. Факторы, влияющие на звуковую активность лесных полевок / М.В. Рутовская. // Известия АН СССР, сер. биол. – 1992. – Т. 5. – С. 753-760.
5. Рутовская, М.В., Ковальская, Ю.М. Звуковые реакции обыкновенных полевок (*Microtus arvalis*) / М.В. Рутовская, Ю.М. Ковальская. // Зоол. журн. – 1999. – Т. 78. – № 1. – С. 1-7.
6. Зоренко, Т.А., Рутовская, М.В. Социальное поведение и звуковые сигналы дальневосточных полевок *Microtus fortis* (Rodentia, Arvicolinae) / Т.А. Зоренко, М.В. Рутовская. // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85. – № 8. – С. 983-997.

7. Рутовская, М.В. Социальное поведение степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas) в экспериментальных группах / М.В. Рутовская. // Бюлл. МОИП. серия биол. – 2006. – Т. 111. – Вып. 3. – С. 24-29.
8. Рутовская, М.В. Звуковые реакции восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* / М.В. Рутовская. // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86. – № 1. – С. 106-112.
9. Рутовская, М.В. Звуковая коммуникация китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*, Rodentia) / М.В. Рутовская. // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90. – № 2. – С. 232-239.
10. Никольский, А.А., Рутовская, М.В. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала монгольской пищухи (Mammalia, Lagomorpha) / А.А. Никольский, М.В. Рутовская. // Доклады РАН. Общая биол. – 2011. – Т. 439. – № 1. – С. 135-138.
11. Рутовская, М.В. Звуковые сигналы полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) / М.В. Рутовская. // Сенсорные системы. – 2012. – Т. 26. – № 1. – С. 31-38.
12. Рутовская, М.В., Никольский, А.А. Звуковая сигнализация узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) / М.В. Рутовская, А.А. Никольский. // Сенсорные системы. – 2014. – Т. 28. – Вып. 2. – С. 76-83.
13. Osipova, O.V., Rutovskaya, M.V. Information transmission bank voles by odor and acoustic signals (signalling communication) / O.V. Osipova, M.V. Rutovskaya. // Pol. J. Ecol. Suppl. – 2000. – V. 48. – P. 21-36.

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

1. Рутовская, М.В. Спектральный анализ звуковых сигналов лесных полевок р. *Clethrionomys* / М.В. Рутовская. // Сб.: Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. Ч. 2, М., 1988. – С. 418-432.
2. Рутовская, М.В. Ультразвуковая вокализация детенышей рыжей полевки в онтогенезе / М.В. Рутовская. // Грызуны. Тез. докл. 7 Всес. совещ. Нальчик, 27 сен. - 1 окт. 1988, Свердловск, 1988. – Т. 1. – С. 158-159.
3. Рутовская, М.В. Социальные факторы, влияющие на звуковую сигнализацию рыжих полевок / М.В. Рутовская. // Сб.: Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М., 1988. – С. 152-155.
4. Рутовская, М.В. Звуковая активность лесных полевок в социальных экспериментальных группах / М.В. Рутовская. // 5 Съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР, 29 янв. - 2 февр. 1990. М., 1990. – Т. 3. – С. 60-61.
5. Рутовская, М.В. Звуковая сигнализация лесных полевок (р. *Clethrionomys*): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Рутовская Марина Владимировна. – М., 1990. – 170 с.
6. Рутовская, М.В. Ультразвуковая вокализация лесных полевок (р. *Clethrionomys*) / М.В. Рутовская. // Сб.: Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, 1992. – С. 154-167.
7. Рутовская, М.В. Акустическая активность и социальное поведение рыжих полевок / М.В. Рутовская. // В кн.: Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. (ред. В.Е. Соколов, В.В. Рожнов, М.А. Сербенюк. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. – С. 177-188.
8. Рутовская, М.В. Сравнение звуковой сигнализации видов двойников: обыкновенной и восточноевропейской полевок / М.В. Рутовская. // Тез. докл. 6 съезда териол. о-ва, 13-16 апреля 1999. М., 1999. – С. 222.
9. Рутовская, М.В. Звуковая сигнализация обыкновенной и восточноевропейской полевок / М.В. Рутовская. // Новые материалы и технологии. Инновации XXI века. Тр. конф. Научные исследования в наукоградах Московской обл., 1-4 окт. Черноголовка, 2001. – С. 46-47.
10. Рутовская, М.В. Особенности социальной структуры экспериментальных групп, сформированных их красно-серых полевок *Clethrionomys rufocanus* / М.В. Рутовская. // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат. Межд. совещ., 6-7 фев. 2003. М., 2003. – С. 299-300.
11. Рутовская, М.В. Социальное поведение обыкновенной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas) в экспериментальных группах / М.В. Рутовская. // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). Сб. тез. Межд. совещ. 25-27 мая 2004 г. Саратов, 2004. – С. 125-126.
12. Осипова, О.В., Рутовская, М.В. Особенности социального поведения красно-серых

полевков центральной Сибири в экспериментальных условиях / О.В. Осипова, Рутовская М.В. // «Экология и поведение животных». Тезисы Всероссийской конференции с участием зарубежных ученых «Сибирская зоологическая конференция», посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН. Новосибирск, 2004. – С. 300.

13. Рутовская, М.В. Звуковая сигнализация общественных полевков *Microtus socialis* / М.В. Рутовская. // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Междунар. совещ. 24-28 апр. 2005 г. Саратов, 2005. – С. 179-181.

14. Рутовская, М.В. Анализ звуковых сигналов видов-двойников: обыкновенной и восточноевропейской полевков / М.В. Рутовская. // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Мат. научной конф. 4-8 октября 2005 г. Черноголовка, 2005. – С. 216-219.

15. Рутовская, М.В. Социальная структура общественной полевки *Microtus paradoxus* в экспериментальных группах / М.В. Рутовская. // Современные проблемы популяционной экологии. Мат. 9 междунар. научно-практ. экологической конф. 2-5 октября 2006 г. Белгород, 2006. – С. 173-175.

16. Рутовская, М.В. Изменчивость звуковых сигналов гибридов красной и рыжей полевков / М.В. Рутовская. // 4-ая всероссийская конференция по поведению животных. М., 2007. – С. 211-212.

17. Rutovskaya, M.V. Comparative analyses of acoustic signals in three species of common voles: *Microtus arvalis*, *M. rossiaemeridionalis* and *M. transcaspicus* / M.V. Rutovskaya. // 11th International Conference on Rodent Biology, Myshkin, Russia, 24-28 July, 2008. – P. 108.

18. Рутовская, М.В. Звуковая коммуникация полевков рода *Lasiopodomys* / М.В. Рутовская. // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы конференции 9-12 ноября 2009. Черноголовка, 2009. – С. 67.

19. Рутовская, М.В. Звуковая сигнализация афганской полевки *Blanfordimys afghanus* / М.В. Рутовская. // Всеросс. научно-практ. конф. с междунар. участием «Экология, эволюция и систематика животных» 17-19 ноября 2009 г. Рязань, 2009. – С. 265-267.

20. Рутовская, М.В., Соктин, А.А., Осипова, О.В. Некоторые особенности наследования признаков звуковых сигналов гибридами красной и рыжей полевки / М.В. Рутовская, А.А. Соктин, О.В. Осипова. // Мат. конференции "Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация" 12-17 мая 2010 г. Петергоф, 2010. – С. 74.

21. Рутовская, М.В. Звуковая сигнализация пашенной полевки *Microtus agrestis* / М.В. Рутовская. // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат. междунар. совещ. 1-4 февр. 2011. М., 2011. – С. 412.

22. Рутовская, М.В. Возможность оценки социальной структуры популяций полевков группы *Arvicolinae* в экспериментальных группах / М.В. Рутовская. // 5ая Всеросс. конф. по поведению животных 20-23 ноября 2012 г. М., 2012. – С. 163.

23. Рутовская, М.В. Внутривидовая изменчивость звуковых сигналов некоторых видов полевков / М.В. Рутовская. // Поведение и поведенческая экология млекопитающих, Черноголовка, 14-18 апр. 2014 г. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2014. – С. 108.