

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

А. А. НИКОЛЬСКИЙ

ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
В ЭВОЛЮЦИОННОМ
ПРОЦЕССЕ



Ответственный редактор
кандидат биологических наук
Б. Д. ВАСИЛЬЕВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1984

УДК 599:591.582

Н и к о л ь с к и й А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе.— М.: Наука, 1984.

В монографии обсуждаются различные аспекты эволюции звуковых сигналов наземных млекопитающих. Описаны изменения звуковых реакций при изменении силы и характера раздражителей. Показаны механизмы эволюции экологических типов и функциональной специализации звуковых сигналов. Рассмотрены особенности наследования звуковых сигналов межвидовыми гибридами и предпосылки к сигнальной наследственности. Показана адаптивность частотных и временных параметров звуковых сигналов млекопитающих к акустическим особенностям биотопов и к зональным особенностям атмосферной акустики. Отдельные главы и разделы монографии посвящены географической изменчивости и видовой специфике акустических реакций. Выделены основные направления и факторы эволюции звуковых сигналов млекопитающих.

Табл. 6. Ил. 67. Библиогр.

Рецензенты:

Доктор биологических наук профессор

Б. П. МАНТЕЙФЕЛЬ,

доктор биологических наук

В. Н. ОРЛОВ

2005000000-189
"Наука", 1984

©Издательство

ВВЕДЕНИЕ

Звуковые сигналы животных привлекали внимание эволюционистов задолго до того, как они (сигналы) стали предметом зоологических и этологических исследований. Например, уже Ламарк использовал ставшее теперь модным понятие «знак» в отношении звуков, издаваемых млекопитающими. В своем знаменитом труде «Философия зоологии» [1809, рус. пер. ,1911, с. 284—285] он пользуется этим понятием, противопоставляя и одновременно связывая богатство членораздельной речи с ограниченным репертуаром свистов и криков, которые «четверорукие» разнообразят «с помощью простого изменения голоса». Большое место занимает обсуждение звуковых реакций млекопитающих и в работах Дарвина " Происхождение человека...» [1871, рус. пер. 1896] и «О выражении душевных движений...» [1872, рус. пер. 1908]. Примечательно, что анализ явлений, связанных со звуковой активностью животных, и Ламарк и Дарвин заключают выводами, весьма точно отражающими специфику взглядов каждого из них не только на эволюцию человека, но и на общие вопросы биологической эволюции.

На протяжении последующих 100—150 лет к проблеме эволюции звуковых сигналов животных обращались неоднократно и другие исследователи. Однако, несмотря на давность проблемы, об эволюции звуковых сигналов млекопитающих до настоящего времени известно удивительно мало. Основная причина этого кроется в трудностях, возникающих при описании звуков, издаваемых животными. Понятие «признак», ставшее традиционным в эволюционных исследованиях и являющееся неотъемлемой частью сравнительного метода в биологии, применительно к звуковым реакциям разработано еще очень слабо. Регулярное изучение звуковых сигналов началось только в середине 50-х. годов текущего столетия благодаря внедрению в практику зоологических и этологических исследований электроакустических методов записи и анализа голосов животных [Ильичев, 1971]; и только в 1963 г. вышла первая сводка с объективным описанием, звуков, издаваемых млекопитающими [Tembrock, 1963]. Эта работа оказалась решающим импульсом, после которого число исследований, посвященных описанию физических параметров звуковых сигналов, стало стремительно расти. Однако опыт, накопленный в литературе за предшествующие 20 лет, только в самые последние годы позво-

лил перейти от простого описания звуковых реакции к их изучению в эволюционном и экологическом аспектах.

Наша работа подготовлена многолетними исследованиями, которые ведутся на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ в двух взаимосвязанных направлениях. Это изучение популяционной структуры видов и изучение средств сигнализации, с помощью которых данная структура создается и поддерживается [Наумов, 1963, 1971, 1973, 1977, 1979; Симкин, Ильичев, 1965, 1966; Симкин, 1969, 1975; Ильичев, 1972; Васильев, 1974, 1975; Шилов, 1976; Гольцман и др., 1977]. Исследования кафедры носят комплексный характер и в итоге направлены на создание общей теории биокommunikаций, призванной сформулировать основные принципы функционирования внутривидовых коммуникативных процессов.

Основная задача нашей работы состоит в том, чтобы показать на конкретных примерах, какие факторы в эволюционном процессе влияют на звуковые реакции наземных млекопитающих и в чем заключается их влияние. Решение этой задачи осуществляется исходя из следующих двух моментов: (1) звуковые сигналы являются, по существу, реакциями животных на внутренние или внешние раздражители, действующие в конкретных экологических условиях, и (2) эволюция звуковых сигналов неразрывно связана с историей изучаемых видов. Под углом зрения именно этих двух моментов рассмотрены дивергенция, параллелизмы, географическая изменчивость, видовая специфика и адаптивные особенности, издаваемых млекопитающими звуков.

В нашу задачу не входит обсуждение всех возможных факторов, с которыми связана эволюция, акустических реакций. Известно, например, что в эволюции звуковых сигналов большую роль играет их адаптация к особенностям слуховой системы (например: [Симкин, 1969, 1975; Ильичев, 1972; Васильев, 1975; Жантiev, 1975; Константинов, Мовчан, 1980]). Но данное направление в работе не обсуждается, так как в основных чертах оно достаточно глубоко разработано, а его достижения уже сейчас составляют вполне законченную и самостоятельную главу в общей теории биокommunikаций.

Мы не обсуждаем также проблему развития звуковых реакций как производных дыхательной системы. Основные моменты этой проблемы выделил Темброк [Tembrock, 1967]. По образному выражению Темброка, звуковые сигналы млекопитающих представляют собой не что иное, как «ритуальное дыхание». Темброк обращает внимание на то, что первичная и основная функция звукопроизводящего аппарата у млекопитающих — дыхание. Основные отделы, ответственные за звукоизлучение, происходят от жаберного отдела кишечника, а иннервация осуществляется из продолговатого мозга. По мнению Темброка, функциональная специализация звуковой связи у млекопитающих сопровождается двумя особенностями. Во-первых, по мере повышения специализа-

ции акустических демонстраций звукоизлучение все больше отделяется от основной, дыхательной функции; во-вторых, помимо дыхательной системы, в акустических демонстрациях все большее участие принимают висцеральные и соматические части моторики. что приводит к тому, что специфические звуковые сигналы сопровождаются специфическими, соответствующими им позами и мимикой. Следствием этого процесса оказывается широкая гамма переходов от «звучного дыхания» до сложнейших стереотипов звуковых последовательностей.

В дальнейшем изложении понятия «звуковая реакция» и "звуковой сигнал" используются нами как синонимы. Называть звуковые реакции сигналами дают нам право не только многочисленные наблюдения, но и эксперименты, выполненные в последние годы с помощью трансляции магнитных записей через громкоговоритель и подтверждающие сигнальную значимость звуковых реакций млекопитающих [Никольский, 1971, 1980; Лисицына, 1980; Waring, 1966; Schusterman, Dawson, 1968; Zeiner, Peeke, 1969; Peeke, Zeiner, 1970; Sewell, 1970a; Smith, 1972; Johst, 1973; Somers, 1973; Pola, Snowdon, 1975; Chivers, McKinnon, 1977; Floody, Pfaff, 1977a, b; Leger, Owings, 1978; McIntosh et al., 1978; Robinson, 1979; Solmsen, Apfelbach, 1979; Levick, 1982]. В литературе на английском языке для обозначения звуков, издаваемых животными, очень широко применяется термин «вокализация» (vocalization). Поскольку понятия «вокализация» и "звуковая реакция" нередко используются как синонимы, то последнее, вероятно, предпочтительнее как в оригинальных публикациях на русском языке, так и при переводе иностранных работ.

Сигнальная значимость звуковых реакций очевидна далеко не во всех случаях. Ее выяснение осложняется разными причинами: Поведение реципиента не всегда сопровождается определенными двигательными реакциями; значительный объем информации передается у млекопитающих по химическому каналу связи [Соколов, 1977a], отделить который от других сенсорных модальностей не всегда удается; нередко значительный маскирующий эффект при наблюдении за поведением вносят выразительные движения животных. Некоторые звуковые сигналы вызывают двигательные реакции после большого латентного периода или же влияют на эндоринную систему донора [Ланкин, Науменко, 1978; Terkel et al., 1979], что при распространенных методах наблюдений остается незамеченным.

Наиболее общая, основная и первичная функция звуковых реакций — передача информации о состоянии источника сигнала. В литературе это состояние называют по-разному (мотивационным, эмоциональным, физиологическим, внутренним). Все эти термины успешно применяются в качестве рабочих, но пока еще слабо передают суть тех явлений, для обозначения которых они предназначены. До сих пор критерии оценки конвенциональны и основаны главным образом на наблюдении двигательных реакций.

Полифункциональность звуковых реакции понимается нами в том смысле, что в них закодировано не только сообщение о внутреннем состоянии источника, но и вторичные по отношению к основному сообщению признаки (индивидуальные, половые, возрастные, видовые и т. п.). То, что один и тот же сигнал вызывает различные двигательные реакции, не означает еще его полифункциональности. В подобных случаях все разнообразие двигательных реакций укладывается обычно в пределы одного функционального класса.

Приходится также иметь в виду, что существует две категории признаков звуковых реакций. Одни из них можно, вероятно, назвать трансмиссивными, другие — сигнальными. Трансмиссивные признаки ответственны за доведение передаваемого сообщения до получателя. Сигнальные — за кодирование передаваемого сообщения. Трансмиссивные признаки звуковых сигналов млекопитающих обсуждались в литературе неоднократно в связи с проблемой корреляции между голосом и слухом (например: [Legouix et al., 1954; Симкин, 1969, 1975; Brown, 1973; Мовчан, 1978; Мовчан, Шибков, 1978; Константинов, Мовчан, 1980]). Трансмиссивные признаки могут быть адаптированы не только к слуховой системе, но и к акустическим свойствам среды, действующим избирательно на те или иные параметры. Эта особенность, как будет показано, также накладывает определенные ограничения на частотные и временные характеристики, особенно тех сигналов, которые предназначены для передачи на большие расстояния. Отделить трансмиссивные признаки от сигнальных удастся далеко не всегда. Более того, во многих случаях трансмиссивные признаки выполняют одновременно и сигнальную функцию. Тем не менее, выделение данных категорий необходимо, так как каждая из них является результатом различных направлений в эволюции звуковых сигналов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена по следующей общей схеме. В полевых условиях с помощью портативных магнитофонов на транзисторах записывали на магнитную ленту звуковые реакции млекопитающих. Одновременно в полевом дневнике регистрировали все необходимые сведения, имеющие отношение к каждой конкретной записи: вид животного, дата, время, место, пол и возраст (если их удавалось установить), поведение животных до, во время и после проявления звуковой реакции. Затем фонограммы монтировали, оставляя наиболее качественные записи, и подвергали спектральному и временному электроакустическому анализу.

Собственный материал составляют записи звуковых сигналов следующих видов млекопитающих:

LAGOMORPHA - ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ

Ochotonidae — пищухи

1. *Ochotona alpina* Pall.—алтайская пищуха
2. *O. hyperborea* Pall.— северная пищуха
3. *O. pricei* Thom.— монгольская пищуха
4. *O. daurica* Pall.— даурская пищуха

RODENTIA- ГРЫЗУНЫ

Sciuridae - белчьи

5. *Marmota bobac* Mull.— степной сурок, или байбак
6. *M. baibacina* Kastsch.— серый, или алтайский, сурок
7. *M. sibirica* Radde — монгольский сурок, или тарбаган
8. *M. caudata* Geofr.— длиннохвостый, или красный, сурок
9. *M. menzbieri* Kaschk.—сурок Мензбира
10. *M. camtschatica* Pall.—камчатский, или черношапочный, сурок
11. *Citellus undulatus* Pall.—азиатский длиннохвостый суслик
12. *C. parryi* Rich — арктический суслик
13. *C. relictus* Kaschk. — реликтовый суслик
14. *C. suslicus* Guld.— крапчатый суслик
15. *C. citellus* L.— европейский суслик
16. *C. xanthoprimum* Ben.— малоазийский суслик
17. *C. dauricus* Brandt.—даурский суслик
18. *C. musicus* Menetrie — горный кавказский суслик
19. *C. pygmaeus* Pall.— малый суслик
20. *C. fulvus* Licht.— Желтый суслик, или суслик-песчаник
21. *C. major* Pall.—большой, или рыжеватый, суслик
22. *C. erythrognys* Brandt,—краснощекий суслик
23. *C. alaschanicus* Buchner — алашанский суслик

CRICETIDAE - ХОМЯКООБРАЗНЫЕ

24. *Rhombomys opimus* Licht.— большая песчанка
25. *Microtus brandti* Radde — полевка Брандта

CARNIVORA - ХИЩНЫЕ

Canidae — собачьи

26. *Canis aureus* L.—шакал

Felidae — кошачьи

27. *Panthera tigris* L.— тигр

ARTIODACTYLA - ПАРНОКОПЫТНЫЕ

Cervidae — олени

28. *Cervus nippon* Temm.— пятнистый олень
29. *C. elaphus* L.— настоящий, или благородный, олень
30. *Rangifer tarandus* L.- северный олень (домашняя форма)

31. *Saiga tatarica* L.— сайга, или сайгак
32. *Ovis ammon* L.— горный баран (домашняя форма)
33. *Bos mutus* Przew.— як (домашняя форма)
34. *Bos taurus* L.— домашний крупный рогатый скот

Для записи звуковых сигналов в полевых условиях использовали отечественные магнитофоны «Репортер-3», «Орбита-303», «Ритм-Репортер» и венгерский магнитофон «Репортер-5», Микрофоны — D-24 австрийской фирмы AKG и отечественные производственного объединения «ЛОМО» — 82А-5, 82А-9, 82А-11.

Временной анализ фонограмм проводили в основном с использованием фоторегистрации. С выхода магнитофонов «Тембр» или «Маяк-203» сигнал подавали на вход электронного осциллографа С-16 или светолучевого (шлейфового) Н-105. В первом случае осциллограммы снимали на фотопленку при помощи фоторегистратора ФОР-1. В светолучевом осциллографе регистрирующее устройство вмонтировано в сам прибор. В некоторых случаях для временного анализа использовали самописец уровня датской фирмы Bruel and Kjaer, тип 2305, или же временные параметры измеряли по сонограммам.

Описание временных параметров звуковых сигналов включает в нашем случае следующие понятия.

1. Длительность — время от начала до конца звука, не прерываемого паузой.
2. Период следования — время от начала предыдущего звука до начала последующего.
3. Скважность — отношение периода следования к длительности предыдущего звука.
4. Пауза — время от окончания предыдущего звука до начала последующего.
5. Ритмическая организация сигнала — последовательность звуков, образующая характерный временной рисунок, представляющий собой серии, ряды звуков или их комбинации.
6. Серия — последовательность звуков, пауза между которыми не менее чем на порядок превышает паузу до очередной последовательности.
7. Ряд — последовательность звуков, следующих настолько равномерно, что паузы между ними отличаются менее чем на порядок.

Спектральный анализ («определение амплитуд и частот колебаний, входящих в состав сложного сигнала» [Романенко, 1974, с. 101]) проводили с помощью французского анализатора спектра AF-10s/h фирмы Rimov и сонографа 7029А американской фирмы Kay Electric.

Описание частотных параметров звуковых реакций включает в нашем случае следующие понятия.

1. Основная частота — самая низкая частота в сигналах с гар-

монической структурой спектра (так как гармоники находятся в целночисленном отношении с основной частотой, то во многих случаях основную частоту удобнее было определять как разность частот между соседними, наиболее выраженными на сонограммах гармониками).

2. Доминантная частота — частота с максимальной амплитудой в спектре исследуемого сигнала.

3. Частотная модуляция — изменение частоты во времени; кривые частотной модуляции, получаемые на сонограммах, называются в работе «характеристиками частотной модуляции».

4. Спектральные составляющие, частотные компоненты — элементы спектра, имеющие временные и частотные границы.

5. Гармоническая структура спектра — дискретное распределение составляющих по частоте; разность между соседними составляющими (гармониками) равна, как уже говорилось, основной частоте.

6. Шумовой и широкополосный спектры — спектры с негармонической структурой и относительно широким диапазоном частот; граница между понятиями «шумовой» и «широкополосный» спектры в значительной степени неопределенна, во всяком случае, в работах, посвященных описанию звуковых сигналов животных, одну и ту же спектральную картину одни авторы называют «шумовым спектром», другие — «широкополосным».

Все сонограммы получены с применением узкополосных фильтров, которые по сравнению с широкополосными позволяют выявить, более тонкие детали частотной модуляции.

В некоторых случаях характеристики частотной модуляции усреднены по совокупности особей. При усреднении максимальное значение частоты, наблюдаемое в характеристиках частотной модуляции, принимали за единицу, а моменты времени, через которые проходят эти максимумы, — за точку отсчета на временной оси. В другие моменты времени измеряли частоты относительно максимальной. После этого вычисляли средние арифметические относительно значения частот для каждого из выбранных моментов времени. Полученные результаты использовали при Построении усредненных характеристик частотной модуляции. Таким образом, среднее значение частот в каждый из выбранных моментов времени $F(t)$ относительно максимальной частоты F_{max} выражается следующей формулой: $\bar{F}(t) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{F_i}{F_{max}}$, где t — выбранный момент времени, n — число измерений в данный момент времени, F_i — абсолютное значение частоты в данный момент времени, F_{max} — абсолютное значение максимальной частоты на характеристике частотной модуляции. Измерения на сонограммах производили при помощи прозрачного трафарета из оргстекла, выполненного по принципу «миллиметровки», с цифровыми обозначением на осях.

В качестве основных модельных сигналов использовали звуко-

вые реакции, сопровождающие групповое защитное поведение (предупреждающий об опасности сигнал); призывные крики, с помощью которых устанавливается контакт между матерью и детенышем; звуковые реакции, сопровождающие брачное поведение, и групповой вой представителей рода *Canis*.

Отдельные детали записи и анализа звуковых реакций изложены в соответствующих разделах. То же относится и к обсуждению сигнальной значимости звуков, издаваемых млекопитающими. Всюду сохраняются традиционные названия звуковых реакций — «рев», «вой», «рычание» и т. д.

Глава I

ХАРАКТЕР СИТУАТИВНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ АКУСТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТИМУЛЯЦИИ КАК ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изменение мотивационного состояния сопровождается у млекопитающих изменением поведения, в том числе и изменением издаваемых ими звуков, в результате чего образуются ряды звуковых реакций, меняющихся в определенном направлении. В дальнейшем обсуждении эти ряды называются «мотивационно-типологическими градиентами», а сам процесс — «ситуативными изменениями». Причиной ситуативных изменений являются изменения внешних или внутренних раздражителей (стимулов). Глубина дискретности в ряду мотивационно-типологических градиентов у разных видов различна. Это обстоятельство вызывает значительные трудности при обсуждении акустических репертуаров и порождает многочисленные классификационные схемы акустического поведения.

Поскольку центральным моментом мотивационно-типологических градиентов является связь между стимулом и реакцией, то естественно ожидать, что эта связь играет активную роль в процессе эволюции звуковых сигналов. Сущность этого процесса состоит в том, что под действием отбора в меняющейся экологической среде меняется и реактивность животных на стимулы, вызывающие звуковые реакции, а его направленность определяется характером ситуативных изменений. Это исходное положение модели эволюции звуковых сигналов млекопитающих предполагает, что факторами эволюции являются характер ситуативных изменений и экологические особенности стимуляции.

Мотивационно-типологические градиенты звуковых реакций млекопитающих

Явление мотивационно-типологических градиентов наиболее детально исследовала Килей [Kiley 1972]. Килей показала, что большинство звуков, издаваемых домашними копытными, представляют собой типологические континуумы, выражающие «уровни возбуждения» животных или «основные мотивационные состояния». Килей считает, что специфических для определенных ситуаций звуков, по крайней мере, у копытных, ничтожно мало и даже крайние элементы континуумов можно связать переходными формами. В основном звуковые реакции передают информацию не о специфическом состоянии животного, такую, например, как агрессивное или половое состояние, а скорее об уровне интереса животного к стимулу, что является отражением основного мотивационного уровня возбуждения животного. По мнению Килей, одно из главных состояний, вызывающих и усиливающих звуковые реакции, это состояние фрустрации, «когда животное чего-то хочет, чего-то ждет или не может чем-то завладеть». Занимая крайнюю позицию в концепции континуальности, Килей все-таки допускает возможность «ритуализированных» вокальных демонстраций (к ним она относит, например, брачные крики оленей), но при этом делает существенное замечание, связывая ритуалы с мотивационными градиентами. Она считает, что должна иметь место ритуализация криков, но без отрыва от первоначальной причины. Понимая под последней связь признаков сигнала с уровнями возбуждения животных. Аналогичную точку зрения на континуальность занимает Фури [Fourie, 1977]. В акустическом репертуаре капских даманов (*Procavia capensis*) Фури обнаружил множество звуков с промежуточными признаками. Поэтому, считает Фури, все звуки, как промежуточные, так и с определенными признаками, образуют часть континуума, основанного на смещении уровня возбуждения, переживаемого животными. Однако Фури делает серьезную оговорку, заметив, что изменение уровня возбуждения не обязательно влечет за собой все возможные типологические переходы звуков.

Ленер [Lehner, 1978] в ряду звуковых реакций койотов (*Canis latrans*) установил соответствие типологического континуума градиенту состояний, которое он назвал интенсивностью коммуникации. По его мнению, интенсивность коммуникации является, вероятно, синонимом понятий Килей [Kiley, 1972] «уровень возбуждения». При этом Ленер замечает, что интенсивность коммуникации может быть изменена количественно (амплитуда и частота) или качественно (тип вокализации). Это очень важное замечание Ленера необходимо подчеркнуть, поскольку именно качественные изменения в динамике коммуникативного процесса нарушают типологическую непрерывность звуковых реакций и создают необходимую глубину дискретности, позволяя выделить в

акустическом репертуаре млекопитающих определенное число «сигналов».

Аналогичный принцип положен также в «мотивационно-структурные правила» Мортон [Morton, 1977]. Он считает, что у животных существуют основные мотивационные состояния, которые выражаются некоторыми общими для всех видов признаками. В «поведенческом спектре» Мортон выделил «конечные точки» — «враждебность» и «дружелюбие». Первые выражаются резкими широкополосными звуками, вторые — звуками чистыми и относительно более высокочастотными. При этом Мортон замечает, что отбором поддерживаются и различные градации между крайними типами звуков. Автор «мотивационно-структурных правил» ограничивает их распространение близкими контактами, когда животные, по его выражению, находятся «лицом к лицу». При увеличении дальности передачи акустической информации появляются новые задачи, требующие повышения помехозащищенности, что приводит к исключению из правил. По мнению Мортон, низкие звуки обладают репеллентным действием, так как исходно свойственны крупным животным, а высокочастотные, напротив, привлекающим, поскольку они типичны для детенышей и действуют подобно характерному облику молодых животных.

Существенную деталь в представлении о мотивационно-типологических градиентах внес Айзенберг [Eisenberg, 1974], исследуя звуковые реакции дикобразоподобных [Hystricomorpha]. Этот автор пришел к заключению, что репертуар звуковых сигналов этих млекопитающих представлен двумя системами. Первая основана на трех - четырех главных структурных типах и отражает три основных «настроения». Вторая, представляющая ряды промежуточных «подтипов», является «индикатором возбуждения», отражая мотивационные уровни источника. В дальнейшем Айзенберг с соавторами [Eisenberg et al., 1975] развил эти представления на примере акустического репертуара тасманийского дьявола (*Sarcophilus barrisii*) и некоторых других сумчатых. Они соглашались с Килей [Kiley, 1972], что признаки сигнала отражают уровень возбуждения источника, но добавляют, что типологический континуум может быть разорван на «функциональные классы», каждому из которых соответствуют основные признаки, а уже внутри их возможны изменения, отражающие уровень возбуждения животного. В акустическом репертуаре тасманийского дьявола они выделили четыре основных «словых» типа: тональный, смешанный, щелчковый и шумовой. Каждый тип используется в определенном поведенческом контексте, но внутри типов признаки континуально варьируют.

Представление о дискретности функциональных классов и континуальности внутри их в настоящее время доминирует в литературе. Подобная модель развивается сейчас многими авторами на примере звуковой сигнализации различных млекопитающих.

Например, Болдуины [Baldwin, Baldwin, 1976] вокальный репертуар колумбийских ревунов (*Alouatta palliata*) разбивают на

5-6 групп называя их основными семьями. Основные семьи связаны между собой переходами, но глубина типологической дискретности между ними выше, чем внутри их.

Шот [Schott, 1975] объединил 52 звуковых типа из репертуара беличьих саймири (*Saimiri sciureus*) в 6 звуковых групп, и, хотя между группами существуют переходы, тем не менее подобная классификация стала возможной благодаря именно различной глубине дискретности между группами и внутри их.

Сходную классификационную модель предлагает и Смит [Smith, 1980] для звуков, издаваемых коала (*Phascolarctos cinereus*). Звуки коала распадаются на два основных ряда: хорошо структурированные, с четко выраженными основными частотами и гармониками, и плохо структурированные, в которых большое число частот сливается в общий шум. Внутри рядов, по мнению Смита, типологические варианты континуальны и отражают различные уровни возбуждения, но между рядами — дискретны и отражают природу стимула.

На основе подобных классификационных моделей Юргенс [Jurgens, 1979] экспериментально показал, что типологические градиенты внутри групп отражают изменения более общих мотивационных состояний. Типологические комплексы Юргенс называет классами. В этом эксперименте Юргенс использовал вызванную вокализацию. Беличьи саймири производили самостимуляцию, раздражая и мозг электрическим током. Оказалось, что раздражение одной группы нейронов вызывает звуки любого из пяти классов, но животные предпочитали стимулировать различные участки мозга с разной вероятностью, вызывая тем самым различные типы звуков внутри классов. Эти типы Юргенс назвал эмоциональными индикаторами. Они отражают пять условно выделенных эмоциональных состояний, от очень неприятного до очень приятного, соответствующих пяти классам (через 20%) вероятности самостимулирования. Юргенс, таким образом, экспериментально продемонстрировал существование двух взаимосвязанных нервных механизмов. Один из них контролирует более общие, генерализованные реакции — уровень мотиваций, а второй — более специализированные — характер мотиваций. Различные классификационные модели, сочетающие в себе оба принципа — дискретность и континуальность, разработаны в настоящее время для многих видов. Принципиально они мало различаются между собой, а их частные аспекты касаются, в основном деталей терминологии или отражают видовую специфику коммуникативного поведения изучаемых форм [Лисицына, 1973, 1979, 1980; Гольцман и др., 1977; Arvola et al., 1962; Horwich, 1972; Brooks, Banks, 1973; Coulon, 1973; Farentinos, 1974; Barnett, Stewart, 1975; Moody, Menzel, 1976; Tembrock, 1976; Klingholz, Meynhardt, 1979; Klingholz et al., 1979; Winter, Rothe, 1979; Kleese, Hull, 1980; Watts, 1980; Cleveland, Snowdon, 1981].

Наиболее общий вывод, который доминирует в современной литературе, состоит в том, что изменение уровня мотивации (по

другой терминологии — уровня возбуждения) сопровождается изменением параметров звуковых сигналов (частоты, длительности, ритмической организации и т. д.). При этом закономерное изменение стимулов вызывает закономерное изменение звуковых реакций, что выражается в характере ситуативных изменений. Характер ситуативных изменений в различных звуковых сигналах проявляется по-разному. Например, увеличение опасности сопровождается сокращением периодов следования в предупреждающем об опасности сигнале, а разъединение самки и детеныша вызывает увеличение длительности в призывных криках, с помощью которых поддерживается акустический контакт между родственными особями.

Особенности стимуляции зависят, в свою очередь, от экологических условий, которые включают как факторы среды, так и структуру популяций. Так, предупреждение об опасности связано с обзорностью ландшафта, поэтому на данную форму поведения влияют рельеф местности, растительный покров и прочие факторы, от которых зависит своевременное обнаружение хищников, вызывающих данную звуковую реакцию. С другой стороны, контакт между родственными особями сильно зависит от структуры популяций. Например, у многих видов копытных и ластоногих акустическая связь между матерью и детенышем осуществляется в больших скоплениях животных. В зависимости от величины и плотности скоплений и от полового или возрастного состава популяции, т. е. в зависимости от ее структуры, родственные особи будут испытывать различные затруднения в общении. Причем у каждого вида или подвида существуют характерные для них экологические особенности, которые с наибольшей вероятностью влияют на стимуляцию. Как будет показано ниже, в результате этого влияния формируются экологические типы звуковых сигналов, что составляет одно из направлений в их эволюции. Центральным моментом данного направления является то, что формирование экологических типов звуковых сигналов происходит в соответствии с характером ситуативных изменений.

С характером ситуативных изменений связано и другое направление в эволюции звуковых сигналов млекопитающих — углубление дискретности в рядах звуковых реакций, представляющих исходно мотивационно-типологический континуум.

Ниже рассмотрены конкретные примеры ситуативных изменений и показана связь характера ситуативных изменений с обоими направлениями в эволюции звуковых сигналов: формирование экологических типов и углубление дискретности в рядах звуковых реакций.

Характер ситуативных изменений предупреждающего об опасности сигнала

Звуковое предупреждение об опасности как форма группового защитного поведения широко развито в экологической группе дневных грызунов открытых пространств. Данная группа объединяет виды, населяющие пустынно-степные биотопы и открытые биотопы гор. Все они активны в светлое время суток. Сюда входят наземные беличьи (*Marmotinae*), африканские земляные белки (*Xerinae*), горные вискачи (*Lagidium*, *Chinchilidae*), гундиевые (*Ctenodactylidae*), некоторые песчанки и полевки (*Cricetidae*), в частности большая песчанка (*Rhombomys opimus*) и полевка Брандта (*Microtus brandti*). Подобная форма поведения параллельно сформировалась и в отряде зайцеобразных (*Lagomorpha*) у пищух (*Ochotona*).

Открытые пространства обеспечивают животным хороший Обзор местности и, таким образом, зрительное обнаружение опасности на большом расстоянии. Вероятность обнаружения повышается благодаря высокой плотности популяций, характерной для представителей перечисленных групп, а обеспеченность укрытиями (норами или камнями) позволяет в присутствии хищника подавать сигнал, который длится иногда десятки минут, из безопасного места и своевременно уходить от опасности.

Перечисленные особенности биологии параллельно привели различные виды грызунов и зайцеобразных к развитию поведения, направленного на повышение групповой бдительности без значительного временного ущерба для других форм активности. Последнее имеет для них исключительное значение, так как большинство видов данной экологической группы в период наибольшей активности либо длительно кормятся вне норы, готовясь к зимней спячке, либо запасают корм на зиму. Как среди грызунов, так и среди зайцеобразных животные, заметившие опасность, подают звуковой сигнал около укрытия, реже на бегу к нему. Услышав сигнал, соседи прерывают предшествующую активность и хотя бы на короткое время настораживаются. Иногда зверьки (чаще это молодые особи) скрываются в норах. Основная функция сигнала состоит именно в предупреждении об опасности, так как дальнейшее поведение реципиента разнообразно и зависит от различных причин [Никольский, 1970, 1980a], в частности от его положения относительно укрытия. Так, на рис. 1 [Никольский, 1980a] показаны основные формы реагирования больших песчанок на трансляцию магнитной записи конспецифического предупреждающего сигнала через громкоговоритель. Сигнал вызывает настораживание в позе столбиком, уход в нору, выход из норы, с последующим настораживанием в норовом отверстии, или же подбегание с периферии норы к ее центру. В небольшом числе случаев (4%) видимая реакция отсутствует. Характерно, что сигнал вызывает у реципиента двигательную реакцию и не вызывает звуковой, если источник

опасности не обнаружен им зрительно. Это подтверждается не только данными экспериментов, но также многочисленными наблюдениями за поведением других видов и аналогичными экспериментами Сомерса [Somers, 1973], изучавшего поведение пищух (*Ochotona princeps*), и Легара и Оуингса [Leger, Owings, 1978], изучавших поведение калифорнийских сусликов (*Spermophilus beecheyi*).

Происхождение данной формы защитного поведения связано, скорее всего, с двумя противоположными стремлениями — исследованием и бегством [Никольский, 1970], что подтверждается динамикой двигательных и звуковых реакций. Весь спектр мотивационных состояний источника сигнала вполне определенно выражают позы животных при изменении стимула. Так, на рис. 2 показано изменение двигательных реакций у степного сурка при нарастании опасности.

Существенно, что и на заключительных стадиях поведенческого ряда зверек продолжает подавать звуковой сигнал — уходит в нору с криком. Следует заметить, что для большинства видов в критической ситуации очень характерна бурная, аффективная реакция ухода в укрытие с криком. Стремительное бегство в большинстве случаев сопровождается звуковой реакцией, которая, таким образом, является составным элементом общей реакции бегства. Причем особенно характерна эта реакция для менее специализированных (в отношении группового защитного поведения) видов, таких, например, как большая песчанка, полевка Брандта, пищухи.

Н. А. Формозов [1981] построил аналогичный рассмотренному поведенческий ряд для пищух. В отличие от грызунов пищухи не встают столбиком, но вместо этой позы, расширяющей обзор, взбираются на возвышающиеся предметы, обычно на камни, так как большинство из них населяют каменистые биотопы. Даурская пищуха, обитающая в основном на более выровненных, хорошо задернованных склонах, взбирается на выбросы около норовых отверстий, на старые стожки, помет лошадей и даже на крупные грибы дождевики.

Для полного ряда ситуативных изменений реакции на опасность характерно, что он состоит из двух основных этапов. На первом этапе, который можно назвать исследовательским, звуковая реакция отсутствует, но обычны различные уровни исследовательской активности. На втором этапе, который можно назвать сигнальным, подается звуковой сигнал и одновременно животные демонстрируют различные уровни стремления к бегству. На основании этого можно предположить, что звуковое предупреждение об опасности генетически связано как с исследовательской активностью (поза столбиком у грызунов и взбирание пищух на возвышенные предметы), так и с реакцией бегства, характерным элементом которой в ее наиболее выраженной форме является звуковая реакция.

Однако изменение стимула сопровождается не только изменением двигательных реакций и присутствием или отсутствием зву-

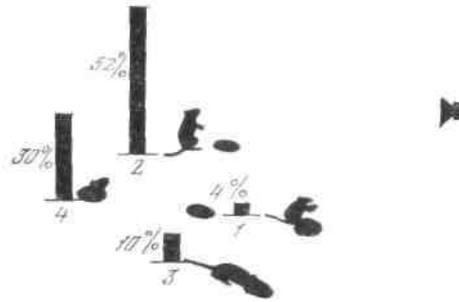
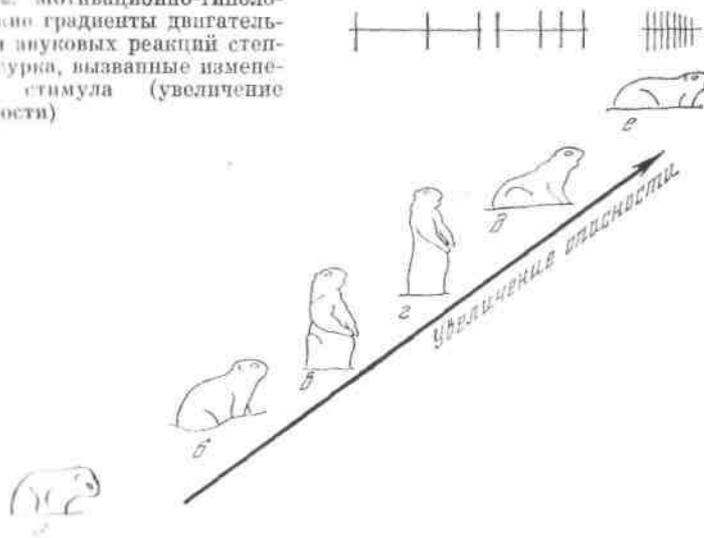


Рис.1 Реакция больших песчанок на трансляцию магнитной записи конспецифического предупреждающего об

1- отсутствие видимой реакции; 2 — настораживание в позе столбиком; 3 — уход в нору; 4 — выход из норы с последующим настораживанием в норовом отверстии; 5 - подбегание с периферии норы к ее центру. Высота столбиков означает частоту реагирования в процентах

Рис. 2. Мотивационно-типологические градиенты двигательных и звуковых реакций степного сурика, вызванные изменением стимула (увеличение опасности)



a - опасность (наблюдатель) не обнаружена; *б* — опасность обнаружена, но источник опасности на большом расстоянии от животного; *в* — наблюдатель приближается, возрастает исследовательская реакция; *г* — исследовательская реакция, достигает кульминационной фазы, сменяется собственно предупреждением об опасности (звуковая реакция); *д* — дальнейшее поведение стимула становится угрожающим для источника сигнала (наблюдатель продолжает приближаться); *е* — поведение стимула становится критическим для безопасности источника сигнала.

В верхней части рисунка показано изменение ритмической организации сигнала в стадиях *г*, *д* и *е*

ковой, но и изменением последней, причем особенно заметно меняются периоды следования.

Предупреждающий об опасности сигнал у всех видов грызунов и зайцеобразных, имеющих его, состоит из коротких звуков, организованных во временные последовательности. Длительность одного звука (далее — импульса) обычно не превышает 200 мс и редко достигает 500 мс. У некоторых видов она изменяется десятками миллисекунд. Периоды следования колеблются в широких пределах — от десятков миллисекунд до десятков секунд. В очень широких пределах варьирует число импульсов, что зависит в основном от характера и поведения стимула.

На рис. 2 показана динамика не только двигательных, но и звуковых реакций степного сурка. В наиболее характерной для предупреждения об опасности стадии, на границе обоих стремлений (исследования и бегства), импульсы следуют особенно медленно, в данном случае с периодом в несколько секунд (рис. 2, *а*). По мере увеличения опасности, что выражается в стремлении животного к бегству (рис. 2, *б*), первоначальная ритмическая организация нарушается, появляется тенденция к сокращению периодов следования и образованию коротких серий, состоящих из двух-трех импульсов. И, наконец, бегство (рис. 2, *в*) сопровождается серией быстро следующих один за другим звуков. В обычных условиях удается наблюдать только отдельные уровни мотивационно-типологических градиентов, конкретное выражение которых зависит от конкретных условий стимуляции и от индивидуальных особенностей реактивности животных на предъявляемый стимул. Полный или близкий к полному «ряд ситуативных изменений можно вызвать, постепенно изменяя величину стимула, как в нашем примере.

Как следует из рассмотренного примера, характер ситуативных изменений данной звуковой реакции проявляется у степного сурка в сокращении периодов следования. Та же закономерность динамики поведенческого ряда свойственна и другим видам, что подтверждается как наблюдениями различных авторов, так и нашими экспериментами в полевых условиях. На изменение периодов следования предупреждающего об опасности сигнала обращали внимание и раньше. Так, Кинг [King, 1955] был свидетелем того, как чернохвостая луговая собачка (*Cynomys ludovicianus*) увеличивала частоту и интенсивность своего лая (имеется в виду частота следования), когда наблюдатель двигался. По наблюдениям Уаринга [Waring, 1970], самые короткие интервалы отмечены в предупреждающем об опасности сигнале чернохвостых луговых собачек в случаях неожиданного или близкого приближения опасности, а в сигнале луговых собачек Гуннисона (*C. gunnisoni*) — при крайней опасности. Смит с соавторами [Smith et al., 1977], обсуждая репертуар звуков, издаваемых чернохвостыми луговыми собачками, обратили внимание на то, что интервал между последующими лаями изменчив: он обычно уменьшается, когда ситуация становится особенно напряженной. Например, если особь лает

из норы, когда к ней приближается источник беспокойства, то интервал уменьшается по мере того, как сокращается расстояние. У колумбийского суслика (*Citellus columbianus*), если опасность продолжается, крик становится громче и настойчивее, пока суслик молнией не скроется в норе; его звуки, стертые на конце, переходят в пронзительный визг [Manville, 1959]. В другом месте, описывая сигнал данного вида, Менвилл указал, что звуки следуют с интервалами в несколько секунд. Таким образом, при увеличении опасности происходит увеличение частоты следования (или что одно и то же, сокращение периодов следования) импульсов, вплоть до их полного (на слух) слияния. В. И. Капитонов и Ю. С. Лобачев [1964] наблюдали сокращение периодов следования в сигнале сурка Мензбира: чем ближе и неожиданней появлялась опасность, тем короче становился звук и чаще следовали одно за другим его повторения. У желтобрюхого сурка (*Marmota flaviventris*), если стимул уменьшается или имеет место привыкание, интервалы увеличиваются, а если стимул возрастает, интервалы сокращаются [Waring, 1966]. Ниже на примере предупреждающего об опасности сигнала различных видов показано количественное изменение периодов следования, вызванное изменением стимулов. Во всех случаях звуковую реакцию провоцировал наблюдатель, либо стоящий на разных расстояниях от животных, либо приближающийся к ним, либо совершающий резкие движения. Таким образом, критерием увеличения стимула является сокращение расстояния между наблюдателем и животным или движение, направленное к животному. В эксперименте использованы представители двух отрядов (грызунов и зайцеобразных), трех семейств (беличьих, хомякообразных и пищух), пяти родов (сусликов, сурков, полевок, больших песчанок и пищух) и девяти видов, перечисленных ниже. Как уже говорилось выше, временная организация сигнала у разных видов различна, причем это относится, прежде всего, к верхним периодам следования и к их модальным значениям, так как нижние пределы, соответствующие максимальным значениям стимула, у разных видов различаются не сильно и зависят в основном от абсолютных значений длительности импульсов. Поэтому, чем больше верхние пределы и модальные значения периодов следования, тем больше диапазон ситуативных изменений, достигающий в сигнале некоторых видов нескольких порядков. На рис. 3—6 показаны гистограммы распределения периодов следования импульсов в сигналах степного и серого сурков, краснощекого суслика и полевки Брандта. Животные подавали сигнал в ответ на неподвижно стоящего, на разных расстояниях от них, наблюдателя. Во всех случаях периоды следования на верхних соответствуют меньшей величине стимула, меньшей опасности, чем на нижних (они заштрихованы).

Степной сурок. Сигнал записан в Байбаковом заповеднике Ворошиловградской обл. Использованы записи сигнала десяти особей, по пять для каждой ситуации. Первая группа записей (уме-

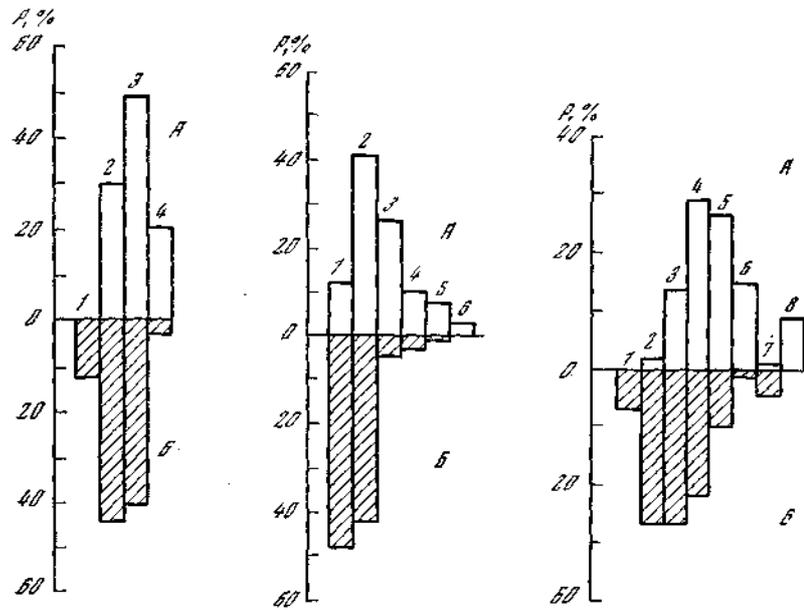


Рис. 3. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала степного сурка

Расстояние до наблюдателя: А — более 100 м; Б — менее 100 м. Классовые интервалы периодов следования: 1 — меньше 2 с; 2 — 2,1—4 с; 3 — 4,1—6 с; 4 — более 6 с

Рис. 4. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала серого сурка

А — до наблюдателя более 100 м; Б — до наблюдателя 10—50 м. Классовые интервалы периодов следования: 1 — менее 1 с; 2 — 1,1—2 с; 3 — 2,1—3 с; 4 — 3,1—4 с; 5 — 4,1—5 с; 6 — более 6 с

Рис. 5. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала краснощекого суслика

А — до наблюдателя 20—40 м; Б — до наблюдателя менее 15 м. Классовые интервалы периодов следования: 1 — менее 2 с; 2 — 2,1—4 с; 3 — 4,1—6 с; 4 — 6,1—8 с; 5 — 8,1—10 с; 6 — 10,1—12 с; 7 — 12,1—14 с; 8 — более 14 с

ренная опасность) получена на расстоянии от 120 до 200 м. Вторая группа записей (значительная опасность) — на расстоянии от 20 до 100 м. Сигнал степного сурка представляет собой обычно ряды импульсов, следующих с периодом в несколько секунд. Все распределение периодов следования разбито на четыре класса, с классовым интервалом, равным 2 с. Распределение выражено в процентах. За 100% принята общая сумма периодов следования для каждой из двух ситуаций отдельно. (Во всех последующих примерах использована аналогичная методика. Классовые интервалы подобраны в каждом отдельном случае в соответствии с кон-

кретными абсолютными значениями периодов следования.) Уменьшение расстояния до источника опасности (до наблюдателя), т. е. увеличение стимула, сопровождается сокращением периодов следования импульсов (рис. 3). Если наблюдатель находится на расстоянии более 100 м от сурка, то в сигнале преобладают периоды от 4 до 6 с. Если же расстояние меньше 100 м, то модальное значение периодов следования сокращается до 2—4 с (смещение гистограммы влево).

Серый сурок. Сигнал записан в Каркаралинском районе Карагандинской области. Используются записи сигнала 28 особей, по 14 для каждой ситуации. Первая группа записей (умеренная опасность) получена на расстоянии более 100 м. Вторая группа (значительная опасность) — на расстоянии 10—15 м до наблюдателя. Ниже будет показано, что ритмическая организация предупреждающего об опасности сигнала серого сурка подвержена значительной географической изменчивости. В сигнале же данной популяции преобладают периоды следования около 2 с. Но и здесь ритмическая организация подвержена вполне определенным ситуативным изменениям (рис. 4). При уменьшении опасности, когда наблюдатель находится на расстоянии более 100 м от сурков, преобладают периоды, равные 1—3 с, если же опасность увеличивается, наблюдатель находится на расстоянии значительно меньше 100 м, периоды следования импульсов уменьшаются. В основном они менее 1 с, а все распределение периодов следования в этом случае практически не превышает 2 с. То есть, подобно степному сурку, серый сурок реагирует на увеличение опасности сокращением периодов следования.

Краснощекий суслик. Сигнал этого вида записан в Джезказганской обл., в окрестностях пос. Босага. Для него характерны одиночные импульсы, обычно следующие с периодом 2—10 с. Используются записи 27 особей. Девять — на расстоянии менее 15 м (значительная опасность) и 18—на расстоянии 20—40 м (умеренная опасность). В случае умеренной опасности, когда наблюдатель находится на большем расстоянии от сусликов, сигнал состоит из импульсов, следующих в основном с периодами 6—10 с (рис. 5). Если же наблюдатель оказывается на расстоянии менее 15 м от грызунов, то периоды следования импульсов резко сокращаются до 2 - 6 с, т. е. почти в 2 раза. Кроме того, при увеличении опасности сигнал краснощеких сусликов, подобно сигналу сурков, имеет тенденцию к формированию серий импульсов, внутри которых периоды следования примерно на порядок меньше самих серий. Серии обычно состоят из 2—3 импульсов и очень редко из 4—5. Серии обнаружены в сигналах 10 из 27 особей. Причем в девяти из десяти этих случаев сигнал записан при значительной опасности (расстояние до наблюдателя менее 15 м) и только в одном — при умеренной (расстояние 30 м). Так что характер ситуативных изменений предупреждающего сигнала краснощекого суслика качественно не отличается от характера ситуативных изменений сигнала сурков.

Полевка Брандта. Сигнал полевки Брандта записан в Борзенском районе Читинской области и на территории Монголии. Сигнал состоит из рядов коротких, быстро следующих импульсов. Периоды следования не превышают обычно 300 мс. Использованы записи сигнала 40 особей. Сигнал 24 полевок записан на расстоянии от 2 до 10 м (значительная опасность). Во многих случаях полевки не выдерживали близкого присутствия наблюдателя и с криком уходили в нору. Сигнал 16 зверьков записан на расстоянии 15—20 м (умеренная опасность). В этих случаях грызуны если и прекращали звуковую реакцию, то оставались на поверхности норы, продолжая прерванную активность. Когда наблюдатель находится на большом расстоянии от полевок, сигнал состоит из импульсов, следующих в основном с периодами 180—220 мс, но если расстояние сокращается до 10—2 м и полевки скрываются с криком в норах, периоды следования уменьшаются до 100—180 мс (рис.6).

Северная пищуха. Сигнал этого вида зайцеобразных записан в Магаданской области, на п-ове Чукотка в окрестностях пос. Янракиннот и на о-ве Аракамчен. Сигнал состоит из отдельных импульсов, следующих с периодом в несколько секунд, но иногда организован и в короткие серии. Использованы записи 45 особей. Сигнал 33 пищух записан на расстоянии 11—20 м от наблюдателя (значительная опасность). Сигнал 12 особей — на расстоянии более 21 м (умеренная опасность). Гистограммы распределения периодов следования показаны на рис. 7. Наблюдатель находится на расстоянии более 21 м, импульсы следуют обычно с периодом 2—6 с, если же наблюдатель приближается до 20—11 м, то частота следования возрастает, а периоды следования сокращаются до менее чем 4 с, т. е. сигнал пищух отличается тем же характером ситуативных изменений, что и сигнал грызунов: увеличение стимула (опасности) приводит к сокращению периодов следования импульсов.

Как уже говорилось, в качестве другого стимула «значительной опасности» использовали движение наблюдателя по направлению к источнику сигнала или же резкое движение и неожиданное появление наблюдателя на близком расстоянии от грызунов. С предъявлением подобных стимулов записаны сигналы красного и степного сурков, малого и реликтового сусликов и большой песчанки.

Красный сурок. В этом случае значительную и умеренную опасность имитировали, используя особенности рельефа гор, населенных красными сурками. Запись проводили в поселениях сурков, расположенных по долинам, примыкающим к долине р. Гульча (северные склоны Алтайского хребта). Рельеф здесь равномерно расчленен невысокими гребнями, спускающимися в долины. В подножиях почти всех таких гребней и размещались норы сурков. Умеренную опасность имитировали, медленно приближаясь к сурку с расстояния нескольких десятков метров. Для имитации значительной опасности наблюдатель прятался с одной стороны

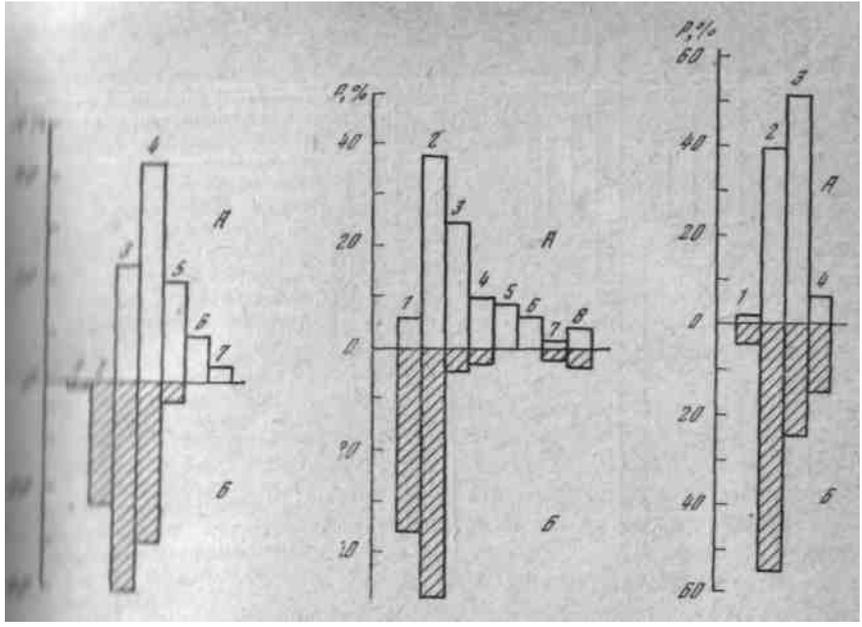


Рис.: Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта

А - до наблюдателя 15—20 м; Б—до наблюдателя менее 10 м, крик сопровождается уходом в нору. Классовые интервалы периодов следования: 1—менее 100 мс; 2 - 101-140 мс; 3 — 141—180 мс; 4 —181—220 мс; 5 — 221—260 мс; 6 — 261—300 мс; 6 - 301-340 мс

Рис.7. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала северной пищухи А - до наблюдателя более 21 м; Б —до наблюдателя 11—20 м. Классовые интервалы периодов следования: 1— менее 2 с; 2 — 2,1—4 с; 3 — 4,1—6 С; 4 — 6,1—8 с; 5 8,1 - 10 с; 6 - 10,1—12 с; 7 — 12,1—14 с; 8 — более 14 с

Рис.8 Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала красного сурка

А наблюдатель стоит на расстоянии нескольких десятков метров от сурков; Б — наблюдатель неожиданно появляется на расстоянии 10 м от сурков. Классовые интервалы периодов следования: 1 — менее 200 мс; 2 — 210—300 мс; 3 — 310—400 мс; 4 - более 400 мс

гребня так, чтобы сурки, находящиеся по другую сторону, не обнаружили его. Затем он неожиданно для сурков появлялся на расстоянии около 10 м от них. Всего таким образом получено 14 записей, по 7 для каждой ситуации. Сигнал красного сурка представляет собой серии быстро следующих импульсов, с периодом следования редко превышающим 400 мс. Результаты представлены на рис.8. Если наблюдатель медленно с большого расстояния приближается к суркам, то в сигнале преобладают периоды следования, равные 300-400 мс. Если же наблюдатель появляется перед сурками на неожиданно близком расстоянии, то частота следова-

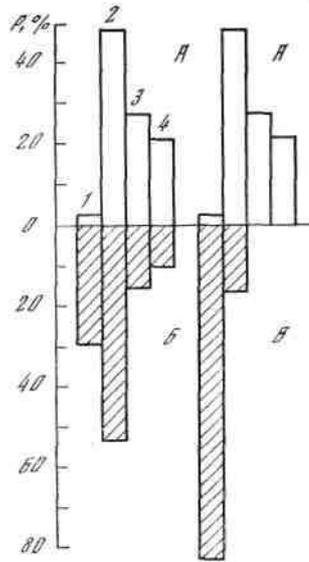


Рис. 9. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала степного сурка. *A* — наблюдатель неподвижно стоит на расстоянии нескольких десятков метров от сурков; *B* — наблюдатель медленно приближается к суркам; *B* — наблюдатель быстро приближается к суркам. Классовые интервалы периодов следования: 1 — менее 2 с; 2 — 2,1—4 с; 3 — 4,1—6 с; 4 — более 6 с

Рис. 10. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала малого суслика. *A* — наблюдатель стоит неподвижно на расстоянии 15—20 м от сусликов; *B* — наблюдатель медленно приближается к сусликам. Классовые интервалы периодов следования: 1 — менее 120 мс; 2 — 121—140 мс; 3 — 141—160 мс; 4 — более 160 мс

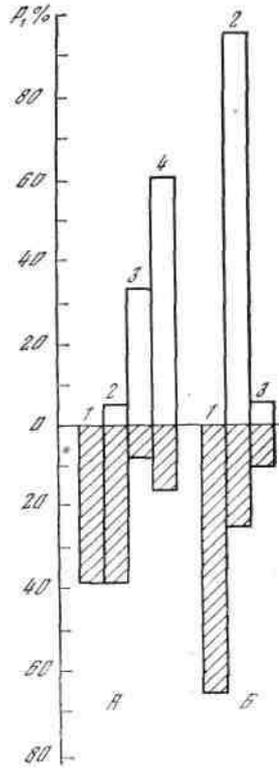


Рис. 11. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала реликтового суслика. Две особи (*A*, *B*). В обоих случаях незаштрихованные столбики означают, что наблюдатель неподвижно сидит за 20 м от сусликов. Заштрихованные гистограммы: *A* — наблюдатель медленно встал и медленно пошел к суслику; *B* — наблюдатель встал резко. Классовые интервалы периодов следования: 1 — менее 2 с; 2 — 2,1—4 с; 3 — 4,1—6 с; 4 — более 6 с

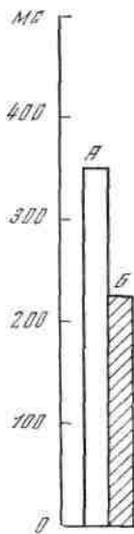


Рис. 12. Влияние величины стимула на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки. *A* — средняя периодов следования в звуковой реакции на наблюдателя, неподвижно стоящего в 15 м от зверьков; *B* — то же, в ответ на резкое движение наблюдателя (песчанки в этом случае с криком уходят в нору)

ния увеличивается, а периоды следования сокращаются до 200—300 мс.

Степной сурок. Сигнал записан в Ворошиловградской обл., в Байбаковом заповеднике. Умеренную опасность имитировал наблюдатель, неподвижно стоявший на расстоянии нескольких десятков метров от сурков, значительную опасность — наблюдатель, не быстро приближавшийся к суркам с этого расстояния. В обоих случаях использованы записи сигнала семи особей. И, наконец, крайнюю опасность имитировали быстрым приближением наблюдателя к суркам, что заставляло их с криком скрываться в норах. Для этого случая получены записи четырех особей (рис. 9). Если наблюдатель стоял неподвижно на расстоянии нескольких десятков метров, импульсы следовали с периодами 2—4 с и более. Если податель не быстро приближался к суркам, периоды следования сокращались. Из них 25% равны не менее чем 2 с, хотя преобладают все-таки, как и при умеренной опасности, периоды в 2-4 с. В случае крайней опасности, когда сурки с криками скрывались в норах, периоды следования импульсов резко сокращались. В основном они менее 2 с и не превышают 4 с. В данном случае, следовательно, трем уровням предъявляемого стимула соответствуют три уровня мотивационно-типологических градиентов, с уже известным характером ситуативных изменений: увеличение опасности приводит к сокращению периодов следования.

Малый суслик. Сигнал записан в Светлинском районе Оренбургской области. Сигнал представляет собой серии быстро следующих импульсов. Период следования обычно не превышает 150 мс. Использованы записи 12 особей, по 6 для каждой ситуации. Умеренную опасность имитировал наблюдатель, неподвижно стоявший на расстоянии 15—20 м от сусликов. Для имитации значительной опасности наблюдатель не быстро приближался к сусликам. При этом в случае умеренной опасности импульсы следуют в основном с периодами 120—160 мс (рис. 10). При увеличении опасности, когда наблюдатель начинал приближаться к сусликам, периоды сокращались до 50—120 мс.

Реликтовый суслик. Поскольку материал в данном случае малочислен, мы сочли возможным представить результаты отдельно по двум особям. Сигнал записан в УзССР (Кураминский хребет, Ангренское плато). Сигнал представляет собой ряды импульсов, следующих с периодами в несколько секунд (рис. 11). Умеренную опасность имитировал наблюдатель, неподвижно стоявший на расстоянии 20 м от суслика, значительную — наблюдатель, медленно вставший и не быстро пошедший к суслику (в одном случае, левая гистограмма), и наблюдатель, вставший резко (правая гистограмма). В обоих случаях увеличения стимула привело к сокращению периодов следования импульсов не менее чем в два раза.

Большая песчанка. Для большой песчанки особенно характерна бурная реакция ухода в нору с серией из 2—4 импульсов в ответ на резкое движение наблюдателя на небольшом расстоянии от зверька, Учитывая эту особенность, мы в данном случае исполь-

зовали для анализа ситуативных изменений не распределение периодов следования, а их среднее значение. Чтобы вызвать «спокойный» сигнал, наблюдатель стоял неподвижно на расстоянии около 10 м от песчанок. Для этой ситуации использованы записи 12 особей. Уход в нору провоцировали резким взмахом руки. Всего проанализировано 17 серий звуков, сопровождающих уход песчанок в нору. При умеренной опасности, когда наблюдатель стоит неподвижно, периоды следования равны в среднем 350 мс (рис. 12). В случае крайней опасности, когда песчанки в ответ на резкое движение с криком скрываются в норах, периоды следования сокращаются до 250 мс.

Итак, характер ситуативных изменений предупреждающего об опасности сигнала проявляется в закономерном изменении периодов следования — увеличение опасности вызывает их сокращение. Причем один и тот же характер ситуативных изменений свойствен функционально идентичному сигналу у различных видов, принадлежащих не только к разным родам и семействам, но и к разным отрядам. Столь широкие параллелизмы являются, по нашему мнению, подтверждением того, что один и тот же сигнал развивается у разных видов на общей мотивационной основе и служат косвенным подтверждением гомологии в реактивности животных на те или иные стимулы и их изменения. В дальнейшем изучение динамики поведения может способствовать установлению мотивационной общности между различными поведенческими реакциями или же между идентичными реакциями у разных видов.

Экологические особенности стимуляции как фактор эволюции предупреждающего об опасности сигнала

Как уже говорилось, звуковое предупреждение об опасности связано у грызунов с обитанием в открытых пространствах, которые благодаря хорошему обзору позволяют визуально обнаруживать врагов на большом расстоянии. На обзорность ландшафтов отрицательно влияют расчлененность рельефа, крупные камни, выбросы из нор, растительность и т. д. В разных биотопах эти мешающие факторы выражены по-разному. В результате в каждом из них складываются конкретные экологические условия, влияющие на стимуляцию. Но поскольку реактивность животных на стимулы, вызывающие звуковое предупреждение об опасности, связана с обзорностью, то можно ожидать, что изменения в обзорности повлекут за собой и изменения в реактивности, а значит, и изменения в структуре сигнала. О возможном направлении изменчивости сигнала можно судить по характеру ситуативных изменений, который в данном случае проявляется в изменении периодов следования. Поэтому и экологические факторы, контролирующие стимуляцию, вероятнее всего, будут влиять на временную организацию звукового сигнала.

Изменчивость предупреждающего об опасности сигнала под влиянием экологических особенностей рассмотрена ниже на двух

примерах: (1) на примере влияния вертикального расчленения рельефа местности на временную организацию сигнала сурков и (2) на примере влияния более мелких элементов ландшафта, таких, как крупные камни или растительность, также ухудшающих его обзорность, на временную организацию сигнала пищух. Ранее было показано, что на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала сурков влияет вертикальное расчленение рельефа [Никольский, 1974, 1976]. Биотопы сурков отличаются большим разнообразием, что связано с широким распространением рода *Marmota*. В пределах своего обширного ареала сурки населяют как равнины, поднятые лишь на несколько метров над уровнем моря, так и самые высокие горы, где их можно встретить вплоть до 5000 м [Огнев, 1947; Громов и др., 1965; Бибииков, 1967; Слудский и др., 1969]. Большому диапазону вертикального распространения сурков соответствует и большое разнообразие рельефа населяемых ими биотопов. Форму рельефа определяет, прежде всего, глубина вертикального расчленения — относительное превышение вершин положительных форм над ближайшими отрицательными формами [Спиридонов, 1970]. Вертикальное расчленение характеризует главным образом средние формы рельефа — мезорельеф. Но с формами более высокого ранга тесно связан и микрорельеф, что определяется специфическими склоновыми процессами: благодаря вторичной водной и гравитационной эрозии увеличение вертикального расчленения сопровождается усложнением более мелких форм рельефа [Воскресенский, 1971]. Для ландшафтов, населяемых сурками, очень характерны скрывающие дальнюю перспективу вторичные врезы в основной склон долины. Такие биотопы позволяют волкам, собакам, лисицам или человеку подходить к суркам на близкое расстояние, отрезая им бегство к норе во время пастбы. Зависимость временной организации звукового сигнала сурков от расчлененности рельефа показана ниже на примере предупреждающего об опасности сигнала пяти видов: степного сурка, серого, монгольского, красного и сурка Мензбира. Сигнал записан в 18 географических пунктах. В перечисленном ниже материале названы подвиды, указано место и время записи, число особей (n), модальное значение периодов следования (T), размах вертикального расчленения (h), а также литературные источники, из которых использованы сведения о рельефе. Виды обозначены римскими цифрами, географические районы — арабскими.

I.1. *Marmota bobac bobac*. Ворошиловградская обл., Меловский р-н, Байбаковский заповедник АН УССР, Придонецкое плато, крайний юг Средне-русской возвышенности. Июнь 1969. $n=19$. $T=3$, 60 с. $h=70—100$ м [Миленко, 1964].

I.2. *M. b. bobac*. Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. пос. Ново-Алексеевка, Приволжская возвышенность. Май — июнь 1973. $n=12$. $T=2$, 5 с. $h=100—150$ м [Воскресенский, 1968].

I.3. *M. b. schaganensis*. Саратовская обл., Озинский р-н, земли совхозов "Маяк революции", «Озерский» и «Чалыклинский», Саратовское Заволжье,

западная граница Общего Сырта. Май 1973. n=10. T=4, 35 с. h=30—50 м [Жутеев, 1956].

I.4. *M. b. schaganensis*. Оренбургская обл., Светлинский р-н, окрестности центральной усадьбы совхоза «Светлый», граница Тургайского плато с Урало-Тобольским. Май 1968. n=6. T=4, 32 с. h=7—12 м [Илларионов, 1971].

I.5. *M. b. schaganensis*. Карагандинская обл., Ульяновский р-н, Казахский мелкосопочник, г. Семизбугы. Май — июнь 1979. n=20. T=3, 03 с. h= от 10—60 до 200 м [Финько, 1961].

II.1. *M. baibacina baibacina*. Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, Казахский мелкосопочник, г. Кент. Май — июнь 1979. n=21. T=1, 94 с. h= 150—200 м [Кауламбаев, 1972].

II.2. *M. b. baibacina*. Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности с. Березовка, Катунско-Бийские высокие предгорья Северо-Восточного Алтая. Июнь 1972. n=7. T=2, 47 с. h= 100—150 м [Занин, 1958].

II.3. *M. b. baibacina*. Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окрестности I пос. Ташанта, метеостанция Уландрык, Юго-Восточный Алтай, долина рек Большая и Малая Щебеты при впадении в р. Уландрык. Май 1972. n=18. T=0, 79 с. h=300—450 м. Г. С. Самойлова, личное сообщение.

II.4. *M. b. kastschenkoii*. Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окрестности пос. Кусмень, Кузнецкая котловина, Колывань-Томская дуга. Август 1973. n=7. T=2, 57 с. h=80—100 м [Физико-географическое районирование СССР, 1968].

II.5. *M. b. centralis*. Алма-Атинская обл., окрестности Большого Алма-Атинского оз. северные склоны Заилийского Алатау. Август 1965. n=9. T=0, 30 с. h=463 м (средневзвешенная) [Джанпеисов, Калмынкина, 1970].

III.1. *M. sibirica caliginosus*. Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, урочище Кара-Хоу, Юго-Западная Тува, граница Каргинской котловины с массивом Монгун-Тайга. Июль — август 1973. n=12. T=0, 79 с. h=200—400 м [Божинский и др., 1947].

III.2. *M. sibirica s.* Монгольская Народная Республика, Арахангайский аймак, окрестности сомона Тэвшрулэх, Центральный Хангай, Август 1975. n=11. T=2, 48 с. h= 100—200 м. Д. А. Тимофеев, личное сообщение.

III.3. *M. s. sibirica*. Бурятская АССР. Улан-Удэнский р-н, окрестности пос. Инзагатуй, Юго-Западное Забайкалье. Июль 1973. n=9. T=2, 58 с. h= 100—150 м [Атлас Забайкалья, 1967].

IV. 1. *M. caudata aurea*. Киргизская ССР, Таласский р-н, центральная часть Таласского хр., ущелье Калба. n=6. T=0, 33 с. h=1500—2000 м [Алиев, Исаев, 1964].

IV.2. *M. s. aurea*. Киргизская ССР, Ошская обл., северо-восточные отроги Алайского хр. и юго-восточные Ферганского, верховье р. Тар (Алайку) n=26. T=0, 34 с. h=600—1000 м [Конюхов, Турбин, 1972].

IV.3. *M. s. aurea*. Киргизская ССР. Ошская обл., северные склоны Алайского хр. в истоках р. Гульча, урочище Кызыл-Алай, южные склоны Алайского хр. в восточной части Алайской долины, урочище Колмак-Су, южные Склоны Заалайского хр., перевал Кызыл-Арт. Август 1967. n=28. T=0, 28 с. h=300—1500 м [Сахарова, 1965].

IV.4. *M. s. aurea*. Таджикская ССР, Горно-Бадахшанская АО, Восточный Памир, восточные отроги Северо-Аличурского и Южно-Аличурского хребтов, урочища Ак-Архар, Кокджар, Гурумды. Июнь-июль 1973. n=29. T=0 23 с. h=500—12000 м [Сваричевская, 1965].

V.1. *M. menzbieri zachidovi*. Узбекская ССР, Чаткальский горно-лесной заповедник, Чаткальский хр., верховья Терекся, урочище Майдантал Июнь 1974. n=12. T=0, 86 с. h= больше 1000 м [Агафонов, 1972].

Прежде чем перейти к обсуждению результатов, необходимо сделать несколько замечаний по методике. Все использованные в работе сигналы сурки подавали в ответ на появление наблюдателя. Чтобы избежать влияния ситуативных изменений, запись проводили на расстоянии многих десятков метров между животным и

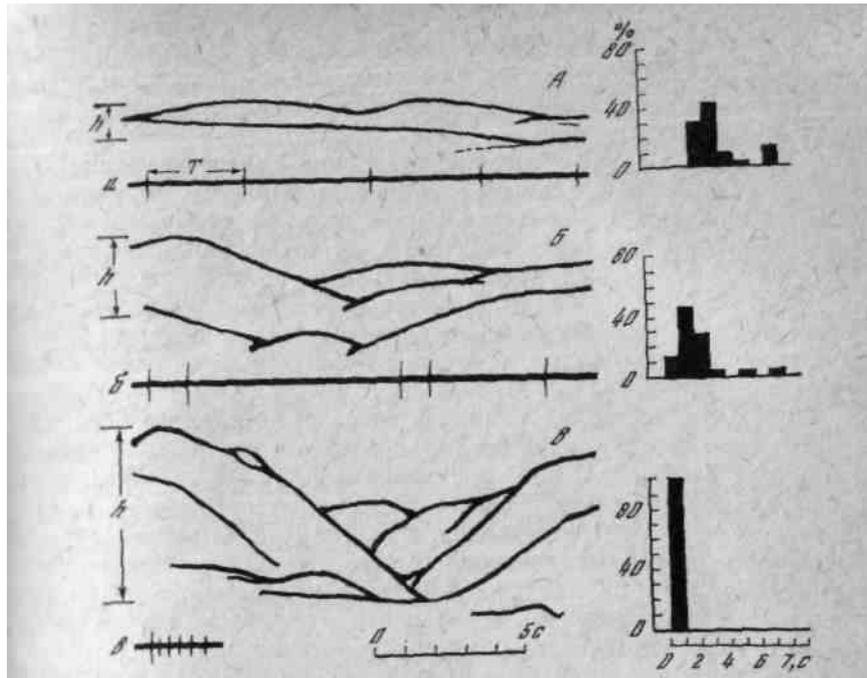


Рис. 13. Влияние рельефа местности на ритмическую организацию предупреждающего об опасности сигнала сурков. Основные формы рельефа.

A — плоские и холмистые равнины, мелкорасчлененный рельеф горных территорий; *B* — среднерасчлененный рельеф горных территорий; *B* — глубоко и очень глубоко-расчлененный рельеф горных территорий, *h* — вертикальное расчленение. *T* — периоды следования звуков. Основные формы временной организации сигнала: *a* — ряды одиночно следующих звуков; *b* — ряды сдвоенных-строенных звуков; *в* — серии звуков. Справа — гистограммы с соответствующим рельефу распределением периодов следования

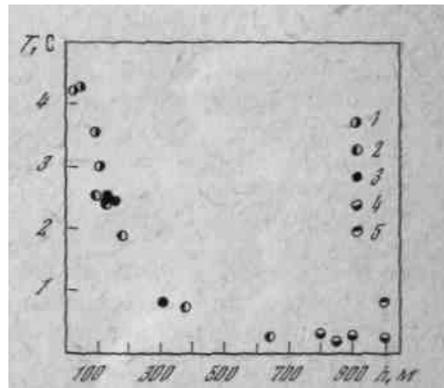


Рис.14. Зависимость модального значения периодов следования (*T*) предупреждающего об опасности сигнала сурков от вертикального расчленения (*h*) рельефа местности, которую они населяют 1- степной сурок; 2 —серый сурок; 3 — тарбаган; 4 — красный сурок; 5 — сурок Мензбира

наблюдателем, что исключало быстрый переход сурков от сигнального поведения к бегству, отражая в большинстве случаев «умеренную» и исключая «крайнюю» опасность [Никольский, 1970]. Крики сурков в момент их ухода в нору и крики, сопровождающие позы, в которых выражено стремление животных к бегству, исключены из анализа.

Поскольку число звуков в рядах может быть большим и может существенно различаться от особи к особи, то в каждом случае использованы только первые десять импульсов ряда (девять периодов следствия).

Наглядное и самое общее представление о связи временной организации сигнала с рельефом местности дает рис. 13. На нем изображены наиболее характерные формы рельефа, отличающиеся по глубине вертикального расчленения. Соответственно каждому типу рельефа даются осциллограммы сигнала и гистограммы распределения периодов следования. По мере перехода от слабо к сильно расчлененному рельефу периоды следования уменьшаются, а ритмическая организация приобретает тенденцию к формированию серий (рис. 13).

Модальные значения периодов следования сигнала всех изученных популяций в функции вертикального расчленения показаны на рис. 14. Вертикальное расчленение в данном случае выражено через среднюю предельную высоту для каждого географического пункта. При увеличении вертикального расчленения до 300—350 м периоды следования быстро уменьшаются, а, начиная примерно с 500 м, данная зависимость медленно затухает по экспоненте. Причем рисунок показывает, что зависимость периодов следования от вертикального расчленения можно наблюдать как на внутри-, так и на межвидовом уровне. Так, у байбака, населяющего районы с вертикальным расчленением от 7 до 150 м, периоды следования в сигнале меняются от 4,35 до 2,50 с. У серого сурка, населяющего районы с вертикальным расчленением от 80 до 643 м, периоды следования меняются от 2,57 до 0,30 с. Аналогичную, хотя и менее разнообразную картину, можно наблюдать у тарбагана, где вертикальному расчленению от 100 до 400 м соответствует изменение периодов следования от 2,58 до 0,87 с. У высокогорного красного сурка, всюду населяющего районы со значительным вертикальным расчленением, периоды следования сигнала соответственно очень малы и слабо различаются от популяции к популяции (от 0,34 до 0,23 с). Несколько выпадает из общей закономерности сигнал сурка Мензбира. Модальное значение периодов следования оказалось у него выше ожидаемого (0,86 вместо около 0,30 с), что связано с большой длительностью его криков, равной (в среднем по 17 особям) 618 мс. Длительность отдельных импульсов сигнала сурка Мензбира в 2—4 раза превышает длительность импульсов в сигнале остальных видов сурков Евразии. А поскольку периоды следования измеряются как время от начала предыдущего импульса до начала последующего, то, естественно, малые периоды сильно зависят от длительности импульсов, особенно если они соизмеримы с ними, как в данном случае. Что же касается ритмической организации сигнала данного вида, то она вполне адекватно отражает связь звуковой реакции с ландшафтными особенностями биотопов — сигнал организован в серии импульсов.

Кроме перечисленных видов, мы имели возможность проанализировать временную организацию сигнала трех особей европейско-

го сурка (*Marmota marmota*). Один дубль сделан с пластинки французского исследователя К. Роше (K. Rosche); второй — с полевого определителя голосов млекопитающих, выпущенного Палмером и Босуеллом (*A Field Guide to the Mammal voices of Europe*. S. Palmer, J. Boswel): третий — любезно предоставил кафедре зоологии позвоночных МГУ доктор Л. Коциан (L. Kocian) из университета в Братиславе. Все записи сделаны в полевых условиях. Первые — в Альпах, третья — в Высоких Татрах. В настоящее время европейский сурок населяет альпийские луга Альп, а также Карпат (здесь сохранился только в Высоких Татрах) до 3200 м над уровнем моря [Громов и др., 1965]. Я не располагаю конкретными сведениями о вертикальном расчленении рельефа этих районов, однако не вызывает сомнения, что оно достигает сотен метров. Обитанию этого вида в высокогорье с сильно расчлененным рельефом вполне соответствует и ритмическая организация сигнала. Его сигнал представляет или серии, или ряды быстро следующих импульсов. Те и другие встречаются на записях всех трех особей. Модальное значение периодов следования в этой немногочисленной выборке оказалось равным 0,70 с, что соответствует вертикальному расчленению в 400—500 м.

Таким образом, временная организация сигнала рассмотренных видов сурков образует пеструю мозаику географической изменчивости и межвидовых параллелизмов, которая отражает связь сигнала с вертикальным расчленением рельефа. Для внутривидовой изменчивости временной организации сигнала характерно, что, чем более разнообразные в геоморфологическом отношении ландшафты населяют виды, тем значительнее диапазон географической изменчивости. Крайние варианты в этом отношении представляют сигналы серого и красного сурков. Первый распространен от холмистых равнин до высокогорий, весь ареал второго занимают горы, причем преимущественно высокие. В соответствии с этим периоды следования сигнала серого сурка колеблются от 2,57 до 0,30 с, в то время как красного — от 0,34 до 0,23 с.

Возвращаясь к мотивационно-типологическим градиентам, нетрудно заметить, что основные формы временной организации сигнала, вызванные влиянием рельефа (см. рис. 13), принципиально не отличаются от ситуативных вариантов, вызванных изменением стимула (см. рис. 2). При обсуждении мотивационно-типологических градиентов предупреждающего об опасности сигнала не случайно в качестве примера выбран сигнал степного сурка. У этого вида «умеренные» варианты сигнала представляют собой ряды одиночных импульсов, следующих с периодом в несколько секунд. И в то же время этот вид сохранил полный, ряд ситуативных изменений от медленно следующих звуков, через ряды сдвоенных-строенных до серий быстро следующих импульсов, которые сопровождают аффективную реакцию бегства и с которыми степные сурки, как и другие виды, уходят в нору в случае крайней опасности. У видов же, населяющих районы с более расчлененным рельефом диапазон ситуативных изменений ограничен меньшими пе-

риодами следования. И чем сильнее вертикальное расчленение, тем больше и данное ограничение. У видов, населяющих районы сильно расчлененным рельефом, отбором закрепляются ограниченные, но вполне определенные типологические варианты (серии быстро следующих импульсов), которые соответствуют наиболее высоким мотивационно-типологическим уровням в полном ряду ситуативных изменений, наблюдаемом у степного сурка (ср. рис. 13 и 2). Перечисленные особенности свидетельствуют о связи геоморфологических особенностей биотопов, населяемых сурками с особенностями стимуляции, вызывающими данный звуковой сигнал. В горах с сильно расчлененным рельефом, осложненным водной и гравитационной эрозией, суркам приходится гораздо чаще, чем на равнине, сталкиваться с хищниками на неожиданно близком расстоянии. Это приводит, вероятно, к тому, что в горных популяциях повышается реактивность сурков на стимулы, вызывающие данную звуковую реакцию. А поскольку усиление стимула вызывает сокращение периодов следования, то в соответствии с данным характером ситуативных изменений повышение реактивности сопровождается ограничениями сигнала короткими периодами следования. Таким образом, конкретные для каждой популяции формы временной организации сигнала сурков представляют собой то или иное выражение реактивности, соответствующее экологическим особенностям стимуляции.

Но подобное влияние на реактивность могут оказывать любые элементы биотопов, а не только вертикальное расчленение, если они затрудняют визуальное обнаружение врагов. Чем мельче животное, тем большее значение приобретают для него и мелкие элементы биотопов, такие, как растительность, камни, выбросы из нор, микрорельеф и т. п. В большинстве случаев мелкие млекопитающие реагируют на опасность с гораздо более близкого расстояния, чем крупные [Никольский, 1970]. У пищух, например, звуковая реакция появляется, как правило, на расстоянии не далее 20 м от наблюдателя, в то время как сурки нередко начинают реагировать на расстоянии нескольких сот метров.

Как уже было показано, у зайцеобразных (северная пищуха) характер ситуативных изменений данного сигнала тот же, что и у грызунов: увеличение стимула приводит к сокращению периодов следования. Исходя из этого, можно ожидать, что изменчивость экологических условий стимуляции в ареалах пищух вызовет тот же эффект изменчивости временной организации сигнала, что и у сурков.

Среди пищух фауны Советского Союза звуковое предупреждение об опасности хорошо развито у даурской пищухи, монгольской алтайской и северной. В целом род *Ochotona* характеризует широкая эвритопность с большим разнообразием ландшафтных элементов, влияющих на визуальное обнаружение хищников, — от крупнокаменистых осыпей до щебнистой пустыни, но большинство от дельных видов стенотопны.

Количественную характеристику обзорности биотопов, населенных пищухами, подобную вертикальному расчленению, получить, к сожалению, не удалось. Поэтому в данном случае в обсуждение включены качественные элементы ландшафта. Для анализа использованы записи предупреждающего об опасности сигнала трех видов: алтайской, монгольской и даурской пищух. Сигнал каждого из них записан в двух географических районах. Ниже перечислены время и место записи, число особей (n) и приведена краткая характеристика биотопов, отражающая их обзорность. Виды обозначены римскими цифрами, географические районы — арабскими. В сигналах каждой особи измерено по 10 периодов следования.

I.1. *Ochotona alpina*. Монгольская Народная Республика, Баян-Улэгейский аймак, Цэнгел сомон, Монгольский Алтай, правый берег оз. Хотон-Нур. Июль 1978. n=7. Крупнокаменистая осыпь.

I.2. *Och. alpina*. Монгольская Народная Республика, Увэр-Хангайский аймак, окрестности сомона Бат-Улдзий, Южный Хангай, долина р. Орхон. Июль, 1978. n=6. Россыпь из крупных глыб лавового потока, переработанного рекой.

II.1. *Och. priscei*. Монгольская Народная Республика, Центральный аймак, окрестности сомона Унджул, юго-восточные предгорья Хангая. Июль. 1978, n=9. Останцы.

II.2. *Och. priscei*. Монгольская Народная Республика. Гоби-Алтайский аймак, окрестности сомона Тугрэг, северо-восточные предгорья Монгольского Алтая. Июль 1978. n=7. Щебнистая пустыня.

III.1. *Och. daurica*. Бурятская АССР, Улан-Удэнский р-н, окрестности пос. Борькино-Ключи. Август 1978. n=8. Слабо расчлененные низкие горы с неглубокими ложбинами, врезанными в основной склон, высокий и густой травянистый покров.

III.2. *Och. daurica*. Монгольская Народная Республика, Арахангайский аймак окрестности сомона Тэвшрулэх, Центральный Хангай. Август 1976. n =10. Слабо расчлененные низкие горы с неглубокими ложбинами, врезанными в основной склон, высокий и густой травянистый покров.

Наглядное представление о связи ритмической организации сигнала пищух с особенностями их биотопов дает рис. 15. На нем изображены гистограммы распределения периодов следования, с указанием модального значения, и прорисовки по фотографиям наиболее характерных биотопов, которым соответствует та или иная временная организация сигнала. Как видно из рис. 15, А, наиболее вероятно встреча с хищниками на неожиданно близком расстоянии в крупнокаменистых осыпях, населенных алтайской пищухой. При этом следует иметь в виду, что осыпи нередко чередуются с вплотную подходящими к ним участками леса или кустарника, что еще сильнее ухудшает обзорность. Этим особенностям ландшафта соответствует и наименьшее модальное значение периодов следования (4, 3 с; 4, 7 с). Монгольская пищуха в пределах Монголии нередко населяет сильно выветренные останцы (рис. 15, Б), заметно усложняющие рельеф местности и затрудняющие ее свободный обзор. Но по сравнению с крупнокаменистыми осыпями, особенно осложненными участками леса, останцы, конечно, в меньшей степени ухудшают обзорность, хотя вероятность неожиданного появления хищником и в этом случае тоже велика. Модальное значение периодов следова-

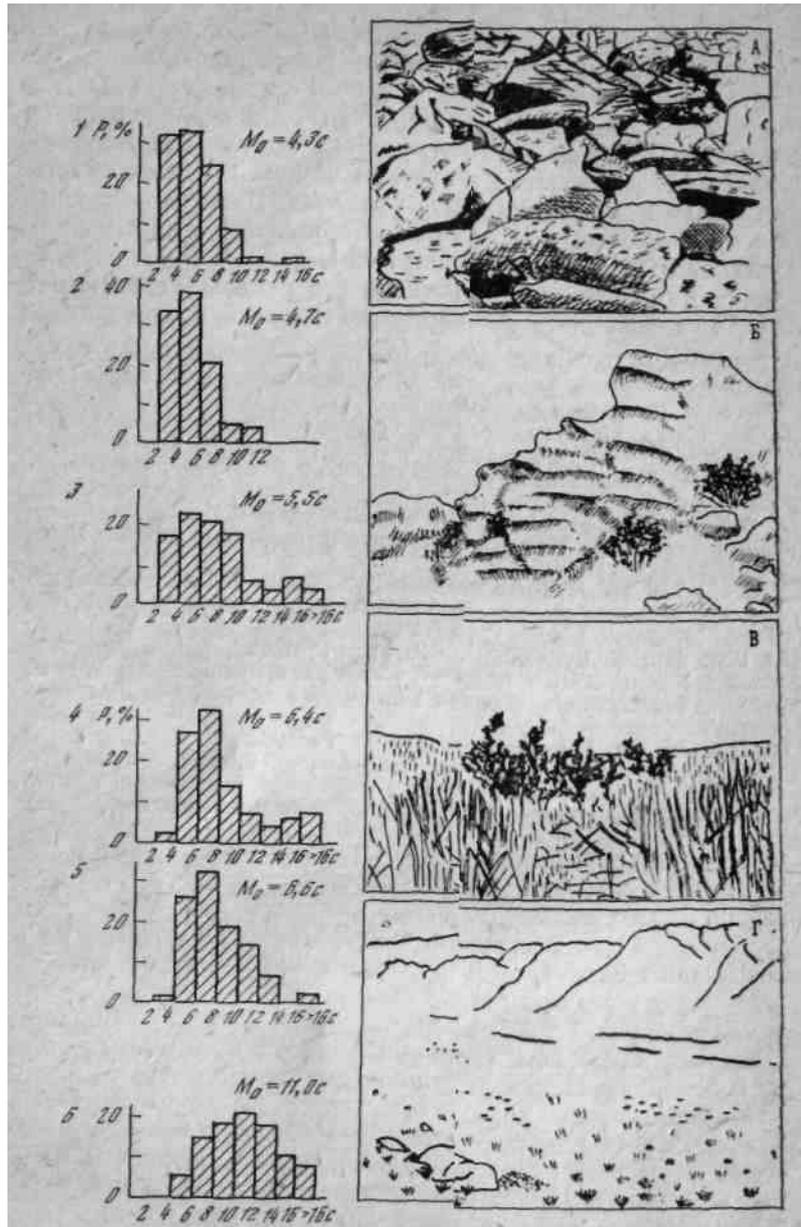


Рис. 15. Влияние биотопических особенностей на временную организацию предупреждающего об опасности сигнала пищу

A — крупнокаменная осыпь, биотоп алтайской пищухи; *B* — останцы, биотоп монгольской пищухи; *B* — ложбина поросшая высокой травой, биотоп даурской пищухи, *Г* — щебнистая пустыня, биотоп монгольской пищухи.

Распределение периодов следования сигнала: 1,2 — алтайской пищухи; 3 — монгольской пищухи, населяющей останцы; 4,5 — даурской пищухи, населяющей щебнистую пустыню

ния в сигнале пищух, населяющих останцы, несколько больше, чем в сигнале пищух, населявших крупнокаменистые осыпи, осложненные лесом, и составляют 5,5 с.

С другой стороны, в популяциях того же вида (монгольской пищухи), населяющих абсолютно открытые участки щебнистой пустыни (рис. 15, Г), импульсы следуют в 2 раза медленнее — мода периодов следования равна 11,0 с.

Геоморфологические особенности биотопов, населенных даурской пищухой (рис. 15, Д), не препятствуют раннему обнаружению хищников, но этот вид приурочен к отрицательным формам рельефа и обычно устраивает норы в ложбинах, для которых характерны сильное увлажнение и, как следствие этого, высокий и густой травяной покров, ухудшающий обзорность биотопов. Поэтому, несмотря на слабое расчленение рельефа, периоды следования в сигнале даурских пищух довольно велики (6, 4 с; 6, 6 с).

Таким образом, изменчивость временной организации предупреждающего об опасности сигнала у пищух, как и у сурков, соответствует характеру ситуативных изменений. В обеих группах ухудшение обзорности ландшафта приводит к сокращению периодов следования, что дает основание предположить, что биотопические особенности влияют на реактивность животных к стимулам, вызывающим данную звуковую реакцию, и являются причиной формирования экологических типов предупреждающего об опасности сигнала.

В недавней публикации Слободчикова и Коста [Slobodchikoff, Coast, 1980] обсуждается влияние «сложности», или «разнообразия», биотопов (complexity of the habitat; habitat diversity) на различные параметры предупреждающего об опасности сигнала луговых собачек Гуннисона (*Synomys gunnisoni zuniensis*). Слободчиков и Кост измеряли сложность биотопов по показателю разнообразия Шеннона и Уивера, учитывая на 50-метровых трансектах однолетние растения, кустарники, древесные пни, крупные камни, русла рек, кактусы и выбросы из нор. Судя по перечню объектов, служивших критерием сложности биотопов, эти понятия близки к понятию обзорности ландшафта. Результаты, полученные Слободчиковым и Костом, показали отсутствие корреляции между сложностью биотопов и временными интервалами между отдельными звуками, из которых состоит предупреждающий об опасности сигнал луговых собачек, что противоречит нашим результатам, полученным на примере изменчивости звукового сигнала пищух и сурков (напомню, что характер ситуативных изменений предупреждающего об опасности сигнала луговых собачек тот же, что и сигнала рассмотренных нами видов). По нашему мнению, это противоречие кажущееся. Дело в том, что периоды следования в сигнале луговой собачки Гуннисона очень малы. Они близки, вероятно, к нижнему пределу, который уже менее чувствителен к изменениям факторов среды. Это предположение косвенно подтверждается рассмотренным выше примером изменчивости предупреждающего об опасности сигнала сурков: достигнув значения,

равного примерно 0,3 с, периода следования в сигнале сурков при дальнейшем увеличении глубины вертикального расчленения продолжают колебаться около этого уровня. Для сигнала луговых собачек Гуннисона, записанного в трех популяциях, Слободчиков и Кост приводят следующие значения временных параметров: средняя длительность отдельных звуков («слов») — 0,13; 0,11 и 0,12 с; средняя временных интервалов между звуками — 0,36; 0,29 и 0,35 с. Периоды следования (сумма длительностей и временных интервалов) очень малы. Они колеблется между 0,4 и 0,5 с. Сходные результаты получены для сигнала данного вида и Уарингом [Waring, 1970].

Уаринг приводит среднюю геометрическую тех же параметров, которая, как известно, меньше или равна средней арифметической. Средняя геометрическая длительности, по Уарингу, равна 0,11 с, а интервалов между звуками — 0,31 с. Расстояние между популяциями, с которыми работали Слободчиков и Кост (штат Аризона) и Уаринг (штат Колорадо), равно примерно 600—700 км. Не обнаружив корреляции между сложностью биотопов и временными интервалами, а также длительностью импульсов, Слободчиков и Кост вместе с тем показали положительную корреляцию между сложностью биотопов и числом звуков в серии. По их мнению, увеличение числа звуков в более сложных биотопах вызвано отбором, направленным на повышение успешности предупреждения соседей о присутствии в колонии хищников.

В связи с результатами работы Слободчикова и Коста необходимо подчеркнуть, что существуют верхние и нижние пределы изменчивости звуковых реакций. В данном конкретном случае совершенно очевидно, что ни у одного из рассмотренных выше видов периоды следования не могут беспредельно ни уменьшаться, ни увеличиваться. Пределы изменчивости представляют собой, вероятно, рубеж, после которого прежняя звуковая реакция переходит под контроль качественно новых факторов среды, приводящих в действие качественно иные закономерности изменчивости. Эти пограничные случаи представляют, с одной стороны, наибольшие трудности при анализе изменчивости поведения, а с другой — наибольший интерес для понимания эволюции поведенческих реакций.

Характер ситуативных изменений призывных криков

Звуковой сигнал, предупреждающий об опасности, которому посвящены разделы данной главы, вызывают внешние стимулы. Поэтому анализ ситуативных изменений сигнала и различных форм его изменчивости в связи с изменением особенностей стимуляции представляет в этом случае более простую задачу по сравнению с анализом изменчивости звуковых реакций, вызываемых внутренним раздражением. Главная трудность состоит в том, что сами внутренние стимулы не поддаются наблюдению. Об их действии мы можем судить лишь косвенно, по характеру и силе соответствующих поведенческих реакций, Природа внутреннего раздраже-

ния остается до сих пор одной из наименее разработанных в физиологии и этологии проблем.

Но, хотя внутренние раздражители не поддаются наблюдению, по крайней мере, в этологических исследованиях, протекание поведенческих реакций (в нашем случае звуковых) в значительной степени зависит от внешних факторов. Так называемые «спонтанные» реакции на самом деле не свободны от внешнего воздействия. Это воздействие может проявляться в самых разнообразных формах, влияя на поведение особи и тем самым, вызывая ситуативные изменения, или же быть одним из факторов, постоянно влияющих на поведение вида (подвида), что, вероятно, приведет к развитию экологических типов звуковых сигналов в соответствии с характером ситуативных изменений.

Среди звуковых реакций, вызываемых в большей степени внутренним раздражением, чем внешними стимулами, широко распространены призывные крики. С их помощью осуществляется акустическая связь между матерью и детенышем. Призывные крики могут быть вызваны изоляцией от группы, чувством голода или стремлением самки накормить детеныша. Значительным ситуативным изменениям подвержена длительность призывных криков. Характер ситуативных изменений призывных криков проявляется в увеличении длительности при увеличении возбуждения животных. Эта закономерность показана ниже на примере призывных криков телят домашних северных оленей и ягнят домашних овец.

Призывные крики отличаются двумя существенными свойствами. Во-первых, они обладают сильным возбуждающим эффектом, а во-вторых, с их помощью осуществляется индивидуальное опознавание. При совместной пастьбе, когда численность стада достигает нескольких сот голов, взаимный поиск родственников особей осуществляется обычно в несколько этапов. Проголодавшийся или потерявший мать детёныш громкими настойчивыми криками возбуждает многих соседей, как взрослых, так и молодых, заставляя их кричать. Не получая ответа, он кричит все настойчивее, перемещаясь нередко против направления движения стада и возбуждая таким образом многих животных. В конце концов, родственные особи обнаруживают друг друга по голосам и, еще не видя один другого, начинают сближаться, часто перекликаясь. После взаимного визуального обнаружения они сближаются уверенно, а окончательное опознавание всегда происходит с помощью обоняния. Аналогично ведут себя и взрослые животные, когда инициатива в установлении взаимного контакта принадлежит им. Сильный возбуждающий эффект призывных криков наблюдал Л. М. Баскин [1976, с. 138—139] у домашних овец: «Крики и беспокойство соседних ягнят даже у овцы, — пишет он, — находящейся рядом со своим ягненком, вызывают волнение, учащение бляения, более частое обнюхивание своего ягненка. Ягнята без матерей реагируют даже на плохое подражание ее голосу. В этом можно убедиться, проигрывая крик матери, записанный на магнитную ленту, и меняя скорость протяжки ленты, а также подражая овце голосом».

Индивидуальное опознавание с помощью призывных криков было показано в эксперименте на овцах [Poindron, Carrick, 1976; Walser et al., 1981]. По мнению Испмарка [Espmark, 1975], изучавшего поведение домашних северных оленей, индивидуальные признаки призывных криков кодируются в значительной степени соотношением амплитуд спектральных составляющих, т. е. тембром голоса. Но с увеличением расстояния тембр сильно искажается, в результате чего вероятность индивидуального опознавания на большом расстоянии должна понизиться. По нашему мнению, именно высокая заразительность призывных криков способствует повышению вероятности ответа на них. С помощью этого изменчивого по длительности сигнала возможна демонстрация не только определенного мотивационного состояния конкретной особи, но и уровня мотивации. В настоящее время нет экспериментальных данных, подтверждающих сигнальную значимость ситуативных изменений призывных криков, но предварительные наблюдения показывают, что увеличение длительности сигнала повышает звуковую активность соседей по стаду.

Для анализа ситуативных изменений призывных криков звуковые реакции телят домашних северных оленей записаны в стаде совхоза «Заря коммунизма» Провиденского района Магаданской области в июле 1979 г.; крики ягнят — в монгольском госхозе «Тев-шрулэх» в июле 1976 г. В обоих случаях записи были сделаны в свободно пасущихся стадах. Уровень возбуждения телят и ягнят условно разбит на два класса — умеренное и сильное возбуждение. Судили об уровне возбуждения по двигательным реакциям и выразительным позам. Они более чем звуковые реакции, привычны для субъективного восприятия и вполне адекватно отражают состояние животных. Умеренно возбужденные телята и ягнята кричат в спокойных позах, невысоко поднимая голову и не вытягивая шею, что придает характерную выразительность их действиям. Во время крика они спокойно пасутся или отдыхают, нередко лежат. Сильно возбужденные животные напряженно вытягивают шеи, часто перемещаются против движения стада (что неестественно в спокойном состоянии), напряженно всматриваясь в его глубину и чутко реагируя на каждый крик. Они периодически подбегают то к одной самке, то к другой, обнюхивая их, и если стадо медленно перемещается во время пастыбы, то ягнята (олени всегда перемещались во время пастыбы быстро) пересекают его в разных направлениях короткими перебежками, крича на ходу, но чаще во время остановок между перебежками. Следует заметить, что позы и движения у ягнят во время крика более выразительны, чем у телят северных оленей, что, как будет показано ниже, не случайно, поскольку отражают разные мотивационно-типологические уровни тех и других: у овец, для которых характерны более длительные крики, отбором закреплен и более высокий уровень мотивационно-типологических градиентов.

На рис. 16 изображены гистограммы распределения длительностей умеренных и напряженных криков телят и ягнят. Для по

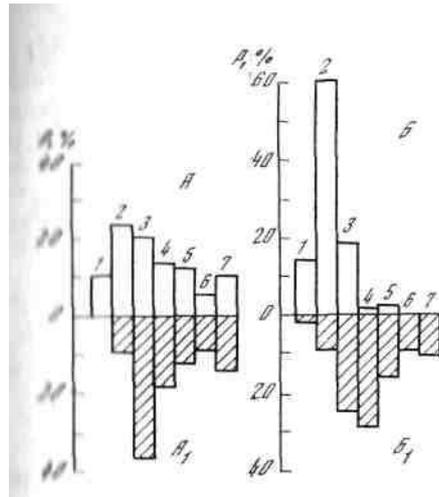


Рис. 16. Длительность умеренных криков телят северных оленей (А) и ягнят домашних овец (В); длительность напряженных криков телят северных оленей (А₁) и ягнят домашних овец (В₁)

Классовые интервалы периодов следования, А, А₁: 1—меньше 150 мс; 2 — 151—175 мс; 3 — 176—200 мс; 4 — 201—225 мс; 5 — 226—250 мс; 6 — 251—275 мс; 7 — больше 275 мс. В, В₁: 1 — меньше 500 мс; 2 — 525—750 мс; 3 — 775—1000 мс; 4 — 1025—1250 мс; 5 — 1275—1500 мс; 6 — 1525—1750 мс; 7 — 1775—2000 мс

строения гистограмм использованы данные о длительности 70 умеренных криков телят (14 особей, по 5 криков от каждой) и 60 напряженных (12 и 5 соответственно); 60 умеренных (12 и 5 соответственно) и 45 напряженных (9 и 5 соответственно) криков ягнят. У обоих видов в умеренных криках по сравнению с напряженными заметно преобладают меньшие длительности. У телят значительная доля умеренных криков не превышает 175 мс, у ягнят — 750 мс. Несмотря на значительные абсолютные различия в длительности (крики ягнят более чем в 4 раза длительнее криков телят), характер ситуативных изменений сигнала обоих видов один и тот же - повышение уровня возбуждения сопровождается увеличением длительности криков (рис. 16). Тем же характером ситуативных изменений отличаются и призывные крики ушастых тюленей. Так, Триллмих [Trillmich, 1981] у галапагосского морского котика (*Arctocephalus galapagoensis*) и у калифорнийского морского льва (*Zalophus californianus*) выделил два типа призывных криков — крики для привлечения щенков и крики контакта. Первые используются на большом расстоянии между родственными особями, обычно в отсутствие зрительного контакта или в тех случаях, когда зрительный контакт потерян; второй тип — при близких контактах между самками и щенками. Однако эти два типа представляют собой крайние формы, между которыми существуют промежуточные варианты. В этом ряду ситуативных изменений самыми короткими оказались крики контакта, т. е. те звуковые реакции, которые выражают наиболее низкий уровень возбуждения животных. Согласно личному сообщению Т.Ю. Лисицыной, аналогично ведут себя северные морские котики (*Callorhinus ursinus*) и сивучи (*Eumetopias jubatus*). Звуки ближнего контакта у них существенно короче, чем крики, которыми обмениваются самки со щенками на большом расстоянии. Призывные крики ушастых тюленей, как и парнокопытных млекопитающих, отличаются высокой заразительностью.

В. Л. Влади-

миров [1975, с. 87], например, пишет, что «на специфический призывный крик самки (северного морского котика) обычно сразу же откликается несколько голодных щенков...». Аналогичные наблюдения относительно заразительности призывных криков северных морских котиков и сивучей приводит и Т. Ю. Лисицына [1981].

У тюленей, как и у парнокопытных млекопитающих, с помощью призывных криков также осуществляется индивидуальное опознавание. Известно, что по голосу узнают своих щенков самки северных морских котиков [Лисицына, 1973; Владимиров, 1975], сивучей [Лисицына, 1980], южных морских котиков [Vaz Ferreira, 1956; Trillmich, 1981] и калифорнийских морских львов [Trillmich, 1981]. Успешному опознаванию призывных криков способствует их значительная индивидуальная изменчивость [Лисицына, 1981; Trillmich, 1981].

Следует подчеркнуть, что необходимость индивидуального опознавания призывных криков создает дополнительные трудности для звукового общения в крупных скоплениях животных, особенно когда взаимный поиск осуществляется на фоне многих десятков или даже сотен голосов со сходными акустическими характеристиками.

В отличие от предупреждающего об опасности сигнала, призывные крики в большей степени связаны с внутренним раздражением, чем с внешней стимуляцией. Однако влияние экологических особенностей и в этом случае может быть значительным. Оно состоит в том, что некоторые из них, не являясь стимулами в прямом смысле, вызывают различные по длительности и силе задержки в реализации основного побуждения. Непосредственной причиной задержек может быть, например, длительное отсутствие родственной особи, к которой направлен призывный крик, или же соседи по стаду, создающие не только физические преграды, но и информационный шум, затрудняя своим присутствием и своей активностью индивидуальное опознавание. Факторы, постоянно затрудняющие контакт между родственными особями, у разных видов различны и зависят от многих элементов, составляющих экологический комплекс вида; сюда входят структура популяций, численность стада, привязанность к территории, подвижность, длительность молочного вскармливания и т. д. Эти факторы, влияя на реактивность животных, также становятся причиной развития экологических типов звуковых сигналов в соответствии с характером ситуативных изменений. Конкретные случаи данного направления эволюции звуковых сигналов рассмотрены ниже на примере призывных криков парнокопытных млекопитающих и ушастых тюленей.

Экологические особенности стимуляции как фактор эволюции призывных криков

Призывные крики ушастых тюленей и некоторых парнокопытных млекопитающих служат замечательным примером поведенческих параллелизмов. Звуковая связь между матерью и детенышем осуществляется у них на расстоянии десятков и сотен метров в многочисленных скоплениях животных. Как уже говорилось, родственные особи узнают друг друга по голосам и одновременно призывные крики отличаются высокой заразительностью. В обеих группах крики как самок, так и детенышей возбуждают обычно многих соседей по стаду, особенно если они сильно мотивированы чувством голода или длительным отсутствием родственной особи. Причем поведение ушастых тюленей сходно с поведением копытных, прежде всего на ранних стадиях постнатального онтогенеза. В обеих систематических группах самки оставляют в этот период детенышей и уходят кормиться, а, возвращаясь, зовут их громкими криками.

Ушастые тюлени образуют многочисленные береговые залежки, на которых рождаются детеныши и происходит спаривание. Вскоре после родов самки уходят в море и оставляют щенков на несколько часов или дней. Возвращаясь на лежбище, они разыскивают их. Направляясь к детной залежке с призывными криками, самки пробиваются через плотно лежащих животных, обнюхивая чужих щенков. Поиск своего щенка самки начинают, ориентируясь на его крик, а окончательное опознавание происходит по запаху. Важно подчеркнуть, что именно звуковая сигнализация является ведущей формой дистантного контакта на береговых лежбищах, в то время как зрение не участвует (или почти не участвует) во взаимном опознавании, поэтому нагрузка на акустический канал сильно возрастает [Лисицына, 1980]. Подобная форма поведения очень характерна для ластоногих и описана многими авторами (см., например: [Бычков, 1964; Дорофеев, 1964; Лисицына, 1973, 1980; Peterson et al., 1968; Peterson, Bartholomew, 1969; Stirling, 1971]). У копытных, как и у ластоногих, при взаимном опознавании акустический канал связи имеет большее значение, чем оптический. Л.М.Баскин [1976, с. 78] пишет, например, в связи с этим: «Облик матери олененка играет второстепенную роль в опознавании ими друг друга. Важенки отличают оленят от более взрослых оленей, но малышей не различают и при поиске обнюхивают их подряд. Точно так же и телята, когда разыскивают мать, с криком бегают пастбищу и часто подходят к чужим важенкам». Обязательно обнюхивают сайгачат самки сайгаков [Фандеев, 1960] и, как говорилось выше, домашние овцы. Иногда с большого расстояния они начинают уверенно бежать к своему ягненку. Но это бывает в тех случаях, когда он активно отвечает самке, а она, реагируя на выразительную беспокойную позу, фиксирует его взглядом, как источник индивидуально опознанного крика.

Одна из отличительных особенностей призывных криков состо-

ит в их большой длительности (табл. 1). Призывные крики яков записаны в хозяйствах Монголии. Данные о длительности призывных криков самок сайгаков получены с магнитной записи, любезно предоставленной нам Л. В. Жирновым (Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева). Выделить на фонограмме голоса конкретных самок оказалось невозможным, так как запись сделана в полевых условиях в большом скоплении сайгаков. Всего же проанализировано 70 криков, принадлежащих не менее чем 10 животным, поэтому в графе «n» (число особей) табл. 1 указано «больше или равно 10». У домашних северных оленей, домашних овец, яков и северных морских котиков (последние — личное сообщение Т. Ю. Лисицыной) проанализировано по пять криков от каждой особи. Сведения о длительности призывных криков других ластоногих и частично северных оленей получены из литературных источников.

Таблица 1. Длительность призывных криков парнокопытных, Artiodactyla и ушастых тюленей Pinnipedia

Вид	♀	juv	n	Длительность, с		Источники
				lim	M	
Rangifer tarandus	+		30	0,10—0,40	0,22	Наши данные
		+	29	0,11—0,36	0,21	» »
		+	10	0,07—0,27	0,15	[Espmark, 1975]
Bos mutus	+		13	0,13—0,85	0,39	Наши данные
		+	5	0,11—0,97	0,39	» »
Saiga tatarica	+		>10	0,23—2,00	0,88	» »
Ovis ammon	+	+	15	0,45—2,20	0,95	» »
			30	0,45—2,20	0,91	
Callorhinus ursinus	+	+	10	0,72—2,54	1,27	Лисицына, личное сообщение
			10	0,57—2,62	1,18	
Eumetopias jubatus	+	+	13	1,00—2,50	1,48	[Лисицына, 1980 «
			10	0,15—2,00	1,10	
Arctocephalus pusillus	+		7	0,75—1,78	1,10	[Stirling, Warneke, 1971]
A. forsteri	+		10	0,79—1,85	1,25	»
A. gazella	+		10	0,58—1,33	1,02	»
A. townsendi	+		—	—2,00	—	[Peterson et al., 1968]

Почти у всех исследованных видов средняя длительность призывных криков колеблется около 1 с, а верхний предел достигает 2,5 с. Особенно выделяются в этом отношении ластоногие: средняя длительность криков у всех исследованных видов более 1 с. С другой стороны, резко выделяются относительно короткой длительностью призывные крики северных оленей и яков. Средняя длительность звуковых реакций у северных оленей около 0,2 с, верх-

ний предел не превышает 0,4. У яков — соответственно 0,39 и 1 с. Промежуточное положение по длительности занимают призывные крики сайгаков и домашних овец (см. табл. 1).

Сопоставление факторов, постоянно влияющих на реализацию побуждения, выражаемого данной звуковой реакцией, показывает, что длительность сигнала находится под их контролем и развивается в соответствии с характером ситуативных изменений. Выше подчеркивалось, что у рассмотренных видов звуковая связь осуществляется в больших скоплениях животных. Именно это обстоятельство создает основные и специфические для каждого вида или группы видов трудности, мешающие акустическому общению. Причем большое значение имеет; не только численность или состав стада, но и особенности поведения животных внутри его. Помимо популяционной структуры видов, в ее самом широком смысле, на реализацию побуждения могут влиять и некоторые другие особенности биологии, например двигательная активность молодых, от которой зависит их участие в установлении взаимного контакта между родственными особями.

Наиболее сильны мешающие акустической связи факторы в лежбищных стадах ластоногих. Во-первых, выходящим из моря самкам приходится преодолевать плотный заслон лежащих животных, прежде чем они доберутся до своего щенка. Причем все залегающие животные, охраняя свои лежки, встречают проходящих мимо самок крайне агрессивно; чужие щенки задерживают их, принимая за своих матерей, а секачи пытаются включить в свой гарем. Во-вторых, шум моря и голоса одновременно кричащих животных создают крайне неблагоприятную акустическую среду, маскируя призывные крики. В-третьих, ограниченная по сравнению с копытными маневренность ластоногих на суше затрудняет родственным особям сближение даже в тех случаях, когда они опознали друг друга. И, наконец, у ластоногих очень длителен период перехода щенков к активному контакту с матерью, что удлиняет наиболее напряженный период коммуникативного процесса. Этот период длится у разных видов ушастых тюленей до месяца [Лисицына, 1980].

В стадах копытных, напротив, во время выращивания телят отсутствуют крайне обостренные агонистические взаимоотношения, столь характерные для лежбищного стада ластоногих. Самки копытных, приближаясь к теленку, не встречают со стороны соседей жесткой агрессивности. Брачный период не совпадает у них с ранним онтогенезом телят, так что в это время самцы не осложняют взаимоотношений самок с молодыми. Уровень абиогенных шумов в биотопах копытных гораздо ниже уровня шума, создаваемого морским прибором. А уровень шума, создаваемого голосами животных, даже в очень крупных стадах ниже, чем уровень шума на крупных лежбищах. Если в стадах копытных этот шум создается только призывными криками самок и телят, то на лежбищах ластоногих к призывным крикам щенков и самок прибавляются разнообразные громкие звуки, сопровождающие тер-

риториальное и брачное поведение остальных членов стада. В результате маскирующий эффект в стадах копытных меньше, чем на лежбищах ластоногих. Кроме того, на суше копытные обладают несравненно большей маневренностью, чем тюлени, что, конечно же, облегчает им взаимное сближение. И, наконец, у копытных значительно короче критический период, когда самки, оставляя телят, уходят пастись. Причем у яков и северных оленей этот период практически отсутствует.

Период раннего постнатального онтогенеза — чрезвычайно напряженный этап коммуникативного процесса, так как первое время инициатива по установлению звукового контакта принадлежит исключительно самке. Не менее существенно, что детеныши не сразу выучиваются узнавать голос матери [Арав, Плюснина, 1974]. Сайгачата начинают постоянно следовать за матерью лишь спустя 4—12 дней [Васенко, 1950; Раков, 1966; Фандеев, 1960; Банников, 1961; Рашек, 1974]. До этого времени они преимущественно лежат, затаившись, а самки два раза в сутки приходят к местам концентрации ягнят и призывными криками разыскивают их. У различных подвидов баранов (*Ovis ammon ssp.*)—предков домашних овец [Боголюбский, 1959]—ягнята начинают постоянно следовать за матерью на 4—7-й день после рождения [Мориц, 1931; Мекленбурцев, 1948; Насимович, 1961, Pfeffer, 1967; Сапожников, 1976], а по наблюдениям В. М. Антипина [1941] —на 10—15-й день. Но в отличие от сайгаков и баранов телята северных оленей и яков следуют за матерью не позже чем через сутки [Денисов, 1958; Баскин, 1976; Семенов-Тян-Шанский, 1977].

Интересно, что детеныши и самки моржей обмениваются друг с другом короткими, обычно объединенными в серии звуками, которые скорее можно назвать звуками контакта, чем призывными криками. По наблюдениям А. А. Кибальчича и Т. Ю. Лисицыной [1979], длительность звуков контакта моржат редко превышает 0,3 с. Отсутствие длительных призывных криков у моржей вполне соответствует особенностям их биологии. В противоположности ушастым тюленям самки моржей очень привязаны к своим детенышам [Fay, 1982, 1983]. Эта привязанность, ставшая легендарной, ярко описана многими авторами (см., например: [Минеев, 1946; Нансен, 1956]). Около двух лет самки не отпускают моржат от себя не только на ледовых залежках, но и в море и даже уводят их на глубину, прихватывая передними лапами или неся на спине (А. А. Кибальчич, устное сообщение). Во время зимовки и размножения моржи образуют многотысячные скопления. Но эти стада не держатся единой массой, подобно береговым лежбищам ушастых тюленей, а распадаются на отдельные группировки, включающие около тысячи особей, которые, в свою очередь распределяются на более мелкие группы — от нескольких сот до десятков или даже до нескольких единиц [Кибальчич, 1982].

Таким образом, чем сильнее мешающие акустическим связям факторы, тем больше длительность призывных криков. Их из-

менчивость, подобно изменчивости предупреждающего об опасности сигнала, находится под контролем экологических особенностей стимуляции и соответствует характеру ситуативных изменений. Но в отличие от предупреждающего сигнала особенности стимуляции в данном случае определяются не факторами среды, а структурой популяций и некоторыми другими особенностями биологии. Кроме того, экологические условия влияют не непосредственно на внутренние раздражители, вызывающие призывные крики, а на реализацию вызываемого этими стимулами возбуждения. В данном случае отбор направлен против факторов, мешающих реализации побуждения. И, чем более жестки мешающие факторы, тем более высокий уровень мотивационно-типологических градиентов закрепляется отбором. Из этого, конечно, не следует, что данный процесс не имеет предела. Длительность сигнала не может увеличиваться бесконечно, так же, например, как не может бесконечно увеличиваться скорость движения животных, хотя с адаптивной точки зрения такое увеличение возможно и было бы целесообразно. И, наконец, поскольку у многих видов призывные крики передаются на большие расстояния в условиях значительной зашумленности, особенно на лежбищах ластоногих, то можно предположить, что увеличение длительности звуковых реакций вызвано необходимостью повышения помехозащищенности передаваемого сообщения за счет временной суммации. Это явление хорошо известно в физиологической акустике (см., например: [Цвикер, Фельдкеллер, 1971; Физиология сенсорных систем, 1972]). Оно состоит в том, что при увеличении длительности звукового стимула порог обнаружения сигнала понижается. Временная суммация особенно эффективна в условиях высокого уровня маскирующих шумов. Но у большинства исследованных видов длительность призывных криков заметно выше той, которая необходима для использования временной суммации. Ее эффект наиболее выражен в диапазоне 200—300 мс, так как начиная с 500—700 мс кривая «сила — длительность» медленно затухает по экспоненте. Причем у разных видов кривые временной суммации удивительно однообразны. Например, у человека, дельфина, собаки и шиншиллы, т.е. у представителей четырех отрядов, млекопитающих, увеличение длительности тональной звуковой посылки с 25 до 200 мс вызывает понижение порога на 7—8 дБ [Макаров, 1963; Johnson, 1967, Бару, 1966; Henderson, 1969], но дальнейшее увеличение длительности почти не снижает порог обнаружения сигнала. Таким образом, с точки зрения физиологической акустики длительность призывных криков «избыточна», превышая целесообразную у большинства изученных видов (см. табл. 1) в 2—3 раза.

Ситуативные изменения брачных криков настоящих оленей как реакция на комплекс стимулов

Известно, что в брачный период самцы оленей издают громкие крики, слышные на расстоянии нескольких километров. Эти крики и сам период обычно называют ревом. Как звуковая реакция рев представляет собой совместный результат сильного внутреннего раздражения (половая мотивация) с внешним, исходящим от двух различных источников — брачных партнеров и соперников. Более того, в естественной обстановке оба внешних стимула нередко действуют одновременно, что отражается на характере ситуативных изменений.

Основная задача настоящего раздела состоит в том, чтобы показать изменение сигнала под влиянием обоих стимулов, связав их действие с некоторыми особенностями биологии оленей, характерными для периода рева, и среди них, прежде всего своеобразная структура размножающейся популяции, состоящей из гаремов — групп, в которых самки численно преобладают над самцами.

Считается, что брачные крики стимулируют развитие течки у самок и облегчают им поиск самцов [Darling, 1937; Цалкин, 1944; Саблина, 1955; Насимович, 1961; Федосенко, 1977]. Существует также мнение, что рев сокращает число стычек между самцами, заменяя их демонстрацией силы соперников посредством акустических ритуалов [Clutton-Brock, Albon, 1979]. Вопрос о сигнальной значимости рева нельзя считать окончательно решенным, но совершенно определенно он способствует концентрации размножающейся части популяции на ограниченной территории. Во всяком случае, брачные крики привлекают самцов, о чем известно очень давно и на чем построен один из наиболее старых способов охоты на оленей, когда охотник, имитируя брачные крики, подманивает самцов на расстояние выстрела.

Очевидный факт усиления звуковой активности оленей в брачный период подтверждает, что эта форма поведения находится под гормональным контролем. Согласно мнению Линкольна с соавторами [Lincoln et al., 1972], тестостерон регулирует, прежде всего, уровень агрессивности, способствуя созданию и поддержанию среди самцов иерархической структуры.

В брачных криках хорошо развиты мотивационно-типологические градиенты — временные и частотные параметры сигнала направленно меняются в очень широких пределах. Причем сигнал отличается явно выраженным социальным контекстом, так как мотивационные градиенты отражают реагирование самцов на присутствие брачных партнеров или соперников [Никольский, 1975].

В начале брачного периода самки держатся группами отдельно от самцов. В период гона самцы внедряются в группы самок, образуя таким образом гаремы. Число самок в гаремах различно и зависит от разных, не до конца еще выясненных причин. Например, у кавказского оленя в брачную группу входят 1—7 самок

[Насимович, 1936], у сибирского марала —1—14 [Дуламцэрэн, 1967], у тьяншаньского марала—1—8 [Федосенко, 1980], у бухарского оленя —1—4 (наши наблюдения в заповеднике «Тигровая Балка» ТаджССР), у крымских оленей —2—12 [Переладова, 1980]. В обычных условиях в коммуникативный процесс обсуждаемого периода вовлекается не менее десяти оленей разного пола и возраста, реализуя брачное поведение на площади 10—15 км². На этой территории можно выделить центр социальной активности (токовище), где наиболее часты контакты между животными и где происходит формирование брачных групп. Обычно это места концентрации самок или места, сообща используемые всем населением оленей данного района (например, солонцы). Существование центров, социальной активности в брачный период подтверждается не только непосредственными наблюдениями и регистрацией характерных для оленей следов жизнедеятельности (задиры на деревьях, участки выбитой земли), но и пространственно-временной динамикой рева [Никольский и др., 1975; Переладова, Никольский, 1975]. Образование гаремов — наиболее существенная особенность биологии оленей в период гона. Именно неравное соотношение полов в брачных группах создает предпосылки для повышения звуковой активности. Когда самец удерживает группу самок, это требует от него повышенного уровня агрессивности по отношению соперникам. У безгаремных самцов из-за сильного полового возбуждения и недоступности самок развивается состояние фрустрации. Оба эти состояния (фрустрация и агрессивность) сопровождаются усилением звуковой активности, но в ряду мотивационно-типологических градиентов они выражаются различными акустическими признаками.

Динамика ситуативных изменений брачных криков оленей очень сложна, что связано с большой напряженностью отношений между животными во время рева. Высокий уровень половой мотивации, присутствие брачных партнеров и соперников, быстрое перемещение животных по территории, разнообразные следы жизнедеятельности, оставляемые на токовище, приводят не только к усилению звуковой активности, но и к значительным изменениям звуковых реакций. Выделение всех возможных типологических вариантов рева очень сложно и вряд ли оправданно, представляя, скорее всего, невыполнимую задачу в силу континуальности мотивационных градиентов. Поэтому, чтобы установить наиболее общие закономерности типологических изменений, ранее мы выделили три основные модификации в брачных криках бухарских оленей (*Cervus elaphus bactrianus*): «призыв», «сближение» и контакт» [Никольский, 1975]. Названия модификаций отражают реакцию самцов на брачных партнеров или соперников. Модификации различаются распределением амплитуды в спектре, модуляцией частоты и числом звуков.

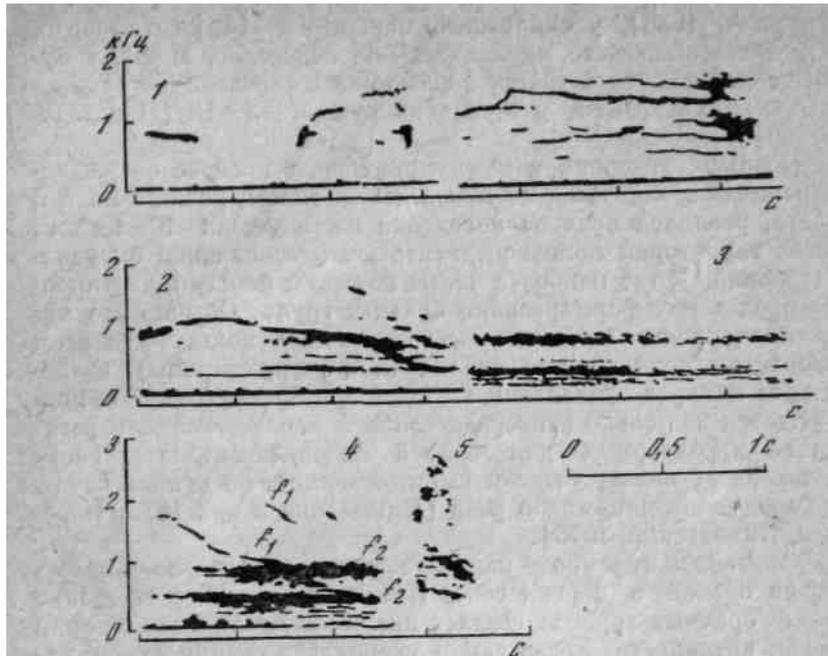


Рис. 17. Брачные крики и тревожный лай бухарского оленя. Основные варианты брачных криков

1 — «призыв»; 2—«сближение» 3 — «контакт»; 4 — совмещенный вариант «призыв-сближение»; f_1 — частотные составляющие, характерные для вариантов «призыв»; f_2 — то же, для вариантов «контакт»; 5 — тревожный лай

Модификации «призыв» и «сближение» (рис. 17, 1, 2) представляют собой у бухарских оленей относительно высокие звуки, которые в литературе принято называть собственно ревом Их можно объединить в группу, противопоставив модификации «контакт», так как основная энергия сосредоточена у них в одной области частот, в диапазоне от 500 до 1500 Гц. Модификация «контакт» звучит как глухое рычание, а основная энергия в ее спектре сосредоточена в более низком диапазоне, который обычно не превышает 500 и редко достигает 700—800 Гц (рис. 17, 3).

Но и крайние варианты первых двух модификаций тоже различаются между собой. «Призыв» в отличие от модификации «сближение» нередко состоит более чем из одного звука. Чаще их три, но может быть от двух до пяти, хотя пять встречаются крайне редко. Другое отличие состоит в модуляции частоты. Для второго звука модификации «призыв» характерно быстрое нарастание частоты. Третьего звука у этой модификации может и не быть, а если он или последующие присутствуют, то отличаются от модификации «сближение» только деталями. Для начала модификации «сближение» и третьего звука модификации «призыв» ха-

характерно плавное нарастание частоты или отсутствие модуляции и медленное понижение частоты к концу звука. Нередко модификация «призыв» начинается с очень короткого звука, после которого обязательно следуют еще один-два или больше. Между ситуациями, вызывающими модификации «призыв» и «сближение», нет четкой границы, но «призыв» более характерен для случаев близкого присутствия относительно недоступных самок. Т. е. эта модификация более определенно отражает состояние фрустрации самцов с высоким уровнем половой мотивации. Она, прежде всего, характерна для быков «эскорта», окружающих группу самок с гаремным самцом. Высокая частота повторений модификации «призыв» наблюдалась, например, у самца, который подходил близко к строениям кордона заповедника, когда около них держалась группа прирученных самок. Проявляя повышенную звуковую активность, самец, тем не менее, не решался перейти на ярко освещенную (ночью) площадь, отделяющую его от самок, и приблизиться к ним.

И отличие от модификации «призыв» модификация «сближение» выражает состояние фрустрации, вызванное стимулами близкого присутствия самок, но с элементами агрессивности по отношению к соперникам. Это обычный крик самцов, идущих к токовищу. Особенно часто олени издают его в ответ на рев другого самца или при сближении соперников. На рис. 17, 2 показана сонограмма крика, которым олень отвечал на приближение периодически ревушего соперника. Когда быки сблизались на расстояние приблизительно 20 м, модификация «сближение» перешла в модификацию «контакт» (рис. 17, 3). Кроме перечисленных выше отличий, она характеризуется увеличением энергии в низкочастотной области, что сближает ее с модификацией «контакт». Модификация «контакт» чаще всего издают гаремные самцы, реагируя на близкое присутствие соперников. Стимулы близкого присутствия различны. Например, модификация «контакт» может быть ответом на рев, услышанный на близком расстоянии, или на визуальное обнаружение соперников. Так, на рис. 17, 3 представлена сонограмма модификации «контакт», записанной в момент, когда бык во время назо-анального контакта с самкой обнаружил приближение двух взрослых самцов. Эту модификацию часто провоцирует шум веток или тростника, создаваемый приближающимся оленем, вероятно, не последнюю роль играют в данном случае и запахи. Наблюдая оленей на токовище, нетрудно видеть, низкие звуки данной модификации удерживают соперников на расстоянии, сокращая вероятность столкновений. Эта модификация совершенно определенно выражает агрессивность соперников по отношению друг к другу. Выразительность звука исполняют опущенные вниз рога и боковой взгляд «исподлобья». При модификациях «призыв—сближение» голова поднята вверх или же шея вытянута горизонтально.

Таким образом, в спектре модификации «контакт» в отличие от двух других модификаций преобладают низкие частоты, а в мо-

дификации «сближение» — выраженная в разной степени тенденция к понижению частоты. Но, как показывает спектральный анализ, модификация «контакт» не находится в одном континуальном ряду с модификациями «призыв» и «сближение». Переход из одного состояния в другое сопровождается появлением не просто промежуточных спектров, а совмещением двух спектральных характеристик, что возможно только при одновременной работе двух акустических источников [Никольский, 1975]. Такова, например, звуковая реакция ревущего (модификации «призыв—сближение») самца на приближение соперника или наблюдателя, если они не обнаружены визуально, но; олень слышит шум веток и тростника. Динамический спектр крика в этом случае содержит признаки одновременно двух модификаций — «сближение» и «контакт» (рис. 17, 4). Частотная составляющая, характерная для модификаций «призыв—сближение» (f_1 , рис. 17, 4), модулирована, частота понижается, в то время как частотная составляющая, свойственная модификации «контакт» (f_2 , рис. 17, 4), не модулирована. Т. е. характеристика каждой из составляющих имеет взаимно независимые частотно-временные параметры, что, собственно, и подтверждает одновременную работу двух акустических источников. Обсуждение анатомо-физиологических механизмов подобного феномена выходит за пределы нашей задачи. В данном случае важно подчеркнуть, что «призыв—сближение» и «контакт» отражают действительно разные линии поведения, а не уровни одной мотивации. В целом мотивационно-типологические градиенты брачных криков самцов бухарских оленей можно представить не как замкнутый цикл и не как единый ряд уровней возбуждения, а как производное двух линий поведения — линии фрустраций и линии агрессивности. Если исходить из акустических признаков, то в сигнале этого подвида преобладает линия фрустрации: модификации «призыв — сближение» встречаются заметно чаще модификации «контакт». Как будет показано ниже, при обсуждении географической изменчивости, линия фрустрации выражена в еще большей степени в брачных криках маралов и вапиту. Напротив, у западных форм (кавказского, крымского, карпатского и европейского оленей) преобладает линия агрессивности. Рев западных подвидов состоит преимущественно из низкочастотных, слабомодулированных звуков, что более соответствует модификации «контакт». (Подробнее признаки брачных криков разных подвидов описаны ниже, при обсуждении географической изменчивости.)

Так, на рис. 18, 1 показана сонограмма серии звуков (образование серий характерно для брачных криков западных подвидов гаремного самца крымского оленя *C. e. brauneri*, реагирующего на приближение соперника (магнитные записи звуковых реакции выполнены О. Б. Переладовой). Вся энергия сосредоточена в диапазоне до 500 Гц. Этот сигнал по характеру ситуации и особенностям спектра вполне соответствует модификации «контакт» бухарских оленей. На том же рисунке (18, 2) показана сонограм-

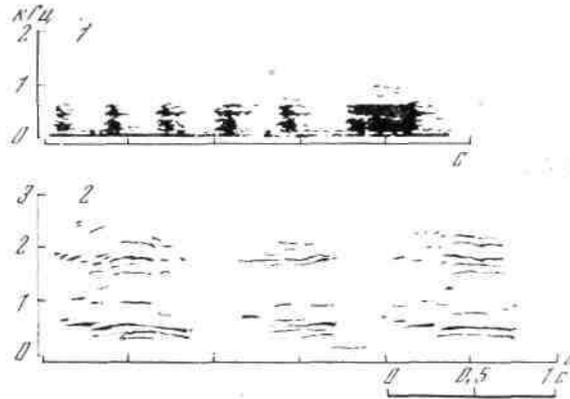


Рис. 18. Брачные крики крымского оленя 1 — «контакт»; 2 — «призыв»

ма крика, который соответствует модификации "призыв": олень находился около группы самок и гаремного самца. В этом крике, как и в аналогичной модификации бухарского оленя, энергия сосредоточена в более высоком диапазоне частот. Однако частотная модуляция выражена слабо, а общий характер спектра обеих модификаций брачного крика крымского оленя говорит о том, что все мотивационные градиенты у этого подвида реализуются одним, более характерным для модификации «контакт» акустическим источником. Но этот факт вряд ли говорит о том, что в сигнале данного подвида выражена лишь одна линия поведения — линия агрессивности. Согласно мнению О. Б. Переладовой [1979], у крымского и кавказского оленей в отличие от бухарского мотивационные градиенты в большей степени выражаются во временных, чем в спектральных, различиях. Линии фрустрации у них выражаются в основном временными, а не спектральными особенностями. Ситуативные изменения рева западных подвидов пока слабо исследованы и поэтому не обсуждаются подробно. Но, во всяком случае, очевидно, что формирование серий, т. е. сигнала с определенным ритмическим рисунком, открывает в принципе большие возможности для кодирования информации на временной основе в сочетании со спектральной. Кстати, и Килей [Kiley, 1972] обратила внимание, что развитие фрустрации у копытных приводит к формированию или серий, или длительных криков.

Таким образом, если у бухарского оленя или у других восточных подвидов совмещение линий поведения реализуется в основном совмещением спектральных характеристик, то у крымского оленя и других западных форм — совмещением временных параметров, прежде всего ритмической организации со спектральными, что, вероятно, и приводит к своеобразной форме сигнала, представляющего собой серии слабомодулированных по частоте зву-

ков. Однако явное преобладание низких частот все-таки заставляет предположить, что западные подвиды в большей степени, чем восточные, демонстрируют агрессивность.

Брачные крики как мотивационно-типологический феномен представляют собой, скорее всего, закрепленное отбором крайнее выражение реактивности животных к двум разным стимулам, к брачным партнерам, самкам, и к соперникам-самцам. Причем сигнальная значимость звуковых реакций проявляется, как уже говорилось, неоднозначно, и, для того чтобы понять их истинную роль, необходимо выяснить суммарный эффект, который они производят на популяцию. Однако решить эту задачу в настоящее время пока не удастся.

Возникает вопрос: какая из двух линий поведения явилась исходной для данной звуковой реакции вообще? Чтобы ответить на него, необходимо выяснить, какие причины приводят в данном случае к усилению агрессивности и к развитию состояния фрустрации и какая из поведенческих линий с большей вероятностью закрепляется отбором.

Главным условием развития обеих поведенческих линий должны быть особенности популяционной структуры оленей в начале брачного периода. Как говорилось выше, самки в это время держатся группами отдельно от самцов. Эта устойчивая структура существует в брачный период независимо от гаремного самца. Члены группы вместе пасутся и вместе уходят от опасности. Гаремный самец внедряется в группу и не пускает в нее соперников. Так создается ситуация, при которой, с одной стороны, необходима демонстрация агрессивности, а с другой, как следствие успеха гаремного самца, — образуется «эскорт» потерпевших пораженных соперников, у которых развивается состояние фрустрации из-за высокого уровня полового возбуждения и недоступности самок.

Принимая эту модель, можно предположить, что первичную основу брачных криков составляет агрессивность, а не фрустрация, так как вероятность оставления потомства более высока у самцов, способных удержаться в группе самок, демонстрируя именно агрессивность. В этом случае гипотеза Клаттон-Брока и Альбона [Clutton-Brock, Albon, 1979] о сигнальной значимости брачных криков оленей кажется наиболее вероятной.

Напомню, что Клаттон-Брок и Альбон считают, что в брачный период рев у оленей заменяет реальные стычки. Эта гипотеза основана на соответствии (как считают ее авторы) признаков сигнала силе соперников. Но тогда возникает вопрос о роли фрустрации в развитии брачных криков. Пытаясь на него ответить, следует иметь в виду, что фрустрация наиболее характерна для тех самцов, которые имеют минимальные шансы для спаривания, уступая соперникам в агрессивности. В большинстве случаев, но не всегда это молодые олени, составляющие большинство в гаремном «эскорте». Поскольку они сосредоточены в зоне социальной активности их крики будут привлекать рассеянных на территории самцов именно сюда, где находится основная часть размножающейся попу-

ляции прежде всего самки, тем более что модификация «призыв» заметно громче модификации «контакт». Создается ситуация, когда находящиеся в состоянии фрустрации самцы фактически маркируют группы самок в брачный период. Этим самцов характеризуют два важных качества — высокий уровень половой мотивации и, как следствие этого, значительная звуковая активность. Демонстрируя фрустрацию, самцы гаремного окружения не оставляют после себя потомства (вернее, их участие в размножении невелико). Но в будущем, по мере того как их статус повышается они, вероятно, становятся более агрессивными. Важно, что в данном случае оба состояния — агрессивность и фрустрация контролируются общим гормональным механизмом, устанавливающим соответствие между уровнем половой мотивации и звуковой активностью самцов. Что же касается конкретных проявлений звуковой активности, то они, скорее всего, являются следствием действия внутреннего раздражения, вызывающего половую мотивацию, с внешними стимулами, такими, как социальные признаки соперников. Если уровень половой мотивации (внутреннего раздражения) определяет общую звуковую активность, то социальные признаки соперников — конкретное соотношение различных модификаций. Вероятнее всего, отбор, ведущий к формированию брачных криков как специфической демонстрации, направлен (1) на установление соответствия между уровнем половой мотивации и общей звуковой активностью и (2) на установление соответствия между уровнем агрессивности по отношению к соперникам и признаками сигнала. Эти два направления взаимосвязаны и, как уже говорилось, являются следствием популяционной структуры вида. Именно неравное соотношение полов в брачных группах способно вызвать оба состояния. Причем и то и другое связаны с высоким уровнем половой мотивации. У косуль, которые нередко разделяют с оленями одни и те же биотопы, но для которых не характерно образование многочисленных брачных групп [Насимович, 1961; Данилкин, 1978; Смирнов, 1978], рев как специфическая демонстрация отсутствует, хотя в брачный период косули и проявляют повышенную звуковую активность [Данилкин, 1977, Смирнов, 1978]. Косвенным подтверждением мотивационной специализации рева могут служить типологические отличия звуковых реакций, вызванных неадекватными половой мотивации раздражителями, например, отличие тревожного лая от брачных криков. Этот сигнал, описанный нами ранее [Никольский, 1975], характеризует защитное поведение как самцов, так и самок и встречается у всех подвидов настоящих оленей. Подобно предупреждающему об опасности сигналу дневных грызунов открытых пространств, тревожный лай связан с двумя стремлениями — с исследованием и бегством [Никольский, 1970]. Но в отличие от реакции грызунов исследовательская реакция оленей при появлении потенциальной опасности имела некоторые особенности. Обнаружив неподвижно стоящего на маскирующем фоне растительности наблюдателя, они нередко прис-

тально всматриваются, влаивая и тем самым провоцируя объект беспокойства выдать свои намерения. Аналогичную точку зрения высказал ранее Уаринг [Waring, 1969] относительно защитного поведения американских вилорогов (*Antilocapra americana*) и А. А. Данилкин [1977], обсуждая поведение косуль. Сигнальная значимость тревожного лая вполне определена и подтверждается многочисленными наблюдениями. Этот звук настораживает находящихся поблизости оленей, предупреждая их о возможной опасно-

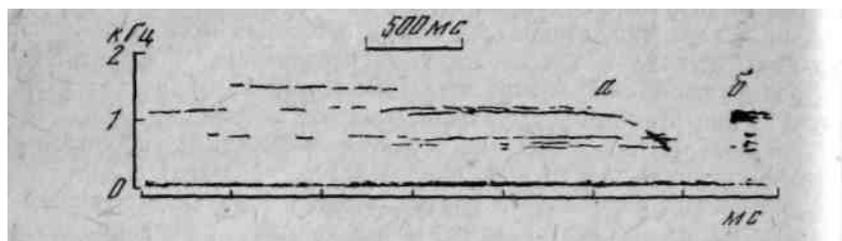


Рис. 19. Брачный крик (а) и тревожный лай (б) алтайского марала (одной особи)

сти и повышая таким образом бдительность популяции. Неоднократно удавалось наблюдать, как во время активного рева, когда крики самцов не замолкали ни на минуту, лай оленя, обнаружившего наблюдателя, на 10—15 мин полностью обрывал брачные крики соседей в радиусе сотен метров.

Полевые наблюдения за поведением бухарских оленей и маралов, а также электроакустический анализ самих сигналов говорят о том, что тревожный лай и брачные крики относятся к различным функциональным классам. Во-первых, нам ни разу не удалось наблюдать, чтобы олени реагировали лаем на присутствие самок или соперников. Во-вторых, если ревущий самец обнаруживает наблюдателя и лает, т. е. в брачный период реагирует на появление сильного, но неадекватного половой мотивации раздражителя, то он обрывает свой рев, а следующий за ревом лай сильно отличается от него, так что не остается никаких сомнений в различном характере мотивационных состояний. В подобных случаях не происходит ни совмещения признаков, подобного тому, что было показано при совмещении мотивационно-типологического комплекса «призыв — сближение» с модификацией «контакт» (см. рис. 17), ни формирования промежуточных вариантов. Например, на рис. 17,4 было показано, что приближение соперника или наблюдателя к ревущему самцу, если они не опознаны им, приводит к совмещению признаков сигнала, так что динамический спектр крика в этом случае содержит признаки одновременно двух модификаций — «призыв сближение» и «контакт». Но если олень обнаруживает наблюдателя, то эта модификация резко переходит в обычный в таких случаях лай. Так, на рис. 19 изображена сонограмма брачного крика (модификация «сближение», соперники сошлись метров на 100) алтайского марала и лай этого же зверя, заметившего наблюдате-

ля. И хотя лай последовал всего лишь через несколько секунд после рева, признаки обоих криков резко различаются как по временным, так и по спектральным параметрам. Таким образом, брачные крики настоящих оленей, скорее всего результат своеобразной популяционной структуры вида в период гона. Центральным моментом этой структуры является образование гаремов, основу которых составляют группы самок, существующих независимо от гаремного самца еще до брачного периода и сохраняющиеся в период гона. Данная популяционная структура является, по нашему мнению, причиной не только высокой звуковой активности самцов, но и особенностей ситуативных изменений сигнала, которые отражают две линии в поведении оленей. Характер ситуативных изменений в каждой из них имеет противоположную направленность в зависимости от того, каким из внешних стимулов вызвана звуковая реакция: усиление реакции на половых партнеров сопровождается повышением частоты, увеличением частотной модуляции и образованием серий, а усиление реакции на соперников — понижением частоты. Одновременное действие стимулов приводит к совмещению частотных (или частотных и временных) характеристик звуковых реакций.

Отличительная черта брачных криков — редкий по широте диапазон ситуативных изменений. Отбором поддерживаются не только крайние формы выражения звуковых реакций, но и многочисленные промежуточные варианты. Этот факт противоречит точке зрения Мортон [Morton, 1977] согласно которой у птиц и млекопитающих только в сигналах ближнего контакта отбором закрепляются промежуточные типы звуков. Противоречие вызвано тем, что Мортон исходит из зрительного восприятия животными друг друга, в то время как у оленей ситуативные изменения брачных криков обусловлены не только зрительным, но также звуковым и запаховым восприятием соперников и половых партнеров.

Происхождение двух типов предупреждающего об опасности сигнала из единого мотивационно-типологического ряда звуковых реакций

По нашему мнению, мотивационно-типологические градиенты представляют собой потенциал реакций, который используется видами в качестве основы для расширения репертуара коммуникативных сигналов. Причем начальное направление развития вновь возникающих звуковых реакций определяется характером ситуативных изменений. В качестве примера, иллюстрирующего расширение репертуара коммуникативного поведения, обсуждаются особенности формирования двух типов предупреждающего об опасности сигнала у арктических сусликов и некоторых американских видов.

Согласно наблюдениям американских и канадских авторов [Pitch, 1948; Mayer, 1953; Balph, Balph, 1966; Steiner, 1970; Melhior, 1971; Turner, 1973; Sherman, 1977; Owings, Virginia, 1978],

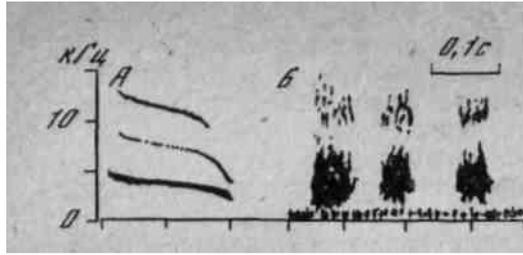


Рис. 20. Звуковая реакция арктического суслика на опасность с воздуха (А) и на наземных врагов (Б) [по Melchior, 1971]

суслики разных видов (*Citellus armatus*, *C. beechey*, *C. belding*, *C. columbianus*, *C. parryi*) по-разному реагируют на пернатых и наземных хищников. Наиболее яркие отличия проявляются в спектральных особенностях сигнала. Если в реакции на наземных врагов спектр сигнала преимущественно широкополосный, с шумовым заполнением, то на воздушных — гармонический.

У большинства видов сусликов Евразии разделение спектра и шумовой и гармонической обнаружить не удалось. Во всех случаях независимо от характера стимуляции спектр их сигнала гармонический [Никольский, 1979а]. Исключение составляют лишь длиннохвостые суслики - арктический и азиатский. Но они занимают обособленное положение по отношению к остальным видам сусликов Евразии и тяготеют к американским видам [Воронцов, Ляпунова, 1969]. Более того, арктические суслики распространены не только в Восточной Сибири, но и на северо-западе Соединенных Штатов [Громов и др., 1965], т. е. популяции, разделенные Беринговым проливом, конспецифичны.

Наиболее определенно на различных формах предупреждающего сигнала у арктического суслика настаивает Мельхиор [Melchior, 1971], который описал у этого вида две абсолютно дискретные друг относительно друга звуковые реакции — на опасность воздуха и на наземных врагов (рис. 20). (Мельхиор использует устаревшее латинское название *C. undulatus*. В настоящее время для арктического суслика более принято название *C. parryi*, в то время как *C. undulatus* оставлено за азиатским длиннохвостым сусликом.

Позднее появились работы [Owings, Virginia, 1978; Leger, Owings 1978; Leger, et. at., 1979], посвященные звуковому предупреждению об опасности у калифорнийских сусликов (*C. beechey* по принятой в США номенклатуре — *Spermophilus beechey*). У этого вида хотя и существуют те же две формы предупреждения об опасности, но оказалось, во-первых, что между ними возможны промежуточные типологические варианты, а, во-вторых, наземные враги сусликов, например собака, совершая резкие движения, способны вызвать звуковую реакцию более характерную для сигнала, предупреждающего о появлении пернатых хищников, чем наземных врагов. Кроме того, в работах тех же и некоторых других авторов (см. ниже) показано, что конспецифичные контакты у сусликов разных видов сопровождаются звуковыми реакциями, вполне идентичными звуковым реакциям на наземных хищников.

Эти факты указывают, по нашему мнению, на связь двух форм предупреждающего об опасности сигнала с определенными точками мотивационно-типологического ряда, отражающего широкий спектр отношений между стимулом и реакцией. А основным (и, видимо, первичным) релизером звуковой реакции на опасность с воздуха оказываются не конкретные формы стимулов, а любое движение вблизи сусликов. Согласно Мельхиору [Melchior, 1971], арктические суслики для предупреждения об опасности используют или короткие (0,05 с) широкополосные звуки (чеканье, chat), или более длительные (от 0,16 до 0,25 с) свисты с гармонической структурой спектра. Частота свистов модулирована — основная частота понижается примерно от 4 до 2 кГц (см. рис. 20). Широкополосные звуки, которыми суслики реагируют на появление наземных врагов, обычно организованы в серии, по три в каждой. Если враг приближается к суслику и особенно если суслик вынужден уйти от угрожающе близкого присутствия опасности в нору, то число звуков в серии увеличивается до пяти и более. Широкополосные звуки могут быть вызваны появлением в поле зрения сусликов лисицы, волка, росомахи или человека. Свистами суслики реагируют на появление крупных птиц, таких, как соколы, совы, орлы, поморники, а иногда вороны или чайки. Обычно сигнал ограничен одним звуком, но если пернатый враг остается на небольшом расстоянии в поле зрения сусликов, то свисты могут повторяться с интервалами от 6 до 8 с. Последнее очень важно, так как говорит в пользу глубокой функциональной специализации сигнала. Особенно интересно в этом отношении следующее наблюдение Мельхиора: когда болотная сова (*Asio flammeus*) опустилась недалеко от суслика, то он за полторы минуты издал 18 свистов и замолчал лишь после того, как птица улетела. В данном случае интересно именно то, что суслик адекватно реагировал даже на неподвижного пернатого хищника. Это свидетельствует о том, что стимулом, вызвавшим звуковую реакцию с гармонической структурой спектра, может быть не только движение птицы, но и просто ее присутствие. Данное наблюдение тем более интересно, поскольку, как будет показано ниже, у арктического и калифорнийского сусликов релизером сигнала на опасность с воздуха может быть всякое резкое движение, не имеющее отношения к пернатым хищникам, например стремительный бросок собаки или резкое движение наблюдателя на небольшом расстоянии от грызунов. Но Мельхиор описывает и другой случай, когда суслик реагировал сериями строенных широкополосных звуков на сокола (вид не указан), который перемещался вблизи него по земле. Главное, подчеркивает Мельхиор, суслики реагируют на пролетающих птиц только свистом, и, таким образом, движение птицы остается все-таки основным стимулом, вызывающим данную форму предупреждающего сигнала. Согласно устному сообщению Н. А. Формозова, аналогично ведут себя и азиатские длиннохвостые суслики, которых он на-

блюдал в Монголии. Формозов сообщает, что если хищник (пустельга или коршун) продолжал кружить над поселением сусликов, то после первых криков следовала длительная пауза, видимо, все зверьки скрывались в норах. В тех случаях, когда хищная птица улетала прочь от поселения, то чаще всего один, а иногда и два сулика, стоя столбиком, продолжали свистеть с довольно постоянным ритмом. Такие ряды содержали до 10 и более криков. Всякий раз сулики продолжали кричать некоторое время после того, как хищник окончательно скрывался.

Полученные результаты Мельхиор обсуждает в аспекте локализуемости сигнала, ссылаясь при этом на широко известную гипотезу Марлера [Marler, 1959]. Согласно гипотезе Марлера у птиц существует два типа тревожных криков— «на сову» и «на ястреба». Крик «на сову», или сигнал на опасность с земли, — это короткие звуки с широким диапазоном частот, которые, по мнению Марлера, легко локализовать. Крик «на ястреба», или сигнал на воздушного врага, представляет собой более длительные, узкополосные, слабомодулированные звуки, напоминающие свист. Эти звуки трудно локализовать. Подобная точка зрения поддерживается и другими авторами. Венкль [Vencl, 1977], например, работу, посвященную тревожным крикам тамаринов (*Saguinus fuscicollis*), так и назвал: «Случай конвергенции звуковых сигналов между мармозетками и птицами». На наземного врага (чучело филина) тамарины отвечали короткими, очень глубоко модулированными по частоте звуками, на воздушного хищника (низко пролетающих над вольерой крупных чаек) — более длительными, узкополосными, немодулированными свистами. Позже Браун с соавторами [Brown et al., 1978] уже в связи с общей проблемой локализуемости звуковых сигналов у млекопитающих показал, что макак резус (*Macaca mulata*) и свинохвостый, макак (*M. me-nestrina*) действительно лучше локализуют глубокомодулированные звуки, чем немодулированные.

Тем не менее, точка зрения Мельхиора не кажется убедительной. Во-первых, у арктических сусликов сигнал на наземного врага шумовой, в то время как аналогичный сигнал у птиц чаще гармонический, где широкая полоса частот достигается благодаря глубокой модуляции. Во-вторых, аналогичный сигнал на пернатого хищника у калифорнийских сусликов нередко отличается глубокой модуляцией частоты. Кроме того, как будет показано ниже, сигналы многих видов высокоспециализированных короткохвостых сусликов Евразии не очень сильно модулированы по частоте, хотя этими звуками они реагируют на появление наземных врагов. И, наконец, наблюдая сусликов, мы убедились, что сигналы на наземных врагов, как у арктического, так и у азиатского длиннохвостого сулика трудно локализовать, особенно в глубину. Следует также иметь в виду, что звуковое предупреждение об опасности — это, прежде всего индивидуальная реакция на стимул. В реальной обстановке источник сигнала сообщает о том, в каком месте по отношению к нему, а не к реципиенту находится хищник.

В результате источник сигнала может дезориентировать соседей, которым адресован сигнал. Это важное обстоятельство очень часто игнорируется при обсуждении группового защитного поведения, в результате чего предупреждающему об опасности сигналу приписывают несвойственные ему и явно преувеличенные функции. Аналогия с птицами ошибочна еще и потому, что суслики в отличие от птиц не сбегаются к наземному врагу, демаскируя его, а напротив, стараются его избежать. Наблюдения Мельхиора в некоторых деталях противоречат наблюдениям другого американского автора — Карла [Carl, 1971]. Карл приводит только словесное описание сигнала, но в данном случае этого вполне достаточно. Так, на наземного врага арктические суслики, по Карлу, реагируют серией звуков от «чик-чик» до (если опасность возрастает) «чеек-чик-чик-чик», что вполне согласуется с наблюдениями Мельхиора. Но в отличие от Мельхиора Карл наблюдал, что суслики игнорировали многих крупных птиц, пролетающих над изучаемой территорией, а птицы на земле вызывали тот же ответ, что и лисица (серию широкополосных звуков, чеканий, а не свистов). Эту реакцию автор называет «тревожным криком» (alarm call). Но, кроме тревожных криков, Карл в качестве самостоятельной звуковой реакции выделил «крик испуга (fright call) — высокие не металлические короткие визги (squeal), издаваемые один, два или редко три раза в сериях. Эти крики суслики издают «перед лицом неожиданно появившейся или предполагаемой опасности или при неожиданном изменении уже имеющейся опасности». Этот звук обычно удавалось услышать, когда сусликов резко вытряхивали из живоловок или когда они неожиданно обнаруживали наблюдателя, лежащего на расстоянии менее 1 м в кустах около их норового холмика. Кроме того, крики испуга суслики издают, когда лисица неожиданно выпрыгивает из-за укрытия. Иногда к сусликам, кормящимся в углублении снега, можно было подойти менее чем на 3 м. Но, внезапно заметив наблюдателя, они с одиночными криками испуга устремлялись в нору. Совершенно ясно, что Карл описал те же две формы предупреждающего сигнала, что и Мельхиор, но только в менее специфических ситуациях. По наблюдениям Мельхиора, признаки сигналов на наземного врага и на опасность с воздуха находятся в большинстве случаев в полном соответствии со спецификой стимула. По пашням Карла, сигнал, аналогичный звуковой реакции, описанной Мельхиором как реакция на пернатых хищников, представляет собой всего лишь реакцию на любые резкие движения или на быстрое изменение стимула. Наблюдения обоих авторов, дополняя друг друга, подтверждают мнение о том, что основным релизером сигнала на опасность с воздуха является быстрое движение стимула. Очевидно, именно этот признак характеризует низко пролетающих пернатых хищников. Аналогично реагируют и суслики Белдинга (*Citellus beldingi*). Так Турнер [Turner, 1973], выделив у этого вида те же две фор-

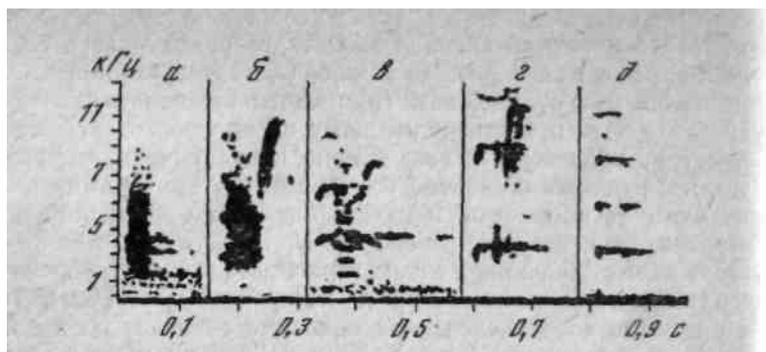


Рис. 21. Варианты предупреждающего об опасности сигнала калифорнийского суслика

От широкополосных звуков (а), которыми суслики обычно реагируют на наземных врагов, до «свистов» (д) с гармонической структурой спектра, которыми суслики чаще реагируют на пернатых хищников или на всякое резкое движение [по Owing, Virginia, 1978]

мы предупреждающего об опасности сигнала (дается лишь словесное описание его признаков), замечает, что сигнал на опасность с воздуха подается обычно на летящего хищника, но несколько раз он слышал этот сигнал от сусликов, неожиданно близко столкнувшихся с собакой или с ним.

По мнению Н. А. Формозова (устное сообщение), неожиданно близкая встреча с наблюдателем может вызвать ряд свистов, характерных для реакции на пернатых хищников, и у азиатских длиннохвостых сусликов.

У калифорнийских сусликов, судя по описанию Оуингса и Вирджинии [Owings, Virginia, 1978], промежуточные варианты сигнала отличаются большим разнообразием, чем у арктических. Однако крайние элементы ряда в сигналах обоих видов различаются лишь деталями. На опасность с воздуха калифорнийские суслики реагируют также одиночными свистами (средняя длительность свистов 136,7 мс, спектр гармонический, основная частота 3,5—4,0 кГц). Но в отличие от сигнала на опасность с воздуха у арктического суслика частотная модуляция здесь выражена слабо (рис. 21). На наземных хищников калифорнийские суслики реагируют одиночными звуками или чаще сериями звуков, до семи в каждой. Длительность отдельных звуков около 100 мс. Спектр меняется в широких пределах — от широкополосного до почти гармонического. Основная особенность промежуточных вариантов состоит в том, что они совмещают в себе в различных соотношениях шумовые и гармонические компоненты. Гармоническая составляющая в этих случаях модулирована (иногда очень сильно) в отличие от гармонической составляющей звуковой реакции на опасность с воздуха. При увеличении «уровня возбуждения» возрастает длительность звуков, их число в серии и частота повторений; одновременно спектр становится менее шумовым и более гармоническим, причем глубина частотной модуляции воз-

растает «Уровень возбуждения» сусликов авторы связывают с поведением, стимула в основном собаки, которую использовали как наземную опасность. Этот уровень возрастал при сокращении расстояния между ними и собакой или в тех случаях, когда собака делала резкие броски в их сторону. Оказалось, однако, что абсолютной связи между формой стимула и акустическими признаками сигнала не существует, так как в четырех случаях в ответ на резкий бросок собаки суслики реагировали одиночными свистами, скрываясь в норах, а не сериями звуков с шумовым заполнением спектра. С другой стороны, в одном случае в ответ на низко пролетающего хищника суслики издали серию широкополосных звуков. В работе, посвященной только одиночным свистам калифорнийских сусликов, Легер с соавторами [Leger et. al., 1983] показали, что суслики, хотя и реагируют свистами в основном на низко пролетающих пернатых хищников, в 17 из 126 случаев издавали этот звук и на присутствие млекопитающих, таких, как рысь, чернохвостый олень, койот и американский барсук, но только тогда, когда млекопитающие резко двигались или близко подходили к сусликам. Таким образом, у калифорнийских сусликов, как и у арктических, характер ситуативных изменений (за исключением модуляции гармонической составляющей) тот же, а основным релизером, вызывающим одиночные свисты с гармонической структурой спектра, является резкое движение стимула. У калифорнийских сусликов, кроме того, следствием всякого быстрого изменения стимула оказывается сокращение шумовой компоненты в спектре сигнала на опасность с земли и увеличение гармонической составляющей. Все вместе позволяет предположить, что основу сигнала на опасность с воздуха составляет конечный элемент мотивационно-типологического ряда, основным признаком которого является гармоническая структура спектра. Причем, судя по результатам работы Мельхиора, в сигнале арктического суслика наблюдается более высокий уровень функциональной специализации: арктические суслики специфически реагируют не только на низко пролетающих крупных птиц, но в отдельных случаях и на птиц, сидящих на земле. Не исключено, конечно, что случай реагирования суслика на сидящую сову мог быть следствием индивидуального опыта конкретной особи или продолжением реакции суслика, возбужденного пролетающей птицей. Но о более высокой функциональной специализации сигнала данного вида по сравнению с сигналом калифорнийского суслика свидетельствует и то, что предупреждающий об опасности сигнал арктического суслика отличается большей дискретностью акустических признаков, т. е. меньшим развитием промежуточных вариантов. Если же основным релизером специфической звуковой реакции на пернатых хищников является у американских сусликов (включая арктического и азиатского длиннохвостых) резкое движение на близком расстоянии или неожиданное появление стимула,

то можно предположить, что стимулы, по форме очень далекие от пернатых хищников, могут вызвать реакцию более характерную для сигнала на низко пролетающих хищных птиц, чем на наземного хищника. Это предположение подтверждают полевые наблюдения, проведенные нами над арктическими сусликами, населяющими Чукотку.

Наблюдения проводили в июле-августе 1979 г. на п-ве Чукотка, в окрестностях пос. Янракыннот. Чтобы вызвать звуковую реакцию, в одних случаях наблюдатель стоял неподвижно на расстоянии нескольких десятков метров от грызуна, в других — на расстоянии 3—15 м резко взмахивал рукой или бросал в сторону сусликов некрупный предмет.

Сонограммы звуковых реакций на неподвижно стоящего наблюдателя получены с магнитных записей сигналов 41 особи. По совокупности признаков этот тип мало отличается от описанной Мельхиором [Melchior, 1971] реакции арктического суслика на наземных врагов. Во всех случаях сигнал представляет собой серии из 2—5, чаще 3—4 звуков. Сонограмма типичной серии сигнала арктического суслика с Чукотки показана на рис. 22, б. Первый в серии звук состоит из двух спектральных составляющих — гармонической и шумовой. Основная частота гармонической составляющей обычно несколько меньше 2 кГц. Характеристика частотной модуляции имеет форму параболы. Во всех последующих звуках гармоническая составляющая отсутствует. Длительность первого в серии звука около 70 мс, последующих — около 30. Временные интервалы между звуками внутри серий тоже около 30 мс.

В сигнале арктического суслика с Аляски, согласно описанию Мельхиора (см. рис. 20), гармоническая составляющая в первом в серии звуке отсутствует, а длительность импульсов несколько больше и равна 50 мс, что может быть следствием географической изменчивости. Но в данном случае эти различия не представляют принципиального интереса, поскольку, как будет показано, ситуативные изменения сигналов в обеих популяциях имеют сходный характер. Кроме того, гармоническая составляющая развита, например, в аналогичной форме предупреждающего об опасности сигнала калифорнийских сусликов (см. рис. 21), но и здесь проявляется тот же характер ситуативных изменений: реакция на пернатого хищника или на резкое движение сопровождается полным исчезновением шумовой компоненты. Иногда (7 случаев из 41) первом звуке сигнала арктических сусликов, реагирующих на далеко стоящего наблюдателя, шумовая компонента может полностью отсутствовать (см. рис. 22, в). Но тем не менее, это всегда серии звуков. Причем звуки, следующие за первым, обязательно имеют шумовой спектр, а гармоническая составляющая первого в серии импульса, как обычно в таких случаях, Π -образно модулирована. Последний вариант можно, вероятно, рассматривать в качестве одного из уровней мотивационно-типологического ряда. Вполне естественно, что разные особи

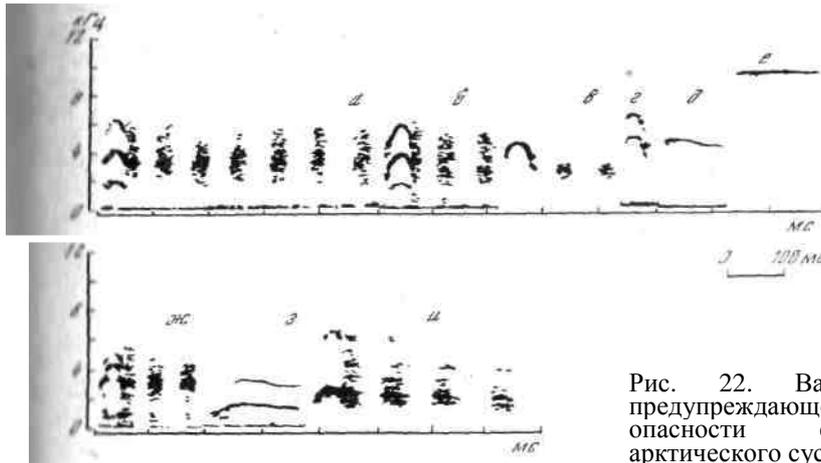


Рис. 22. Варианты предупреждающего об опасности сигнала арктического суслика

a — длительная серия, сопровождающая уход сусликов в нору; *б* — наиболее типичная серия; *в* — редкий вариант серии, в которой отсутствует шумовая компонента в первом звуке; *г* — *д*, *е*, *з* — одиночные звуки с гармонической структурой спектра — реакция на резкое движение на близком расстоянии от сусликов; *ж*, *з* — типичная серия и свист, принадлежащие одной особи; *и* — серия звуков, сопровождающих угрозу при встрече двух сусликов на прикормочной площадке

несколько различно реагируют на один и тот же стимул. Гораздо более существенно, что это разнообразие ограничено. Ни в одном из 41 случая наблюдатель, стоявший на большом расстоянии от сусликов, не смог вызвать у них одиночный свист, которым суслики реагируют на низко пролетающих птиц или на резкое движение, производимое наблюдателем на близком расстоянии. С другой стороны, если наблюдатель с близкого расстояния (3-15 м) резко взмахивал руками или бросал в сторону суслика некрупный предмет, то их звуковые реакции, во-первых, отличались большим разнообразием, а, во-вторых, в ряде случаев (8 из 29) сигнал представлял собой одиночные звуки с гармоническим спектром (рис. 22, *г*—*е*, *з*), т. е. звуки подобные тем, которые американские авторы описали как сигнал, предупреждающий о появлении пернатых хищников. Причем, кроме восьми одиночных звуков, в данной выборке встречаются четыре серии, в которых первый звук тоже содержал только гармоническую составляющую. Длительность одиночных звуков колеблется от 50 до 180 мс. Спектр обычно беднее, чем спектр гармонической компоненты первых в сериях звуков. На сонограммах удается выделить две гармоники (рис. 22, *г*, *з*) или только одну (рис. 22, *д*, *е*). Судя по частотному интервалу между гармоническими составляющими (рис. 22, *г*, *з*) и по характеру частотной модуляции в некоторых одиночных импульсах (рис. 22, *г*), нетрудно заметить, что они представляют собой варианты первого в сериях звука, но без шумовой компоненты и с различной формой частотной модуляции. В отдельных случаях частотная модуляция может полностью отсутствовать (рис. 22, *е*). Прямую связь одиночных звуков.

с первыми импульсами в сериях иллюстрирует также сопоставление рис. 22, ж, на котором изображена сонограмма серии звуков из сигнала на наблюдателя, неподвижно стоявшего на расстоянии нескольких десятков метров от суслика, с рис. 22, з, на котором изображена сонограмма сигнала того же суслика, но издавшего одиночный крик в ответ на резкое движение, близко стоявшего человека. Изменив не только характер частотной модуляции, меняются и доминантные частоты. Они меняются от 2 кГц, когда доминирует основная частота (рис. 22, з), до 10 кГц, когда доминирует, вероятно, 5-я или 6-я гармоника (рис. 22, е). Причины столь значительных изменений пока неясны, можно лишь предположить, что доминантная частота как-то связана с уровнем мотивации.

Исследования различных авторов и наши наблюдения свидетельствуют о том, что у целого ряда американских видов проявляется сходный характер ситуативных изменений предупреждающего об опасности сигнала: резкое движение стимула на близком расстоянии от сусликов или неожиданно близкая встреча со стимулом приводит к одним и тем же изменениям спектра. В крайних вариантах изменчивости шумовая компонента полностью исчезает, и спектр становится гармоническим.

Полученные результаты выявляют один из возможных путей, ведущих к функциональной специализации звуковых реакций. Специфическая реакция на пернатых хищников представляет собой не что иное, как закрепленный отбором один из уровней мотивационно-типологического ряда. Дальнейшая функциональная специализация возможна путем сужения диапазона ситуативных изменений за счет выпадения промежуточных вариантов, что и наблюдается, вероятно, у арктических сусликов и в еще большей степени у азиатских длиннохвостых. Во всяком случае, судя по работе Оуингса и Вирджинии [Owings, Virginia, 1978], изменения спектральных признаков в сигнале калифорнийских сусликов более разнообразны, чем в сигнале арктических.

Выше мы обращали внимание на то, что арктические суслики в ответ на резкое движение стимула нередко уходит в нору не с одиночными звуками, а с длинными сериями, иногда даже более длинными, чем те, которыми они реагируют на неподвижно стоящего наблюдателя (табл. 2). Т. е. один и тот же стимул может вызвать две резко различные звуковые реакции: одиночный, с гармоническим спектром свист и звуки с шумовым спектральным заполнением, организованные в длинные серии, как показано на рис. 22, а.

Этот, казалось бы, противоречивый, факт говорит, вероятно, о том, что звуковой, предупреждающий об опасности сигнал не утратил у арктических сусликов связи с более широким комплексом поведенческих реакций, не имеющих прямого отношения к предупреждению об опасности. Реакцию сусликов на резкие движения наблюдателя можно рассматривать не только как реакцию на движение стимула, но и как реакцию на его близкое присутст-

Таблица 2. Число звуков в сериях предупреждающего об опасности сигнала у арктических сусликов

Число звуков в серии	Число серий с определенным числом звуков		Число звуков в серии	Число серий с определенным числом звуков	
	Наблюдатель стоит неподвижно	Наблюдатель производит резкие движения		Наблюдатель стоит неподвижно	Наблюдатель производит резкие движения
1		8	7		3
2	4	1	8	—	3
3	16	2	9	—	—
4	17	3	10	—	—
5	4	2	11	—	1
6	—	5	12	—	1

вие. Увеличение числа звуков в серии в ответ на близкое присутствие наземных хищников описали несколько авторов.

Карл [Carl, 1971], например, выделил три «уровня интенсивности» в предупреждающем сигнале арктических сусликов. Эти уровни соответствуют классам расстояний от стимула до источника сигнала. Карл пишет, что если хищник появляется на расстоянии 300—1000 м («первый уровень интенсивности»), то сигнал состоит обычно из двух знаков, передаваемых как «чик-чик», но если хищник приблизится до 10—30 м («третий уровень интенсивности»), то число звуков увеличивается до трех и более и сигнал звучит уже сериями как «чиик-чиик-чиик» или даже «чиик-чик-чик-чик». Мельхиор [Melchior, 1971], отмечая, что арктические суслики реагируют на наземных врагов в основном сериями, состоящими из трех звуков, замечает, что если хищник направляется к сусликам, сокращая расстояние, то число звуков увеличивается до семи и с этой серией суслики уходят в нору. Аналогичную картину наблюдали также Оуингс и Вирджиния [Owings, Virginia, 1978] у калифорнийских сусликов.

По нашим наблюдениям, длинные серии арктические суслики издавали также преимущественно в тех случаях, когда расстояние между ними и наблюдателем не превышало 40 м. В отличие от обычного предупреждения о появлении наземной опасности суслики ограничивали сигнал одной серией, редко повторяя ее два или три раза, но с заметно большими интервалами, чем в других случаях.

Есть основания предполагать, что у арктических сусликов и у некоторых американских видов реакция на наземных хищников связана, скорее всего, с сигналом угрозы. Так, на рис 22, и изображена сонограмма крика, которым арктические суслики угрожали друг другу на прикормочной площадке. Стоя возле прикормки (хлеб, рыба, грибы, крупа) на задних лапках (или на всех четырех), они обращались с этими криками ко всем подходившим сусликам. Как показано на рис. 22, и, крик угрозы ничем не отлича-

ется от предупреждающего об опасности сигнала (реакция на наземного врага, рис. 22, б). Это та же серия звуков. Первый звук состоит из гармонической и шумовой компонент, а последующие — только из шумовой. Прикормочную площадку посещали шесть особей, и все они использовали этот крик.

Карл [Carl, 1971] наблюдал, как арктические суслики реагировали на относительно близкое (расстояние около 75 м) присутствие особей своего вида криками, которыми они обычно встречали появление наземных врагов, таких, например, как человек или лисица. По мнению Карла, кричащие суслики «не узнавали» в этих случаях конспецифичных особей.

Турнер [Turner, 1973] упоминает случай, когда взрослые суслики Белдинга с помощью сигнала, предупреждающего о появлении наземной опасности, заявляли о своем намерении воспользоваться незанятой норой.

По мнению Балфов [Balph, Balph, 1966], у ютасских сусликов не существует различий между обоими типами предупреждающего об опасности сигнала (на наземных врагов и на опасность с воздуха) и сигналами, которые суслики используют при агонистических взаимодействиях. Используя один тип, они предпочтительнее реагируют на наземных врагов, другой — на опасность с воздуха, но оба типа используются при внутривидовых агонистических контактах. Этот интересный случай свидетельствует, вероятно, о низкой функциональной специализации звуковых сигналов у данного вида. Хотя авторы и не описали полного ряда типологических градиентов, можно предположить, что звуковые реакции ютасских сусликов — одно из проявлений генерализованных, малоспециализированных реакций, отражающих различные уровни возбуждения. Это подтверждается и простой структурой сигнала. Авторы считают, что основное назначение, как предупреждающего сигнала, так и звуков, сопровождающих агонистические взаимодействия, — настораживание соседей, прерывание их активности и привлечение внимания к источнику сигнала.

Связь предупреждающего об опасности сигнала со звуками, сопровождающими агонистическое поведение, обнаружена и у не некоторых других представителей семейства беличьих. Каролинские белки (*Sciurus carolinensis*), например, используют различные варианты «кук»-звуков не только для предупреждения об опасности, но и при внутривидовых агонистических контактах. В брачный период эти звуки издают самцы, преследуя друг друга в присутствии самок [Hogwich, 1972]. Причем в этом случае используется наиболее напряженный вариант сигнала — «быстрые куки» — ряды с минимальными периодами следования и наиболее низкой частотой. Белка Аберта (*Sc. aberti*), по мнению Фарентинос [Farentinos, 1974], обычно реагирует лаем на «любой угрожающий стимул», а в брачный период самцы используют этот же сигнал во время взаимных стычек. Сиринг [Searing, 1977], считает, что лай красной белки (*Tamiasciurus hudsonicus*), которому многие присваивают функцию предупреждающего об опасности сигнала.

не менее характерен для агонистического поведения вида и отражает «высокий уровень агрессивности» белок. Особенно часто животные используют этот звук во время пограничных конфликтов с соседями. У всех трех видов сигнал представляет собой ряды или серии коротких шумоподобных быстроследующих звуков, т. е. таких, которые более соответствуют звуковой реакции американских сусликов на наземных хищников, чем на опасность с воздуха. Аналогичная связь между криком угрозы и предупреждающим сигналом существует, вероятно, у обыкновенной белки (*Sc. vulgaris*) и, видимо, широко распространена в подсемействе *Sciurinae*. В подсемействе белок, судя по имеющимся данным, в одном мотивационно-типологическом ряду находятся предупреждающий об опасности сигнал и сигнал угрозы или функционально близкая к нему звуковая реакция.

В целом результаты данного раздела позволяют предположить, что между звуковыми реакциями на разные стимулы существует типологическая преемственность, основанная на характере ситуативных изменений. Эта связь, выраженная у разных видов в разной степени, сохраняется длительное время, пока все углубляющаяся дискретность в континууме поведения не приведет к появлению резкой границы между реакциями, некогда соседствовавшими в ряду ситуативных изменений. Углубление дискретности в ряду поведенческих реакций представляет, вероятно, одно из наиболее широко распространенных направлений и эволюции звуковых сигналов млекопитающих, но экспериментальных данных для его подтверждения в настоящее время очень мало.

Выводы

1. Звуковые реакции млекопитающих подвержены ситуативным изменениям. Это изменения, возникающие в процессе сигнализации в ответ на изменения внутренних или внешних раздражителей. Характер ситуативных изменений в разных сигналах проявляется по-разному. В ритмически организованном предупреждающем об опасности сигнале усиление стимулов вызывает сокращение периодов следования отдельных звуков и изменение ритмической организации. Препятствия, затрудняющие контакт между самкой и детенышем, вызывают увеличение длительности призывных криков, с помощью которых общаются между собой родственные особи. В брачных криках усиление реакции на половых партнеров сопровождается повышением частоты, увеличением частотной модуляции и образованием серий, а усиление реакции на соперников — понижением частоты. В предупреждающем об опасности сигнале длиннохвостых сусликов резкие движения стимула вызывают изменение спектрального состава сигнала.

2. Ситуативным изменениям звуковых реакций свойственны широкие параллелизмы: независимо от абсолютных значений меняющихся параметров сигнала характер ситуативных изменений

у разных видов или подвидов проявляется одинаково. Параллелизмы ситуативных изменений являются, вероятно, косвенным показателем гомологии, указывая на общее происхождение тех или иных сигналов от более общих поведенческих рядов — предшественников специализированных звуковых реакций.

3. Факторы среды и структура популяций в зависимости от их особенностей по-разному влияют на действия стимулов, вызывающих звуковые реакции. В результате отбором поддерживаются определенные формы реактивности на эти раздражители, что приводит к развитию экологических типов звуковых сигналов. Экологические типы развиваются в соответствии с характером ситуативных изменений.

4. Одним из направлений функциональной специализации звуковых сигналов является углубление дискретности в ряду ситуативных изменений.

Глава II

НАСЛЕДОВАНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Наследование, т. е. преемственность признаков в чреде поколений, в отношении поведенческих реакций может быть истолковано неоднозначно, поскольку в отличие от морфологических признаков, которые передаются из поколения в поколение генетически, поведенческим реакциям потомки могут быть обучены. Именно так происходит передача культурных традиций и языка в человеческом обществе. Обладают ли другие млекопитающие сигнальной наследственностью (термин, предложенный М. Е. Лобашевым [1961, 1967]) в отношении звуковых реакций, в настоящее время достоверно неизвестно. Но, как ни странно, до сих пор почти не существует экспериментальных доказательств и генетического наследования звуковых реакций млекопитающими. И все, что мы об этом знаем, основано главным образом на повседневном опыте.

В данной главе мы ставили задачи: (1) на конкретных примерах подтвердить генетическое наследование млекопитающими звуковых реакций, (2) показать его некоторые закономерности и (3) расширить уже имеющиеся представления о предпосылках к наследованию звуковых сигналов посредством обучения. Среди обязательных предпосылок к сигнальной наследственности (по другой терминологии — «культурных» или «вокальных традиций», см., например, [Wynne-Edwards, 1962]) звуковых реакций должна быть хорошо развитая способность имитировать звуки. Именно поэтому мы сочли целесообразным обсудить в данной главе способность млекопитающих к вокальному имитированию,

тем более что наши собственные примеры относятся не к приматам — традиционному объекту подобных исследований, а к хищным млекопитающим, об имитационных способностях которых почти ничего не известно.

Генетическое наследование млекопитающими звуковых сигналов

Первое экспериментальное исследование, посвященное этой проблеме, принадлежит, видимо, Франк [Frank, 1967]. Изучая мутации морфологических признаков у полевков (*Microtus arvalis*), она обнаружила двух самок с необычными криками угрозы. Используя этих самок в дальнейшем разведении, Франк установила, во-первых, что данный признак (необычный крик угрозы) является рецессивным и, во-вторых, что в линиях, имеющих новый признак, встречаются полностью немые животные и животные с различными нарушениями звуковой активности. Последнее, по мнению Франк, свидетельствует об «общем эффекте» данной мутации на акустическое поведение полевков. Оказалось также, что потомство от этих животных отличается пониженной жизнеспособностью, которая проявляется в медленном росте и высокой детской смертности. На основании полученных результатов Франк высказала предположение, что нарушение звуковой активности у полевков, скорее всего, связано с особенностями наследования нервных механизмов, контролирующих звуковые реакции, а не с наследованием голосового аппарата. Причем длинная мутация не отразилась на брачном поведении животных: самцы и самки полевков свободно вступали в контакт в период размножения.

Другое экспериментальное доказательство генетического наследования млекопитающими звуковых сигналов — работа Винтера с соавторами [Winter et al., 1973]. В этом эксперименте беременных самок беличьих саймири (*Saimiri sciureus*) оперативным путем лишили голоса. Детеныши до шестимесячного возраста жили со своими матерями, но не имели контакта с другими животными. Тем не менее, репертуар издаваемых ими звуков принципиально не отличался от репертуара контрольной группы, выращенной в нормальных условиях. Не обнаружены достоверные различия и в акустических признаках отдельных звуковых реакций.

Косвенно подтверждает генетическое наследование звуковых реакций наблюдение А. А. Кибальчича и Т. Ю. Лисицыной [1979]. Они показали, что сигнал-маяк моржонка, извлеченного из недавно умершей самки (он должен был родиться через несколько дней), практически не отличается от аналогичного крика четырехмесячных моржат. Некоторые особенности генетического наследования звуковых реакций млекопитающими стали известны благодаря работам по изучению акустического поведения гибридов. Так, Сомерс [Somers, 1973] обнаружил заметные различия в длительности и частоте предупреждающего об опасности сигнала пищух (*Ochotona princeps*),

населяющие противоположные берега р. Колорадо. В дальнейшем в лабораторных условиях были получены гибриды этих форм. Оказалось, что звуки, издаваемые гибридами, промежуточны по отношению к тем же звукам родителей [Somers, 1976]. В работе посвященной звуковой сигнализации кошачьих (Felidae), Петерс [Peters, 1978] замечает, что звуковые сигналы гибридов между крупными кошками обычно отличаются промежуточными признаками, но в некоторых случаях доминирует стремление к одному из родительских типов. Это может быть материнский тип в одной характеристике и отцовский — в другой. Иногда гибриды кошек издаются крики, не обнаруженные ни у одного из родительских видов. Известны случаи изменения типа звуковых реакций в процессе онтогенеза. До определенного возраста гибридное потомство издает звуки, более свойственные одному из родительских видов, а в более старшем возрасте — другому.

Промежуточными по отношению к параметрам сигнала родительских видов оказались длительность и частота предупреждающего об опасности сигнала гибридов между малым и крапчатым сусликами [Никольский и др., 1976]. Эти виды сильно различаются не только внешней морфологией, но и признаками звукового предупреждения об опасности. У малого суслика сигнал представляет собой серии коротких, относительно низкочастотных звуков, у крапчатого это одиночные, высокие, длительные звуки [Никольский, 1969, 1973, 1979a]. Частота и длительность звуков у крапчатого суслика примерно в 2 раза больше, чем у малого. Виды населяют почти аллопатрические ареалы, которые соприкасаются лишь на правом берегу Волги, образуя узкую зону гибридизации. Впервые гибридов из этого района исследовал В. П. Денисов [1961], обративший внимание на то, что внешняя морфология у них имеет промежуточные по отношению к исходным видам признаки.

На рис. 23 изображены гистограммы распределения длительности импульсов в предупреждающем об опасности сигнале малого и крапчатого сусликов и их гибридов; на рис. 24 — то же, основной частоты. Животные, отловленные в зоне перекрытия ареалов, были разделены по окраске на три группы: суслики с преобладанием признаков: 1) малого суслика; 2) крапчатого и 3) в равной степени совмещающие окраску исходных видов. Судя по этим рисункам, звуковые реакции гибридов отличаются промежуточными признаками по отношению к тем же признакам звуковых реакций исходных видов. Причем параметры звуковых сигналов коррелируют с морфологическими признаками, а значительная изменчивость звуковых реакций в гибридных популяциях отражает, скорее всего, разнообразие сочетаний при скрещивании, которое мы не имели возможности контролировать. Полученные результаты подтверждают, что звуковые реакции наследуются генетически, а не посредством обучения, так как в противном случае мы бы получили бимодальное распределение длительности и частоты и отсутствие промежуточных вариантов.

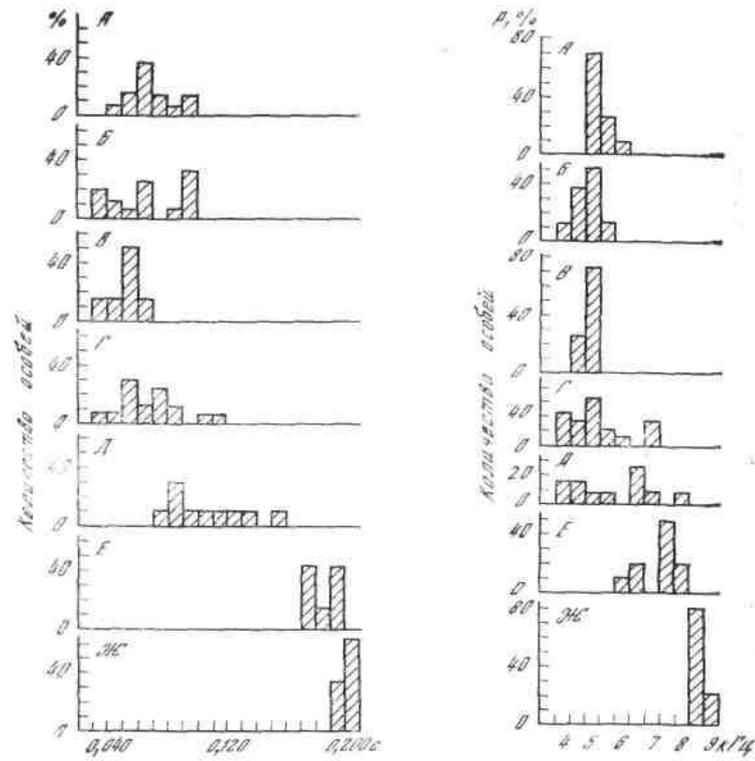


Рис. 23. Гистограммы распределения длительности импульсов в предупреждающем об опасности сигнале малого и крапчатого сусликов и их гибридов. А — малый суслик из окрестностей с. Карамыш; В — то же, из окрестностей с. Тростянка; С — то же, из окрестностей с. Водяное; Г — гибриды с преобладанием признаков малого суслика; Д — гибриды, в равной степени совмещающие признаки исходных видов; Е — гибриды с преобладанием признаков крапчатого суслика; Ж — крапчатый суслик из Саратовской обл. [Никольский и др., 1976]

Рис. 24. Гистограммы распределения основной частоты в предупреждающем об опасности сигнале малого и крапчатого сусликов и их гибридов

Обозначения те же, что и на рис. 22 [Никольский и др., 1976]

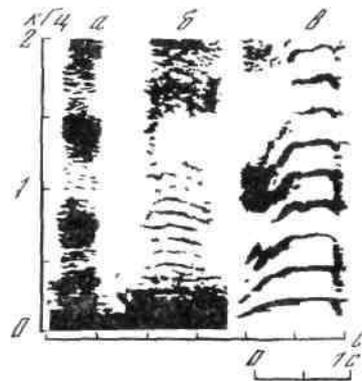


Рис. 25. Призывные крики самок яка (а), крупного рогатого скота (б) и хайнака (в) — гибрида первого поколения этих видов

Аналогичные результаты получены нами и при изучении предупреждающего об опасности сигнала, записанного в зоне гибридизации степного и серого сурков (подробнее об этом см. в главе IV, посвященной влиянию структуры ареалов на звуковые сигналы млекопитающих).

Хайнаки — гибриды первого поколения от скрещивания яков с крупным рогатым скотом — промежуточно наследуют признаки призывных криков [Никольский, 1980б]. Самки хайнаков плодовиты. Подобно исходным видам, они используют призывные крики для связи с телятами. Крики исходных видов сильно различаются между собой. У яков это короткий, более низкочастотный по сравнению с сигналом крупного рогатого скота крик, с хорошо выраженными формантами и с нечетко выраженной дискретностью гармонических составляющих. У крупного рогатого скота крики почти всегда более длительные, с более высокой основной частотой и с четкой дискретностью гармоник. Субъективно перечисленные признаки воспринимаются как короткое хрюканье у яков и как мычание, часто с коротким «мммм» вначале, у крупного рогатого скота. Кроме того, для криков крупного рогатого скота характерна частотная модуляция — нарастание частоты в начале сигнала. Хайнаки обладают промежуточными значениями всех перечисленных признаков данной звуковой реакции. Их крики обычно промежуточны по длительности, основная частота имеет промежуточное значение, спектр, хотя и гармонический, с заметной дискретностью, но присутствуют и шумовые элементы. Все перечисленные особенности хорошо видны на рис. 25. Магнитные записи призывных криков самок яков, крупного рогатого скота и хайнаков сделаны летом 1976 г. в окрестностях сомона Тэвшрулэх Арахангайского аймака МНР. Записано по 10 особей каждой формы. На рис. 25 изображены сонограммы наиболее типичных звуков.

Среди особенностей генетического наследования звуковых реакций нам представляется наиболее интересным выделить два момента. Это наследование комплекса параметров, как временных, так и частотных, и корреляция морфологических признаков с признаками звуковых сигналов.

Наследование комплекса параметров служит дополнительным подтверждением того, что наследование звуковых реакций зависит не столько от наследования морфологии голосового аппарата, сколько от наследования свойств центральной нервной системы. То же следует и из того факта, что как частотные, так и временные параметры звуковых реакций млекопитающих могут меняться в процессе сигнализации в широких пределах, что возможно лишь при сложном механизме нервной регуляции.

Корреляция морфологических признаков с признаками звуковых сигналов интересна тем, что этот факт подчеркивает значение средств сигнализации как реальных маркеров генотипа. Когда мы устанавливаем, что средства сигнализации наследуются параллельно с морфологическими признаками, не имеющими прямого отношения к данной форме коммуникативного поведения, то тем самым

мы устанавливаем, что животные с данным генотипом обладают средствами, позволяющими им вступать во взаимодействие с животными, имеющими другой генотип. Но этот в своей основе, казалось бы, очевидный факт на самом деле требует более глубокого экспериментального анализа, поскольку некоторые параметры звуковых сигналов подвержены отбору под влиянием факторов среды. В результате градиент географической изменчивости этих признаков соответствует пространственному градиенту факторов, под влиянием которых они находятся, в то время как другие признаки устойчиво сохраняются во всех исследованных выборках и от пространственных градиентов среды не зависят. Например, в предыдущей главе было показано, что ритмическая организация предупреждающего об опасности сигнала сурков зависит от вертикального расчленения рельефа, одновременно, как будет показано ниже, спектральные особенности сигнала устойчиво сохраняют видовую специфику по всему ареалу. В этой связи следует заметить, что общий характер изменчивости звуковых сигналов принципиально не отличается от характера изменчивости морфологических признаков, когда один из них испытывает совершенно определенное влияние среды, а другие устойчиво сохраняют видовую специфику.

Способность млекопитающих имитировать звуки

Немногочисленные, но разнообразные по использованию методических приемов и объектов исследования и по изучаемым сигналам работы подтверждают генетическое наследование млекопитающими звуковых реакций. Однако некоторые современные авторы не исключают сигнальную наследственность в отношении издаваемых млекопитающими звуков, называя локально-специфические особенности звуковых реакций «локальными диалектами» по прямой аналогии с диалектами человека [Boeuf, Peterson, 1969; Boeuf, Lewis, 1974; Green, 1975]. В свое время это побудило нас обратить внимание на то, что «локальными диалектами», вероятно, целесообразно называть только те местные особенности признаков звуковых сигналов, которые наследуются через обучение [Никольский, 1980б]. Аналогичного мнения придерживается и Коннер [Conner, 1982a], противопоставляя понятию «диалекты» у животных понятие «географическая изменчивость».

В настоящее время существует очень немного работ, авторы которых считают, что географическая изменчивость звуковых реакций млекопитающих является следствием вокальных традиций. Например, по мнению Бефа с соавторами [Boeuf, Peterson, 1969; Boeuf, Lewis, 1974], морские слоны (*Mirounga angustirostris*) обучаются крикам угрозы. Однако мнение авторов не вполне убедительно, поскольку в данном случае нельзя исключать межпопуляционное скрещивание, происходящее благодаря миграции самцов с одного острова на другой. Более убедительно наблюдение Грина [Green, 1975], который допускает существование локальных диа-

лектов, основанных на обучении, у японских макаков (*Macaca fuscata*). Он описал локально-специфические крики сбора из трех пространственно изолированных популяций макаков. Этими криками стада встречают служителей или туристов приносящих животным корм. Передовая группа стада сообщает таким способом остальным его членам о появлении корма. Оказалось, однако, что в криках старых животных сильно выражены индивидуальные особенности, выделяющие их из локальных диалектов. По мнению Грина, данная звуковая реакция возникла в стадах макаков уже в то время, когда старые животные не были способны к обучению. Грин не исключает передачу «вокальных традиций» у японских макаков, но не считает этот факт абсолютно доказанным.

По мнению Ходун с соавторами [Hodun et al., 1981], географическая изменчивость «длительных криков» у буроголового тамаринов (*Saguinus fuscicollis*) вызвана не только генетической дивергенцией, но и «культурными» традициями. Были изучены длительные крики у четырех подвидов, выделенных ранее по морфологическим признакам. Оказалось, что признаки звуковых реакций специфичны для каждого подвида и коррелируют с их внешней морфологией. Но в одной из популяций *S. f. nigrifrons* обнаружена особь с морфологическими признаками *S. f. nigrifrons*, но со звуковой реакцией более похожей на длительные крики соседнего подвида *S. f. illigeri*, чем своего. В том месте, где была отловлена эта особь, подвиды разделены рекой. Ширина реки не препятствует прямой слышимости. Возможность гибридизации авторы считают маловероятной, так как у гибридов, полученных в лаборатории от этих подвидов, длительные крики отличались совсем другими признаками.

Способность млекопитающих к вокальному обучению давно уже связывают с их способностью имитировать звуки. Интерес к звукоподражанию у животных, особенно у приматов, вызван уверенностью в том, что имитационные способности являются необходимым условием развития речи. Еще Дарвин в «Происхождении человека...» [1871, рус. пер. 1896, с. 59] писал, «что наша речь обязана своим происхождением подражанию...». Это мнение удерживается и в настоящее время. Например, Эндрю [Andrew, 1963] считает, что проблема самых ранних этапов человеческого языка совершенно очевидна и связана с отбором, направленным на способность к вокальному имитированию, настолько развитому, чтобы передавать из поколения в поколение «вокальные традиции». По мнению Л. Б. Козаровицкого [1965], важную роль в происхождении речи могла играть бурно развившаяся способность к звукоподражанию. Дарвин [1896, с. 59], не сомневаясь в способности приматов имитировать звуки, писал по этому поводу: «...нельзя не обратить внимание на столь сильное стремление ваших близких родственников обезьян ... подражать всему, что они слышат».

Однако специально поставленные наблюдения и эксперименты оказались разочаровывающими, так как показали, что способности современных приматов имитировать звуки гораздо ниже ожидае-

мых. Этому мнению придерживаются такие опытные экспериментаторы, как Йеркс [Yerkes, Yerkes, 1929], Н. Н. Ладыгина-Котс [1965], Н. А. Тих [1970], Л. А. Фирсов [1972]. Так, шимпанзе, выращенная супругами Хейс [Hayes, Hayes, 1952], с большим трудом научилась произносить всего три слова — «мама», «папа», «кап».

Существуют, вероятно, серьезные различия между способностью животных имитировать новые, а тем более речеподобные звуки и звуки, мало отличающиеся от тех, которые входят в акустический репертуар вида. На это очень важное обстоятельство обратила внимание Ладыгина-Котс [1965]. По ее наблюдениям, шимпанзе легко солидаризуется с человеком при воспроизведении последним звуков, заимствованных из обихода самого шимпанзе (например, звуки уханья, кряхтения и т. п.). Грин [Green, 1975], упоминая о способности японских макаков имитировать тональные звуки, которыми служитель приветствует животных, принося им корм, также обращает внимание, что сигналы со сходными акустическими признаками имеются в видовом репертуаре этих приматов.

Таким образом, в способности млекопитающих имитировать звуки можно выделить два качественно различных уровня. Уровень наиболее низкий — имитация звуков, входящих в конспецифический репертуар, и более высокий — имитация звуков, не свойственных видовому репертуару. Первый является предпосылкой к развитию второго, и оба они тесно связаны между собой.

Сравнительная простота задачи, которую решают животные на первом уровне вокального имитирования, позволяет предположить, что имитация звуков, близких по акустическим признакам к сигналам конспецифического репертуара, распространена среди млекопитающих шире, чем об этом известно в настоящее время. Причем имеющиеся в литературе сведения свидетельствуют о том, что для некоторых видов имитирование звуков — характерная черта их поведения. Прежде всего сюда относится известный среди приматов феномен слияния индивидуальных признаков. Его сущность составляет синхронное, в однообразной манере исполнение звуковых сигналов группой особей одного вида.

Так, Вильяме с соавторами [Williams et al., 1969] описали синхронизацию и наложение одного свиста на другой в экспериментальной группе палаванских тупай (*Tupaia palovanensis*). Этот феномен по аналогии с известным явлением у птиц авторы называют антифональным сигналом. Они отмечали его при нарушениях визуального контакта между животными и в сумерках, перед уходом тупай в ночные убежища.

В дуэтах сиамангов (*Symphalangus syndactylus*) Лампрехт [Lamprecht, 1970] выделил четыре точки синхронизации. По наблюдениям Густарда [Goustard, 1976], молодые одноцветные гиббоны (*Hylobates concolor*), особенно в первые недели пребывания в группе, стремятся имитировать манеру исполнения громких трелевых звуков, издаваемых взрослыми самцами. Они имитируют

длительность отдельных элементов, частоту крика и даже общий рисунок частотной модуляции. Ричман [Richman, 1978] описал синхронизацию у гелада (*Theropithecus gelada*). Наблюдения проводили в лабораторных условиях. Когда одно из животных начинало издавать крики, представляющие собой ряды коротких звуков, следующих в определенном ритме, то второе не только присоединялось к инициатору, но и синхронизировало с ним ритм таким образом, что оба исполнителя начинали и кончали каждый новый звук почти одновременно. По мнению Ричмана, точность синхронизации ритма у гелада вполне сравнима с точностью синхронизации у человека при исполнении им музыкальных произведений. Интересно замечание Робинсона [Robinson, 1979] о дуэте брачной пары прыгунов-молохов (*Callicebus moloch*). У этих цепкохвостых обезьян партнеры издают крики с синхронизированным началом отдельных элементов. Во время исполнения дуэта самец и самка находятся не далее полуметра друг от друга и часто при этом соприкасаются. Если расстояние увеличивается, то синхронизации не происходит и животные стремятся поскорее оборвать начатый крик. Т. е. синхронизация в данном случае поддерживается (или организуется) посредством мимики и жестов.

Поскольку групповые формы звуковых реакций развиты не только среди приматов, то можно ожидать, что слияние индивидуальных признаков свойственно и представителям других отрядов млекопитающих. В частности, этот феномен удалось обнаружить в групповом вое шакалов [Никольский, 1978; Никольский, Поярков, 1979а, б, 1981]. В данном случае феномен слияния индивидуальных признаков проявляется в том, что в процессе воя его участники постепенно теряют индивидуальные признаки, начиная кричать почти одновременно и практически на одной частоте, вплоть до деталей ее модуляции (рис. 26).

Группа шакалов может состоять из взрослых, взрослых и переярков или же взрослых, переярков и щенков. Вой шакалов записан в заповеднике «Тигровая Балка» ТаджССР в июле — сентябре 1973—1975 гг. и в феврале 1976 г. Получены сонограммы 25 групповых воев. Из них слияние индивидуальных признаков обнаружено в 13 случаях (52%). На рис. 26 в качестве иллюстрации представлена характеристика модуляции основной частоты одного из групповых криков. Чтобы не перегружать рисунок, мы исключили из рассмотрения гармоники, характеристика модуляции которых повторяет характеристику модуляции основной частоты, изображенной на рисунке. В данном случае воют три шакала. Их крики начинаются неодновременно, заметно различаются по абсолютному значению частоты и по особенностям частотной модуляции. Индивидуальная специфика и несинхронность криком позволяет определить численность группы. Далее от первого крика к последующим происходит взаимная синхронизация воя и взаимная стабилизация частоты, т. е. слияние индивидуальных признаков. Существенно, что данное явление наблюдается не в перекличках взрослых со щенками, а между взрослыми или между взрослыми

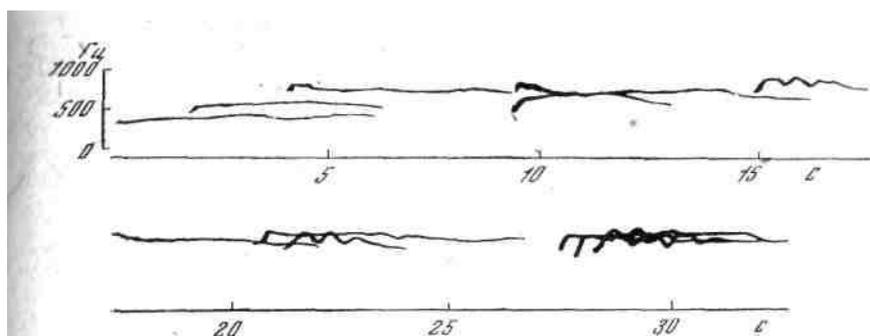


Рис. 26. Слияние индивидуальных признаков в групповом вое шакалов (группа состоит из трех животных)

и переярками. И лишь в нескольких случаях, но уже в сентябре, в этих переключках принимали участие подростки к этому времени щенки.

Вероятнее всего, слияние индивидуальных признаков в вое шакалов представляет собой один из способов группового маркирования. Об этом свидетельствуют предварительные наблюдения, согласно которым слияние индивидуальных признаков обычно при межгрупповых переключках, но редко отмечается в период, когда щенки находятся в логове или в его ближайших окрестностях. Т. е. слияние индивидуальных признаков наблюдается чаще всего в те периоды, когда группа наиболее подвижна, а межгрупповые территориальные отношения особенно напряженны.

При межсемейных переключках возможны, по крайней мере, три признака группового маркирования: 1) численный признак, указывающий на то, что кричит не один зверь, а группа; 2) пространственный признак, означающий, что группа сосредоточена на определенном участке территории; 3) признак сплоченной группы. По нашему мнению, только в сплоченной группе возможно слияние индивидуальных признаков воя. Такая группа состоит, скорее всего, из ближайших родственников, сообща использующих территорию.

Аналогичное мнение высказал Серпелл [Serpell, 1981] в отношении приматов. Он считает, что одна из функций дуэтов у приматов (и птиц) — «демонстрация групповой солидарности».

Если сигнальная значимость семейного воя действительно состоит в маркировании коммуникативно сплоченной группы, то оказывается, что сигнал имеет двойную направленность. Он адресован одновременно членам своей и соседней групп. Но по своей природе двойная направленность сопряжена с противоречивыми требованиями к изменчивости. С одной стороны, изменчивость должна быть ограничена, чтобы обеспечить устойчивые контакты между семьями, и одновременно необходима достаточно высокая индивидуальная и межгрупповая изменчивость для надежного внутригруппового и индивидуального маркирования. Этим требованиям может удовлетворить сочетание ограниченной наследствен-

ной изменчивости, обеспечивающей видовую специфику признаков, с сигнальной наследственностью (в данном случае с ее частным проявлением — слиянием индивидуальных признаков). Ограниченная наследственная изменчивость обеспечивает устойчивые контакты между популяциями (семьями), а слияние индивидуальных признаков позволяет маркировать каждую семейную группу и, вероятно, каждого из ее членов. Таким образом, слияние индивидуальных признаков — это компромисс, благодаря которому достигается равновесие между видовой спецификой сигнала и межгрупповой изменчивостью.

О феномене слияния индивидуальных признаков известно в настоящее время очень мало. Можно предположить, что оно развито, прежде всего, у животных с групповым образом жизни, сообща использующих и охраняющих территорию, а в его основе лежит, вероятно, заразительность — характерное для некоторых звуков свойство вызывать у членов группы ответную фонореакцию. Среди млекопитающих заразительность распространена в различных отрядах, а сила фонореакции, судя по имеющимся наблюдениям, зависит от уровня мотивации реципиента. Неоднократно, например, приходилось наблюдать дружный ответ домашних овец, когда через магнитофон им транслировали запись призывного крика ягненка. При этом реакция была тем сильнее, чем дальше овцы паслись изолированно от ягнят. Ответные крики отдельных овец вызывали, словно цепная реакция, крики всего стада, разошедшегося на многие десятки (а иногда и сотни) метров. Как уже говорилось, заразительностью обладают призывные крики ушастых тюленей. Большой заразительностью обладают также лай собак, рев оленей и некоторые другие звуки, характерные для скопления животных. Вероятнее всего, заразительные крики вызывают соответствующую мотивацию и выводят ее на общий для всей группы уровень.

По мнению Килей [Kiley, 1972], наиболее сильным стимулом, вызывающим звуковые реакции, являются конспецифические звуковые сигналы, соответствующие мотивационному состоянию реципиента. Более того, акустическая активность одного животного не только вызывает акустическую активность другого, но и может изменить уровень его мотивационного состояния. Килей приводит такой пример. Если бык слышит крики, выражающие более высокий уровень возбуждения, чем тот, на котором он находится в настоящее время, то отвечает звуковой реакцией, соответствующей его настоящему уровню возбуждения. Но если другое животное продолжает кричать, тогда после некоторого периода реципиент отвечает криком соответствующим более высокому уровню возбуждения, пока, в конце концов, вся группа не начнет издавать крайне возбуждающие крики и не перейдет к агрессивным действиям. По наблюдениям Килей, домашние свиньи и быки на крик особей своего вида отвечают точно такими же звуками, повышая при этом уровень собственного мотивационного состояния, если он не соответствует предложенному стимулу.

Заразительность звуковых реакций, основанную на соответствии их признаков характеру и уровню мотиваций реципиента, можно, вероятно, назвать «праимитацией». Это явление распространено, несомненно, гораздо шире, чем известно в настоящее время, и близко к тому явлению, которое К. Э. Фабри [1974] называет стимулированием видотипичных действий. Помимо слияния индивидуальных признаков, в литературе известна еще одна форма естественного имитирования звуков. Это имитация тиграми брачных или призывных криков оленей. Существует мнение, что, подражая звуковым реакциям жертвы, тигры подманивают оленей, используя имитацию как охотничий прием. Такое мнение можно встретить как в литературе на русском языке, где говорится об имитации амурским тигром (*Panthera tigris altaica*) брачных криков изюбря (*Cervus elaphus xanthopygus*) [Байков, 1928; Арсеньев, 1949], так и в английской литературе, в которой описывают привлечение индийским тигром (*P. tigris tigris*) замбаров (*Gervus unicolor*) [Роскок, 1939; Hutton, 1949; Powell, 1957; Perry, 1964; Schaller, 1967]. Для подтверждения достоверности подобного факта имеет значение то, что идентичное мнение существует в литературе на двух языках. Во-первых, русские и английские авторы традиционно не были связаны между собой, а во-вторых, «тревожный лай» замбаров [Schaller, 1967] сильно отличается от брачных криков изюбрей, очень выразительно описанных Л. Г. Каплановым [1948]. Последнее особенно важно. Дело в том, что в период гона олени сильно возбуждаются и положительно реагируют на имитацию их брачных криков, нередко приближаясь к имитатору. Замбары также приближаются на крики особей своего вида. Можно было бы предположить, что в видоспецифическом репертуаре тигра имеются звуки, сходные со звуками оленей, которые тигры активно издают в то же время, что и олени. Более того, можно предположить, что сходство звуков оленей и тигров приводит к тому, что крики оленей вызывают у тигров фонореакцию, возбуждая соответствующее мотивационное состояние. Но эти доводы неубедительны именно потому, что в разных частях ареала тигры, по независимым наблюдениям нескольких авторов, подражают не только звукам разных видов оленей, но и функционально различным звуковым реакциям с очень непохожими акустическими характеристиками.

В полевых условиях мне удалось записать на магнитную ленту звуки, которые могли принадлежать, скорее всего, тигру, но на слух сильно напоминали брачные крики пятнистых оленей (*Cervus nippon*). Эти звуки тигры издавали в период активного рева оленей в местах их высокой концентрации [Никольский, 19786].

Запись сделана 10 октября 1974 г. в 19.00 в Лазовском заповеднике (Приморский край), в устье р. ТаЧингоу. Когда я пытался голосом имитировать рев пятнистых оленей, мне отозвался сначала олень, а потом метров за 400 выше по течению реки послышался крик, который в отличие от протяжного, с плавными переходами от высоких звуков к низким рева пятнистого оленя звучал как взвизгивание с резким переходом к низким ухающим звукам.

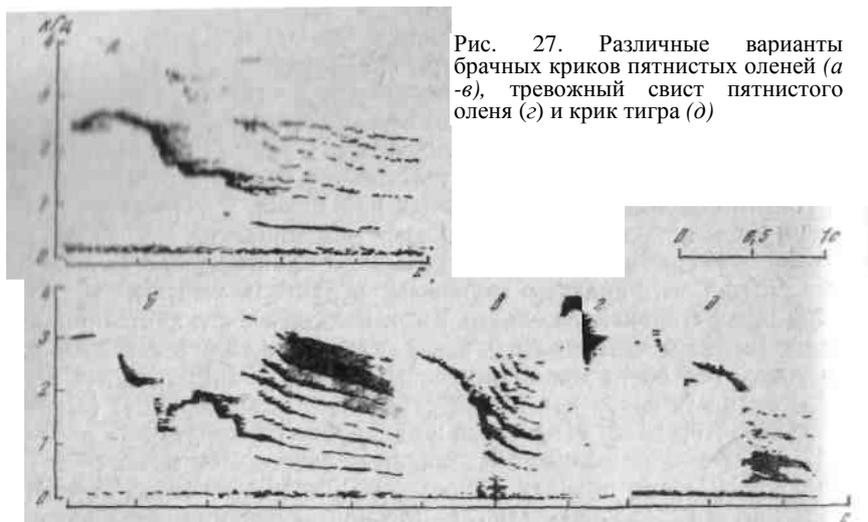


Рис. 27. Различные варианты брачных криков пятнистых оленей (а-б), тревожный свист пятнистого оленя (в) и крик тигра (д)

Аналогичный крик я слышал 14 октября в 01.3 прямо против кордона Та-Чингоу с правого берега реки. На слух расстояние до источника составляло метров 300, а до того места, где зверь кричал 10 октября,— метров 500. 14 октября незадолго до восхода солнца были обнаружены следы тигрицы с тигренком, вышедшие в бухту Та-Чингоу из леса как раз в том месте, откуда ночью слышались крики. След оказался совсем свежим: были проломана корочка смерзшегося за ночь песка. Следы шли по пляжу вдоль побережья и уходили в прибрежные скалы по направлению к бухте. В этой бухте те же самые следы я видел 8 октября. Вероятно, тигрица с тигренком постоянно держались места рева оленей.

Несмотря на заметные отличия, этот крик настолько напоминал рев оленя, что, впервые услышав его, я записал в полевом дневнике: «олень с жутким криком». Сильное впечатление производи, резкий переход от высокого взвизгивания к мощным низким уханьям, которые могли принадлежать только очень крупному зверю. Сомнения в источнике крика возникли, прежде всего, из-за необычной для рева оленей ритмической организации. Отдельные крики оленей следуют с периодом от нескольких до десятков минут. Реже они объединяются в серии из 2—7 звуков, следующих с интервалом в несколько секунд. Однако интервал между сериями тоже измеряется минутами. В данном же случае это был ряд звуков, а не серия, которые на протяжении около 10 мин следовали с интервалом 10,4 с.

Сонограммы криков пятнистых оленей и крика, который, по нашему мнению, принадлежит тигру, показаны на рис. 27. Наиболее обычная форма брачных криков пятнистых оленей представлена на рис. 27, а. На рис. 27, б показан редкий вариант, напоминающий из-за глубокой модуляции частоты ржание лошадей. Структурный вариант, изображенный на рис. 27, в, отражает переход сигнала в иной функциональный класс. Этот тип появляется, когда ревущий олень обнаруживает опасность (в данном случае приближение наблюдателя). Если опасность очевидна, олени издают обычный в таких случаях тревожный свист (рис. 27, в).

Судя по сонограммам, признаки различных вариантов брачных криков пятнистых оленей и криков тигра объединяет диапазон частот, последовательность частотных составляющих и модуляция

частоты. В обоих криках присутствуют два сегмента. Первый, более высокочастотный, обладает узким спектром и глубокой частотной модуляцией. Второй, низкочастотный, отличается более широким спектром и слабо выраженной модуляцией частоты. Однако крики тигра имеют и специфические для них признаки. Основное отличие от брачных криков оленей состоит в том, что низкочастотный сегмент криков тигра не имеет резко выраженной дискретности частотных составляющих, так характерных для всех типологических вариантов брачных криков пятнистых оленей. Кроме того, в криках тигра переход от высоких частот к низким более резкий, а диапазоны низко- и высокочастотного сегмента не перекрываются. И, наконец, длительность брачных криков пятнистых оленей, за исключением промежуточных вариантов (см. рис. 27, в), больше, чем длительность криков тигра.

Конечно, нельзя считать абсолютно доказанным преднамеренную имитацию тиграми звуковых сигналов, принадлежащих различным видам оленей, но имеющиеся в литературе сведения, дополненные нашими наблюдениями, не исключают такую возможность. Это, в свою очередь, позволяет предположить, что слияние индивидуальных признаков — не единственно возможная форма естественного имитирования звуков млекопитающими.

В способности млекопитающих имитировать звуки можно выделить несколько существенных моментов. Во-первых, судя по сложившемуся в литературе мнению, современные приматы не отличаются исключительными способностями к звукоподражанию, хотя они развиты у них, вероятно, лучше, чем у представителей других отрядов. Во-вторых, более удачно и охотно приматы имитируют звуки, не сильно отличающиеся от конспецифических звуковых реакций. В-третьих, естественные формы имитирования, такие, как слияние индивидуальных признаков, являются характерной чертой поведения некоторых приматов, а не появляются у них от случая к случаю. Причем, и это представляется нам наиболее важным, простые формы естественного имитирования возможны и в других отрядах млекопитающих. Это говорит о том, что существуют пока еще не выясненные экологические предпосылки к вокальному имитированию, которые могут быть как общими, имеющими универсальный характер, так и частными, являющимися показателем узкой поведенческой специализации. В будущем, вероятно, предстоит найти экологические параллелизмы, которые в разных группах млекопитающих, например среди гиббонов и волчьих, привели к феномену слияния индивидуальных признаков. Если согласиться, что звукоподражание у млекопитающих является промежуточным звеном между генетической и сигнальной наследственностью звуковых реакций, то становится понятным, что знание экологических предпосылок к звукоподражанию в значительной степени будет способствовать пониманию механизмов, ответственных за переход от генетического наследования звуковых сигналов млекопитающими к обучению и развитию «вокальных традиций».

Выводы

1. Млекопитающие наследуют звуковые реакции генетически, а не посредством обучения. У межвидовых гибридов частотные и временные параметры звуковых реакций промежуточны по отношению к тем же параметрам сигналов у родительских видов, но в отдельных случаях возможны и иные варианты. Наследование звуковых сигналов коррелирует у млекопитающих с наследованием признаков внешней морфологии, не имеющих прямого отношения к звукоизлучению.

2. Среди млекопитающих неизвестны «вокальные традиции», хотя некоторые авторы и приписывают это свойство отдельным случаям географической изменчивости звуковых сигналов. Но звукоподражание, особенно способность воспроизводить звуки, не сильно отличающиеся от звуков конспецифического репертуара, распространено среди млекопитающих, вероятно, шире, чем об этом известно в настоящее время.

Глава III

ВЛИЯНИЕ АКУСТИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ СРЕДЫ НА ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Акустические особенности среды могут накладывать значительные ограничения на распространение звуковых сигналов, передаваемых на большие расстояния. Во-первых, на их распространение могут влиять акустические свойства биотопов, а во-вторых,— особенности атмосферной акустики, такие, как влажность, сильный ветер, температурные градиенты.

Среди наземных млекопитающих дальняя звуковая связь распространена не так широко, как, например, среди птиц. Между тем существуют многочисленные роды и даже семейства, для которых она обычна. Предупреждение об опасности у наземных беличьих (*Marmotinae*), брачные крики оленей (*Cervus*), вой псовых (*Canis*) или «песня» гиббонов (*Hylobates*) — вот не полный перечень дальней акустической связи среди млекопитающих, когда передаваемое сообщение нужно распространить на расстояние многих десятков и сотен метров.

Влияние акустических особенностей биотопов на звуковые сигналы млекопитающих

Встречая на своем пути растительный покров, звук избирательно поглощается и рассеивается им. Ограничения, вызванные средой, особенно заметны на высоких частотах, но могут быть значительными и в других частях спектра [Eyring, 1946; Ingard, 1953; Parkin, Scholes, 1954, 1954; Wiener, Keast, 1959; Красильников, 1960; Рудик, 1964; Арабаджи, 1965; Aylor, 1972; Richards, Haven, 1980]. По мнению ряда авторов, от акустических особенностей биотопов зависит диапазон частот звуковых реакций, передаваемых некоторыми видами млекопитающих на большие расстояния.

Так, Монтгомери и Санквист [Montgomery, Sunquist, 1974] описали «контакт-дистресс»-крики детенышей двух видов ленивцев — двупалого (*Choloepus hoffmanni*) и трехпалого (*Bradipus infuscatus*). С помощью этих криков детеныши поддерживают контакт с матерями. Звуковая связь имеет особенно большое значение при передвижении семьи ленивцев в кронах деревьев. На о-ве Барро Колорадо в зоне Панамского канала ареалы этих видов симпатричны, но каждый из них занимает определенные ярусы леса. Спектральные характеристики криков видоспецифичны. Трехпалые ленивцы издают почти тональный свист в области частот от 1,9 до 2,6 кГц. «Блеяние» двупалых ленивцев отличается гармонической структурой спектра, в котором основные составляющие расположены ниже 1,4 кГц. Различия в акустических характеристиках сигнала авторы связывают с различиями в акустических свойствах ярусов леса, населенных каждым из видов, и, ссылаясь на работу Мортон [Morton 1977], проводят аналогию с песнями птиц. Согласно Мортону, акустические свойства кроны зависят от высоты яруса, а спектральные характеристики песен птиц адекватны акустическим свойствам той ее части, которую они населяют. Оказалось, что крики ленивцев тоже соответствуют акустическим свойствам занимаемого ими яруса. В соответствующем ярусе леса частоты криков каждого вида распространяются с наименьшими потерями.

По мнению Готье [Gautier, 1974], присутствие в криках детенышей крошечных мартышек (*Miopithecus talapoin*) низкочастотной компоненты 0,9 кГц связано с повышением помехозащищенности сигнала при передаче его на большие расстояния в густом лесу.

Еммонс [Emmons, 1918], изучавшая поведение различных видов белок в дождевых лесах Габона, обнаружила, что доминантные частоты предупреждающего об опасности сигнала этих мелких млекопитающих занимают относительно низкочастотную область спектра — от 2 до 5 кГц. Еммонс считает это адаптивным свойством, связывая понижение частоты с необходимостью передачи звуковых сигналов в густом тропическом лесу. Дивергенция частоты звуковых реакций между видами одного размера может быть, по ее мнению, вызвана различиями в условиях обитания. Так, до-

минантная частота предупреждающего об опасности сигнала *Aethosciurus poensis* равна 5,5 кГц, в то время как сигнала такой же по величине *Funisciurus isabella* — всего около 1 кГц. Эти виды населяют совершенно различные биотопы. *F. isabella* селится в очень плотном подлеске, а *A. poensis* — в самой осветленной зоне леса, как правило, на высоте около 15 м. Естественно, что ослабление высоких частот будет большим в плотном подлеске, чем в осветленных кронах. Так что низкая частота звуковой реакции *F. isabella* вполне соответствует акустическим свойствам занимаемого видом биотопа.

По мнению Айзенберга [Eisenberg, 1974], частота дистантных звуковых сигналов у дикобразоподобных (*Hystricomorpha*) занимает диапазон, обеспечивающий наибольшую дальность распространения звука в конкретных условиях среды. Айзенберг считает, что частота тревожных криков агути (*Dasyprocta*) обеспечивает им хорошее распространение этого сигнала в лесу. Тот же сигнал у горных вискачей (*Lagidium*) имеет высокую частоту, что, по мнению автора, может быть не только адекватно акустическим свойствам среды, но и вызвано просто ослаблением отбора в высокогорных безлесных районах, населяемых этими зверьками. Некоторые древесные формы, в частности североамериканские дикобразы (*Erethizon*) и пакараны (*Dinomys branickii*), в период размножения исполняют громкие «песни», слышные в лесу на большом расстоянии. Низкая частота (0,9—1,9 кГц) является, как считает Айзенберг, следствием отбора, направленного на дальность распространения звука.

Смит [Smith, 1979], исследуя распространение ультразвуков в различных близких к естественным условиям, обнаружила, что в лесу над почвой, лишенной густого травянистого покрова, ультразвуки распространяются заметно лучше (меньше ослабляются с расстоянием), чем над почвой, покрытой густой травой, или при прохождении сквозь плотно засеянную пшеницу. Смит считает, что в первом случае условия среды более соответствуют местам обитания «лесных мышей» (*woodmice*), а во втором — хомякообразных. Используя различные литературные источники, Смит пришла к выводу, что в целом для мышей характерны более высокие ультразвуки по сравнению с хомякообразными.

Следует заметить, что на очень высоких и на ультразвуковых частотах общаются многие виды млекопитающих, особенно среди грызунов и насекомоядных [Anderson, 1954; Zippelius, Schledt, 1965; Eisenberg, Gould, 1966; Hart, King, 1966; Sewell, 1967, 1968, 1970a,b; Gould, 1969; Noiro, 1972; Sales, Smith, 1978; Colvin, 1973; Elwood, 1979; Hutterer, 1978a,b; Hutterer et al., 1979; Smith W., 1979; Terkel et al., 1979; Watts, 1980]. Поэтому хотя дальняя звуковая связь распространена среди млекопитающих и не так широко, как, например, среди птиц, тем не менее, влияние акустических особенностей биотопов на их сигналы может быть гораздо более значительным, чем об этом известно в настоящее время. С увеличением частоты ослабление звуковой энергии в результате погло-

щения и рассеивания в среде очень быстро возрастает. Следовательно, для оценки передачи ультразвуковых сигналов необходимы совершенно иные пространственные масштабы по сравнению с оценкой передачи сигналов, максимум энергии которых сосредоточен в низком или среднем диапазоне частот.

В цитированной нами ранее работе Слободчикова и Коста [Slobodchikoff, Coast, 1980] предпринята попытка связать временные параметры предупреждающего об опасности сигнала луговых собачек Гуннисона с потерями звуковой энергии при распространении звука в биотопах, населенных этим видом. В результате полевого эксперимента авторы пришли к выводу, что, во-первых, потери звука не зависят от сложности изученных ими биотопов и, во-вторых, длительность сигнала и число звуков в серии не коррелируют с потерями звуковой энергии.

Тем не менее, как показали Ричардс и Хавен [Richards, Haven, 1980], влияние акустических особенностей биотопов на временные параметры звуковых сигналов может быть очень сильным, особенно при их распространении в лесу. Однако эта проблема до сих пор остается неисследованной.

Влияние акустических особенностей атмосферы на звуковые сигналы млекопитающих

При передаче сигнала на большие расстояния звук может испытывать заметное влияние слоя воздуха, через который он проходит. Поскольку акустические свойства атмосферы зависят от относительной влажности воздуха, скорости и направления ветра и от температурных градиентов, то совершенно очевидно, что влияние всех этих факторов имеет климатические (или зональные) особенности.

Однако Хенвуд и Фабрик [Henwood, Fabrick, 1979] считают, что суммарный отрицательный эффект атмосферной акустики различен в разные часы суток, но качественно не зависит от географического района, всюду оказывая наименьшее влияние на распространение звука в раннеутренние часы. По их мнению, это обстоятельство является причиной не только наиболее активного пения птиц на рассвете, но и повышенной звуковой активности некоторых млекопитающих, в частности гиббонов. Поэтому, прежде чем перейти к обсуждению влияния атмосферной акустики на звуковые сигналы млекопитающих в зональном аспекте, необходимо подробнее остановиться на работе Хенвуда и Фабрика.

В отношении млекопитающих Хенвуд и Фабрик ссылаются на работы Марлера [Marler, 1968] и Тинацы [Tenaza, 1976]. Марлер выделил у гиббонов «утренний крик», которым самцы и самки метят групповую территорию. Животные издают этот крик чаще всего ранним утром. Тинаца, исследуя суточную динамику пения гиббона Клосса (*Hylobates klossii*), установил, что самцы обычно поют на рассвете со своих спальных мест, а самки — вскоре после восхода солнца, патрулируя границы территории. К этим работам

можно добавить, например, исследование Гиттинса [Gittins, 1978], который поэтическим названием «хор на рассвете» подчеркнул особенности суточной динамики пения быстрого гиббона (*H. agilis*). Подобно гиббонам Клосса, у быстрых гиббонов первыми на рассвете и тоже со спальных деревьев начинают петь самцы и лишь на восходе солнца к ним присоединяются самки.

Хенвуду и Фабрику удалось связать суточную динамику звуковой активности животных с динамикой атмосферной акустики после того, как они построили количественную математическую модель затухания звуковой энергии в реальной среде. Модель хорошо отражает самые общие закономерности распространения звука и учитывает как «классическое» затухание, так и влияние на распространение звука атмосферной акустики. Эта модель может найти широкое применение, поэтому мы приводим ее полностью. В общей форме она записывается выражением

$$N=20 \log r+(\beta_v \square \square + \beta_c + \beta_d + \beta_r) r + \beta_t r + \beta_m r + \beta_D (r-r_s),$$

где N — общие потери звуковой энергии на определенном расстоянии; r — расстояние от источника до приемника звука; β — коэффициент поглощения, связанный с различными механизмами «классической» и атмосферной акустики; $20 \log r$ — потери, вызванные расширением фронта волны; второе, взятое в скобки выражение, отражает так называемое «классическое» затухание, куда входит затухание, вызванное вязкостью среды ($\beta_v \square \square$) тепло-проводностью среды (β_c), молекулярным рассеянием (β_d) и тепло-излучением (β_r); следующие члены уравнения представляют собой потери звуковой энергии, вызванные конкретными факторами атмосферной акустики. Они включают потери звуковой энергии при прохождении сигнала в турбулентном потоке ($\beta_t r$), потери, связанные с относительной влажностью воздуха ($\beta_m r$), и, наконец, ослабление акустической энергии в результате искривления звукового луча, вызванное градиентами скорости ветра и (или) температурными градиентами, $\beta_D(r-r_s)$. Значения первых членов уравнения («классические» потери) табулированы; значения трех последних можно рассчитать по имеющимся формулам, зная скорость и направление ветра, относительную влажность воздуха, а также градиенты скорости ветра и температуры воздуха в приземном слое.

Используя разработанную ими математическую модель, Хенвуд и Фабрик рассчитали потери звуковой энергии при распространении звука в реальной среде в двух сильно различающихся биотопах — в пустыне (Сонора) и в тропическом лесу (о-в Калимантан). Оказалось, что в обоих случаях для среднего диапазона частот, от 1,5 до 6 кГц, наименьшее затухание приходится на раннее утро (5.00 — в июне, данные получены для 5.00, 12.00 и 20.00 ч наблюдений). А поскольку именно ранним утром наиболее активно поют птицы и исполняют свои песни гиббоны, то авторы считают, что «утренняя какофония» является следствием отбора, направленного на повышение помехозащищенности звуковых сигнала-

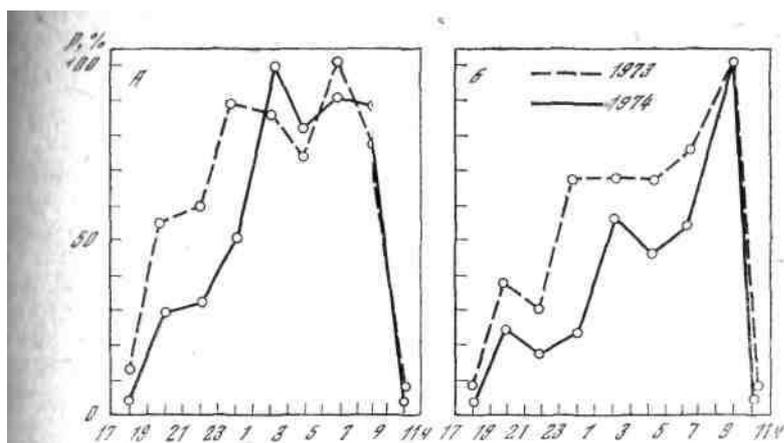


Рис. 28. Усредненные кривые суточной динамики рева бухарских оленей на Центральном кордоне заповедника «Тигровая Балка» в 1973 и 1974 гг. А и Б — разные токовища

дов, передаваемых на большие расстояния. Причем авторы обратили внимание, что ранним утром не только оптимальны условия для распространения звука, но и минимальны абиотические шумы, вызываемые главным образом работой ветра. Эта привлекательная гипотеза требует, однако, дальнейшей проверки. Во-первых, общий уровень шума, создаваемый утренним хором, вероятно, не ниже абиотических шумов, а если учесть сходство частотного диапазона песен большинства птиц, то нетрудно представить, насколько велик маскирующий эффект, создаваемый одновременной звуковой активностью большого числа животных. Кроме того, существуют и чисто экологические, но до сих пор слабо изученные причины суточной динамики звуковой активности животных.

Полученные Хенвудом и Фабриком результаты, видимо, действительно имеют широкое распространение в том смысле, что в большинстве биотопов независимо от их зональной приуроченности ранние утренние часы наиболее благоприятны для распространения звука. Поэтому интересно было бы проанализировать суточную динамику звуковой активности некоторых других (помимо гиббонов) видов млекопитающих, например суточную динамику брачных криков оленей или группового воя шакалов.

Как уже говорилось, сигналы обоих видов передаются на большие расстояния, но услышать их можно чаще всего в темное время суток, включая утренние и вечерние часы [Воложенинов, 1973; Переладова, Никольский, 1975; Никольский, Поярков, 1976]. Так, на рис. 28 показана усредненная суточная динамика рева бухарских оленей в 1973 и 1974 гг. на двух токах в заповеднике «Тигровая Балка» ТаджССР. Из рисунка прежде всего следует, что динамика рева специфична для каждого тока, повторяясь

вполне удовлетворительно по крайней мере два года подряд. Уже этот факт свидетельствует о том, что суточная динамика звуковой активности оленей связана не только с суточной динамикой атмосферной акустики, иначе бы пики рева на обоих токах совпадали. На токе *A* рев начинается в 18.00 и к 1.00—2.00 ч, достигнув максимума, стабилизируется на этом уровне. Около 8.00 ч активность рева начинает быстро падать, и к 9.00—10.00 ч рев практически прекращается. На токе *B* в отличие от предыдущего восходящий участок суточной динамики более пологий, а максимальная активность рева сосредоточена в узком временном интервале, между 8.00 и 9.00 ч, после чего активность рева так же быстро затухает. Таким образом, асинхронность динамики рева на двух токах в сочетании со спецификой динамики на каждом из них делает маловероятной связь динамики звуковой активности оленей с суточной динамикой затухания в биотопе. Среди возможных причин межтоковых различий в динамике наиболее вероятной кажется связь временной динамики рева с характером биотопов, определяющих динамику пространственных взаимоотношений между оленями в брачный период. На токе *A* максимальная звуковая активность достигается существенно раньше, чем на токе *B* (рис. 28). В сущности, в этом и состоит основное различие динамики рева между токами. Благоприятные для пастьбы и отдыха оленей места на токе *A* располагаются ближе к социальному центру активности, чем на токе *B*. Утром, после окончания рева, олени тока *A* не уходили далеко, оставаясь в его ближайших окрестностях. Этот ток находился в разреженном туранговом тугае и был окружен неплотными зарослями низкого тростника с многочисленными увлажненными прогалинами, удобными для пастьбы и отдыха. Напротив, центр социальной активности тока *B* находился в зарослях плотного и высокого тростника, которые тянулись на несколько километров, так что олени далеко расходились с него утром и медленно собирались вечером. Если же учесть, что наиболее активно олени режут в центре социальной активности [Никольский и др., 1975], т. е. там, где особенно часты непосредственные контакты между животными, то становится понятной связь между характером биотопа и пространственно-временной динамикой рева.

Однако если начало максимальной суточной активности рева можно связать с биотопическими особенностями распределения оленей, то практически синхронный на обоих токах и резкий спад активности связан, видимо, с иными причинами. Именно поэтому нельзя, вероятно, абсолютно исключить влияние метеорологических условий на динамику звуковой активности оленей. Как в 1973, так и в 1974 г. динамику рева мы регистрировали с конца августа по конец сентября. Солнце в сентябре восходит между 5.30 и 6.30, а в 8.00—9.00 ч., т. е. через два с половиной часа после восхода, рев резко идет на убыль. В результате время (относительно восхода солнца), предшествующее резкому спаду рева, в общем удовлетворительно совпадает со временем, когда, по дан-

ным Хенвуда и Фабрика, акустика атмосферы наиболее благоприятна для распространения звука. Мы не проводили специальных метеорологических наблюдений, но регулярно замечали, что именно между 8.00 и 9.00 ч погода резко менялась. Начинался ветер, причем со временем скорость его увеличивалась. Поэтому если начало суточного пика звуковой активности можно связать у оленей с биотопическим распределением животных, то в качестве причины резкого затухания рева нельзя исключить резкое изменение погоды в ранние утренние часы.

Следует, однако, иметь в виду, что звуковая активность оленей хорошо согласуется с суточной динамикой их общей активности. Так, А. А. Насимович [1961, с. 151] пишет, что «летом в жаркую погоду олени перестают пастись не позже 8—9 (!) часов (после того, как исчезнет роса); пастьба возобновляется под вечер, продолжаясь с перерывами и ночью». Это обстоятельство делает еще менее убедительной связь суточной динамики рева с динамикой атмосферной акустики.

Динамику воя шакалов, волков и койотов также не удастся связать с ранними утренними часами. По наблюдениям в заповеднике «Тигровая Балка», летом и в начале осени шакалов можно услышать во все темное время суток. Время наиболее активного воя распределяется практически равномерно, начиная с 21.00 и до 5.00 ч [Никольский, Поярков, 1976, 1981]. В суточной динамике воя волков Харрингтон и Меч [Harrington, Mech, 1978] выделили вечерний пик наиболее активного воя между 21.00 и 23.00 ч, но и в остальное темное время суток, вплоть до 8.00—9.00 ч, можно услышать вой волков. Лондр [Laundre, 1981], изучавший суточную и сезонную динамику воя койотов, показал, что в сезоны наибольшей звуковой активности (февраль — март и июнь — август) койоты воют с вечера и на протяжении всей ночи, правда, в летний период в середине ночи они более молчаливы, чем в начале ее и в конце.

В свете изложенного весьма примечательно замечание Уиттена [Whitten, 1982], которым он завершает обсуждение условий распространения песни гиббонов Клосса во влажном тропическом лесу. Уиттен установил, что самцы этого вида наиболее активно поют в час, предшествующий рассвету, но могут петь и в любое время в интервале от 1 до 13 ч. По мнению автора, акустические особенности тропического леса наиболее благоприятны для распространения песни гиббонов в предрассветные часы. Но поскольку самцов можно слышать практически всю первую половину дня, то Уиттен счел необходимым смягчить категоричность предшествующего обсуждения: на с. 49—50 он замечает, что для самца лучше петь после восхода, чем не петь совсем. В пении самцов после восхода автор усматривает реализацию гиббонами неудовлетворенной потребности («мотивации») петь. В связи с этим он обращает внимание на то, что в случае низкой звуковой активности самцов на рассвете их звуковая активность после восхода солнца повышается.

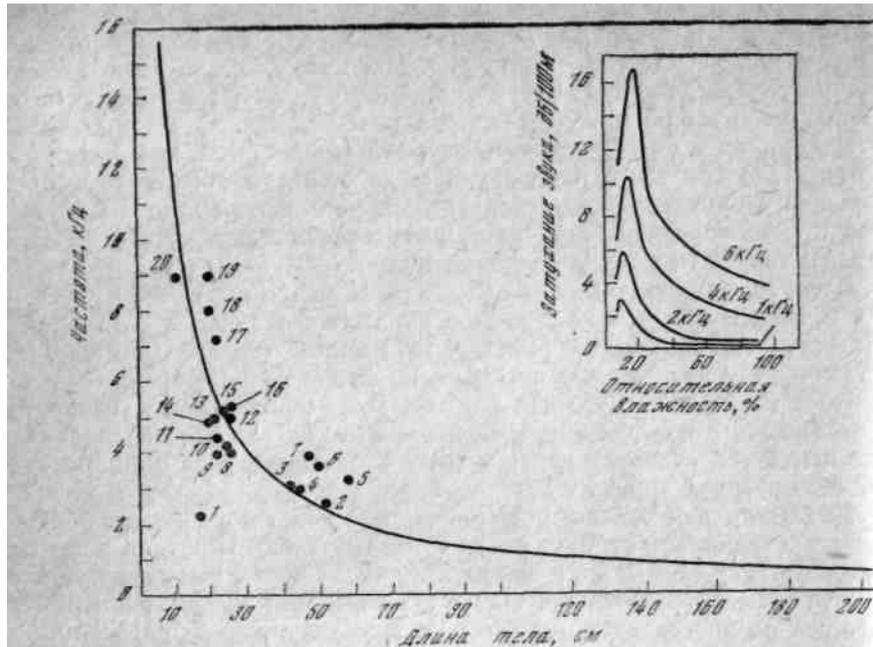


Рис. 29. Зависимость доминантной частоты предупреждающего об опасности сигнала грызунов от длины их тела [по Никольскому, 1973, с исправлениями]

Виды: 1 — большая песчанка; 2—7 — сурки: 2 — красный, 3 — сурок Мензбира, 4 — черношапочный, 5 — европейский, 6 — серый, 7 — степной; 8—19 — суслики: 8 — большой, 9 — малый, 10 — желтый, 11 — горный кавказский, 12 — краснощекий, 13 — малоазийский, 14 — даурский, 15 — азиатский длиннохвостый, 16 — арктический, 17 — реликтовый, 18 — крапчатый, 19 — европейский; 20 — полевка Брандта. На врезке — влияние относительной влажности воздуха на затухание звука ([по Ingard, 1953])

В еще большей степени противоречат гипотезе Хенвуда и Фабрика случаи, когда звуковая активность млекопитающих приходится на дневные часы. Это время, особенно в пустынях и полупустынях, самое неблагоприятное для распространения звука, так как днем резко понижается влажность воздуха и повышается скорость ветра, в результате чего заметно, а иногда и в катастрофических размерах ухудшается распространение звука. Но именно в дневное время активны и вынуждены использовать дальнюю звуковую связь многие мелкие млекопитающие, использующие для предупреждения об опасности звуковую сигнализацию. Некоторые из них населяют пустыни, полупустыни или сухие степи, районы, в которых неблагоприятные акустические условия носят зональный характер.

К их числу относится, например, большая песчанка, которая распространена в равнинных и предгорных полупустынях и пустынях от Восточного Прикаспия и центральной части Передней Азии до Южного Прибалхашья, МНР, Северо-Западного и Северного Китая [Соколов, 19776].

При очень низкой относительной влажности воздуха происходит значительное затухание высоких частот. На рис. 29, заимствованном из работы Ингарда [Ingard, 1953], показана зависимость затухания звука (дБ/100 м) от частоты и относительной влажности воздуха. Рисунок показывает, что, например, при относительной влажности, равной 20%, на частоте 6 кГц затухание равно 14 дБ, а на частоте 2 кГц достигает всего 3 дБ. В данном случае важно подчеркнуть значительную зависимость затухания, резко возрастающую с повышением частоты.

Оказалось, что доминантная частота предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки примерно в 3 раза ниже ожидаемой, что видно по ее положению относительно кривой первично-оптимальной частоты дистантных звуковых сигналов наземных млекопитающих, полученной ранее в результате анализа предупреждающего об опасности сигнала 20 видов грызунов [Никольский, 1973].

Самый простой способ повышения дальности передачи сигнала состоит в использовании максимально возможной энергии излучения. Но этого можно достичь в диапазоне частот, ограниченном окрестностями резонансной частоты голосового тракта, в большой степени зависящей от размеров животного, с которыми она связана обратным отношением. Частоту, на которой животные способны излучать максимум энергии, мы и предложили назвать «первично-оптимальной». Значительное отклонение от данной частоты (если рассматривать дистантные сигналы) можно, вероятно, свести с давлением отбора, направленного на выделение определенной части спектра. Причины этого могут быть разными. Например, затухание первично-оптимальной частоты в неблагоприятных условиях среды или маскировка сигнала шумом.

Естественно, что размеры голосового тракта коррелируют с размерами тела, в частности с его длиной. Сопоставление доминантных частот предупреждающего сигнала 20 видов грызунов с длиной их тела показало, что в общем виде эти две величины связаны обратной зависимостью. Изображенную на рис. 29, А кривую первично-оптимальной частоты вполне удовлетворительно можно описать формулой

$$F_{\text{по}} \text{ (кГц)} = C \text{ (кГц}\cdot\text{см)} / L \text{ (см)} = 118 / L,$$

где $F_{\text{по}}$ — первично-оптимальная частота; L — длина тела животного; C — постоянный коэффициент.

У большинства исследованных видов первично-оптимальная частота не сильно отличается от ожидаемой. Максимальное отличие получено для частоты сигнала большой песчанки, у которой, как уже говорилось, эта частота оказалась ниже ожидаемой почти в 3 раза. Такое резкое понижение доминантной частоты становится понятным, если учесть, что большая песчанка населяет пустыни, где атмосферные условия крайне неблагоприятны для распространения высоких частот. Этому препятствует не только низкая влажность, но и большие скорости ветра [Ingard, 1953;

Wiener, Keast, 1959; Арабаджи, 1965; Красильников, 1960; Parkin, Scholes, 1964, 1965; Scholes, Parkin, 1967]. Обработав данные по относительной влажности воздуха, опубликованные в «Справочнике по климату СССР» [1967, 1968, 1969], для 65 метеостанций (сроки наблюдений 7, 13, 19 ч), входящих в границы ареала большой песчанки на территории Советского Союза, мы обнаружили, что пять месяцев в году, с мая по октябрь влажность колеблется в среднем между 15 и 30%. Такая влажность достаточно низка, чтобы оказать существенное влияние на распространение звука. Как следует из рис. 29, ожидаемая первично-оптимальная частота сигнала большой песчанки равна примерно 7 кГц, а реально существующая — около 2 кГц. При относительной влажности воздуха, равной, например, 20%, затухание на частоте 6 кГц составит 14 дБ на 100 м, а на 2 кГц — всего 3 дБ. Таким образом, затухание в реальных масштабах частоты, расстояния и влажности достаточно ощутимо.

Косвенно правильность предположения относительно связи низкой частоты сигнала большой песчанки с обитанием вида в аридных условиях подтверждают результаты работы Лея [Lay, 1972], который показал, что для песчанок (*Gerbillinae*), включая и большую, характерно значительное понижение порога слуховой чувствительности на низких частотах. Эту особенность слуха Лей связывает с обитанием большинства представителей подсемейства в пустынях. Кроме того, оказалось, что доминантные частоты и других звуковых реакций у большой песчанки тоже, как правило, не поднимаются выше 3 кГц [Гольцман и др., 1977]. Работы Лея и Гольцмана с соавторами не только подтверждают наше мнение, но и подчеркивают глубокую адаптацию большой песчанки к жизни в аридных условиях.

Среди других типично пустынных грызунов с дневным образом жизни звуковое предупреждение об опасности характерно также для гундиевых (*Stenodactylidae*). Гундиевые распространены в Северной Африке от Сенегала и Марокко до Сомали, где населяют полуаридные и аридные области [Соколов, 1977]. Как установила недавно Джордж [George, 1981], доминантные частоты «тревожных» криков у всех пяти видов этого семейства не превышают 1—3 кГц. Для объяснения необычно низкой частоты звуковых реакций у этих мелких млекопитающих Джордж придерживается мнения, аналогичного нашему. Она считает, что низкие частоты способствуют более успешной передаче сигнала в аридных условиях.

Как уже говорилось, значительное влияние на распространение звука в естественной среде может оказывать ветер. При скоростях ветра, превышающих 4 м/с, развивается значительная турбулентность, среда становится неоднородной, в различных точках плотность воздуха быстро меняется. При распространении звука в такой среде происходят пульсации энергии, которые увеличиваются с увеличением скорости ветра [Красильников, 1960; Lenk, Lotze, 1964].

Понизить вредное влияние пульсаций можно путем многократного повторения звука, что повышает вероятность обнаружения сигнала. Так, на рис. 30, *А* изображена кривая пульсаций интенсивности звука на частоте 5 кГц [Красильников, 1960]. Скорость ветра 4 м/с, расстояние между источником и приемником 67 м. На этом же рисунке дано схематическое изображение временной картины предупреждающего об опасности сигнала малого суслика. Импульсы следуют с периодом меньше 150 мс. Серии состоят на трех импульсов. В случае если бы сигнал состоял из одиночного звука (первого в каждой серии), то из-за отсутствия выбора потери определились бы потерей этого единственного импульса.

При прохождении сигнала, состоящего из серии импульсов (в нашем случае их три), повышается вероятность попадания сигнала (одного из трех импульсов) в моменты времени с наименьшим затуханием.

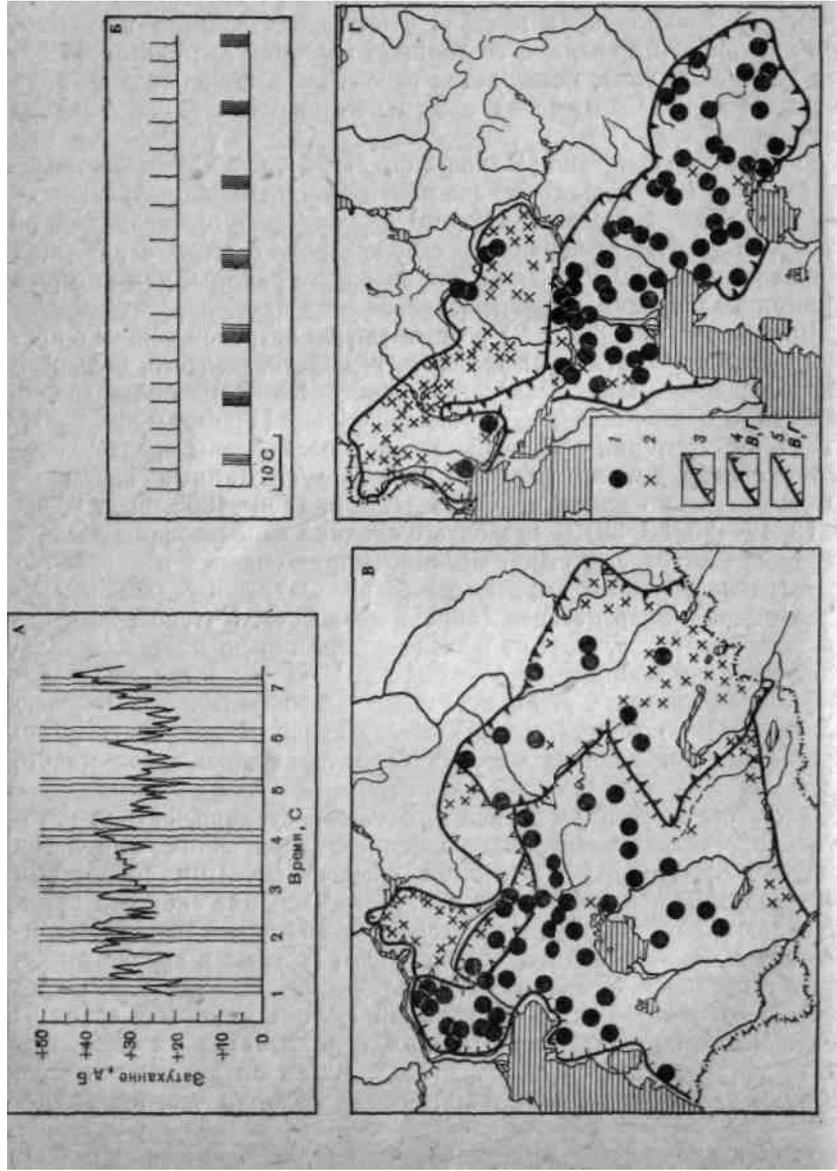
Ранее было показано [Никольский, 1973], что таким «ветрозащитным» сигналом обладают два полупустынных вида сусликов — малый суслик и желтый. Именно у них предупреждающий об опасности сигнал представляет собой серии быстро следующих импульсов (рис. 30 *Б*). Эти виды населяют районы, для которых характерны большие скорости ветра.

На картах (рис.30, *Г, В*) воспроизведен ветровой режим в ареалах пяти видов сусликов: крапчатого, малого, желтого, большого и краснощекого. При составлении карт ареалов мы пользовались в основном монографией «Наземные беличьи» [Громов и др., 1965]. В качестве критерия «сильный ветер» использованы среднемесячные скорости ветра, превышающие 4 м/с. Данные взяты из «Справочника по климату СССР» (Ветер, 1966—1968, вып. 9, 10, 12, 13, 17—20, 28, 30). Для желтого суслика использованы данные о скорости ветра за четыре месяца (март — июнь — периоды активности на большей части видовой ареала), для остальных четырех видов — пять месяцев (апрель — август). Учтено время активности всей популяции от выхода из спячки до массового залегания в спячку молодых.

Высокая скорость ветра в течение всего активного периода наблюдается по всему ареалу желтого суслика, за исключением периферии. Аналогичная картина характеризует и ареал малого суслика.

С другой стороны, в ареале крапчатого суслика, сигнал которого представляет собой ряды медленно следующих импульсов (рис. 30, *Б*), районы с высокими среднемесячными скоростями ветра редки. В основной же части ареала большие скорости ветра наблюдаются не чаще одного месяца за активный период сусликов. Это же можно сказать и о ветровом режиме в ареале рыжеватого и краснощекого сусликов.

Следует отметить, что рыжеватый суслик у южной границы ареала в североказахстанских степях, где обычны высокие скорости ветра, распространен спорадично. Здесь он заселяет только влажные биотопы, а в зоне полупустынь колонии часто разобше-



3—Г А — кривая Рис
 же [Красильников пре
 чены ритмическая
 и алашанского
 ветра в ареалах
 4 м/с.

ны и изолированы друг от друга [Громов и др., 1965]. В ареале краснощекого суслика хотя и преобладают районы, которые имеют среднемесячную скорость ветра более 4 м/с не дольше одного месяца за активный период, тем не менее, с востока на запад ареала повышается скорость ветра, но именно в этих районах значительная часть популяции краснощекого суслика населяет опушки березовых колков, создающих надежную ветровую тень.

Позже [Никольский, 1980а] сигнал, состоящий из серий быстро следующих импульсов, был обнаружен и у алашанского суслика, населяющего Гобийский Алтай, Нань-Шань и Ала-Шань [Банников, 1954; Соколов, Орлов, 1980]; в основном это щербнистые пустыни, для которых большие скорости ветра — обычное явление. Сигнал алашанского суслика записан на северо-востоке Гобийского Алтая (хребет Гурван Цайхан). Этот район отличается большими скоростями ветра в течение всего активного периода, алашанских сусликов. Так, согласно справочнику «Климатические характеристики земного шара» [1977], на ближайшей к данному району метеостанции Далан-Дзадгад, отстоящей от места записи не более чем на 60 км, наблюдаются следующие среднемесячные скорости ветра: апрель — 6,1 м/с, май — 5,9, июнь — 4,5, июль — 4,3 и август — 3,9 м/с. Таким образом, как и в ареале желтого и малого сусликов, в районе обитания алашанского преобладают скорости ветра, превышающие 4 м/с или близкие к ней, а ритмическая организация его сигнала вполне адекватна ветровому режиму населяемой им территории.

И, наконец, следует заметить, что у краснощеких сусликов ряды медленно следующих звуков иногда переходят в короткие серии быстро следующих импульсов. Однако наличие этих серий не связано у данного вида с акустическими особенностями среды, а является следствием ситуативных изменений сигнала. Такие серии особенно характерны, когда суслики демонстрируют стремление к бегству или же когда они продолжают подавать сигнал, уйдя в нору. Аналогично ведут себя и даурские суслики, временная и частотная организация сигнала которых мало отличаются от организации сигнала краснощеких сусликов. Причем серии, являющиеся следствием ситуативных изменений, заметно отличаются от серий малого, желтого и алашанского сусликов: внутри последних импульсы следуют монотонно, в то время как в сериях, вызванных ситуативными изменениями, временные интервалы от начала серий к концу увеличиваются, а длительность самих импульсов сокращается; иногда от начала к концу этих серий уменьшается также и верхнее значение основной частоты.

Изложенные выше принципы повышения помехозащищенности звуковых сигналов при их распространении в турбулентной среде нашли подтверждение и в цитированной выше работе Хенвуда и Фабрика [Henwood, Fabrick, 1979]. Хенвуд и Фабрик считают, что у видов птиц, населяющих аридные районы с большими скоростями ветра, потери звуковой энергии, связанные с передачей высокочастотных сигналов, могут частично компенсироваться

временными механизмами. Песни этих видов включают короткие пульсации энергии. Хенвуд и Фабрик предполагают, что короткие участки песни лучше проникают между крупными турбулентными вихрями, типичными для микроусловий саванны.

Выводы

Дистантные звуковые сигналы некоторых видов млекопитающих адаптированы к акустическим особенностям биотопов и к зональным особенностям климата, таким, как влажность воздуха и скорость ветра. В этих случаях частотные и временные параметры звуковых реакций таковы, что обеспечивают повышение помехоустойчивости и увеличивают дальность передачи сигналов.

Глава IV

ВЛИЯНИЕ ИСТОРИИ И СТРУКТУРЫ АРЕАЛОВ НА ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В главах I и III было показано, что причиной географической изменчивости и межвидовых параллелизмов звуковых сигналов становятся иногда экологические факторы. Но, как известно, географическая изменчивость животных может быть не только следствием пространственных изменений среды, но и результатом генетической дивергенции, вызванной частичной или полной пространственной изоляцией. Решающую роль в этом процессе изменчивости играет, очевидно, структура ареалов, ограничивающая или, напротив, способствующая панмиксии.

Можно предположить, что именно пространственная изменчивость, не скоррелированная с градиентами географической среды, оказывает решающее воздействие на формирование этологических механизмов изоляции, поскольку сущность этого процесса состоит в том, что генетическая и этологическая дивергенция развиваются параллельно. В результате этого признаки поведенческих реакций становятся реальными маркерами генотипа дивергировавших популяций. В итоге внутри популяций с родственным генотипом коммуникативные процессы будут протекать успешнее, чем между дивергировавшими.

К этому следует добавить, что изолирующий эффект коммуникативных процессов не ограничивается репертуаром брачного поведения, как это традиционно считают начиная с первых работ, посвященных этологическим механизмам изоляции [Blair, 1941]. Во всяком случае, у млекопитающих, с их подчас очень сложной

социальной структурой, вся система внутривидовых коммуникаций обеспечивает этологическую изоляцию именно благодаря интегрирующему эффекту поведения во все периоды жизненного цикла.

Изложенная точка зрения не противоречит концепции естественного отбора, так как в данном случае особенно жестко должен действовать стабилизирующий отбор, который «ведет через элиминацию всех случайных уклонений к повышению существующей или уже установившейся нормы» [Шмальгаузен, 1946, с. 135]. Очевидно, что, чем стабильнее будет норма коммуникативного процесса, тем надежнее этот процесс будет действовать на внутривидовом уровне и тем сильнее будет изоляция на межпопуляционном. И если это так, то основная функция внутривидовых коммуникаций заключается в создании интегрирующих механизмов, а механизмы изоляции выступают в этом случае как вторичный эффект по отношению к внутривидовой (внутрипопуляционной) интеграции.

Дивергенция сигнала арктических сусликов под влиянием островной изоляции

Островная изоляция давно привлекает внимание исследователей как удобная модель для изучения географической изменчивости. Наличие непреодолимой преграды, несомненная в прошлом связь с материком и ограниченная численность островного населения составляют известные преимущества данной модели. В последнее время к ним добавилось еще одно — время изоляции. Современные методы позволяют довольно точно датировать его, особенно если это касается шельфовых островов. Работа с подобной моделью позволяет не только обнаружить начальную стадию дивергенции, но и описать ее в функции времени.

В качестве такой модели мы использовали предупреждающий об опасности сигнал арктических сусликов, населяющих о-в Аракамчечен в Беринговом море и ближайшее к острову побережье материка [Никольский, 1981].

Образование островов в Северной Пацифике связано с последней трансгрессией Мирового океана, которая началась около 20 тыс. и закончилась 7—5 тыс. лет назад [Каплин, 1967; Велижанин, 1972; Бадюков, Каплин, 1979]. На основании данных о скорости трансгрессии, глубине изолирующего пролива и радиоуглеродных датировок А. Г. Велижанин [1976] установил время изоляции отдельных островов Берингова моря, включая и о-в Аракамчечен. Этот остров отделился от п-ова Чукотка 7,5 тыс. лет назад. Таким образом, 7,5 тыс. лет назад материковые популяции сусликов изолировались от островной.

Звуковые реакции сусликов записаны на магнитную ленту в полевых условиях с 20 июля по 20 августа 1979 г. в трех пунктах Провиденского района Магаданской области, находящихся примерно на равном (около 30 км) расстоянии друг от друга (рис.



Рис. 31. Популяции арктического суслика
1 — Вуквунайвам; 2 —
Янракиннот; 3 — Аракамчечен

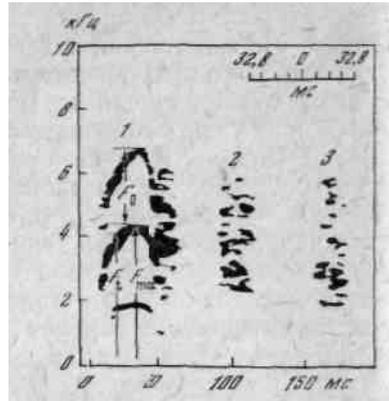


Рис. 32. Серия предупреждающего об опасности сигнала арктического суслика

1—3 — порядковые номера звуков. F_0 — основная частота гармонической составляющей первого звука; F_{max} — максимальное значение частоты; Ft — значение частоты в момент времени t . Вверху изображена шкала моментов времени, в которые через каждые 8,2 мс от F_{max} измеряли абсолютное значение гармонической составляющей

31): 1) п-ов Чукотка, урочище Вуквунайвэм, 30 км северо-западнее пос. Янракиннот; 2) п-ов Чукотка, юго-западные и западные окрестности пос. Янракиннот; 3) о-в Аракамчечен, северо-восточное побережье острова. В дальнейшем эти три пункта и населяющие их популяции сусликов называются Вуквунайвэм, Янракиннот, Аракамчечен.

Полученные выборки позволяют сравнивать звуковые сигналы двух материковых популяций между собой и со звуковыми сигналами островной популяции, отделенной от материка непреодолимым для сусликов проливом Сенявина, ширина которого более 10 км.

Пространство между материковыми популяциями в разной степени (но почти всюду) заселено сусликами. Эти поселения прерываются неширокими речками, вполне преодолимыми для них. Так что через промежуточные поселения между материковыми популяциями может периодически осуществляться контакт.

Для анализа сигнала использовали семь его признаков. Выбор признаков обусловлен спецификой данной звуковой реакции, которая состоит из серии звуков, следующих с периодом от нескольких до десятков секунд (сигнал соответствует описанной в главе I реакции на наземных врагов и в данном случае представляет собой реакцию на наблюдателя, неподвижно стоящего на расстоя-

нии нескольких десятков метров от сусликов). Временные интервалы внутри серий на несколько порядков меньше временных интервалов между ними. Первый в серии звук, как правило, с гармонической составляющей и заканчивается обычно широкой полосой частот. В последующих в серии звуках гармоническая составляющая отсутствует [Никольский, 1979а]. Типичная серия показана на рис. 32. В анализе использованы следующие признаки сигнала: 1) длительность первого в серии звука, включая гармоническую и широкополосную составляющие; 2) длительность второго (широкополосного) в серии звука; 3) интервал между первым и вторым звуком; 4) число звуков в серии; 5) скважность относительно первых двух в серии звуков; 6) основная частота гармонической составляющей; 7) характеристика частотной модуляции гармонической составляющей. Для первых шести признаков вычислена средняя арифметическая и ошибка средней ($P=0,95$).

Полученные результаты показали, что за 7,5 тыс. лет звуковой сигнал островной популяции не претерпел существенных изменений. Во всяком случае, специфическая для вида частотно-временная организация сигнала сохранилась. Как у материковых популяций, так и у островной сигнал представляет собой серии звуков, организованных в ряды. Во всех трех популяциях первый звук в серии содержит гармоническую компоненту, в остальных звуках она отсутствует. Между тем материковые популяции проявляют большее сходство между собой, чем с популяциями о-ва Аракамчечен.

В табл. 3 перечислены средние значения шести признаков сигнала для всех трех популяций. По большинству признаков разность невелика. Однако, за исключением первого в серии звука, разность между средними величинами признаков материковых популяций меньше, чем между средними материковых и островной. Причем разность между средними признаков материковых популяций во всех случаях статистически недостоверна, в то время как в одном случае разность достоверна между средними признаков материковых популяций и островной. Основная частота сигнала населения о-ва Аракамчечен достоверно выше, чем у сусликов с материка ($P=0,99$). Но это различие, скорее всего, отражает различия в размерах сусликов из разных популяций. Так, Н. И. Калабухов [Громов и др., 1965] считает, что у арктического суслика островные формы мельче описанных с континента. Известно, что в общем случае при увеличении размеров животного частота понижается и наоборот [Никольский, 1973].

Однако, несмотря на отсутствие достоверных различий по остальным признакам, вероятность различий между материковыми популяциями все-таки заметно ниже, чем между ними и островной. На рис. 33 показана вероятность разности средних в процентах как функция распределения Стьюдента для шести перечисленных в табл. 3 признаков. (Значение функции для $n=20$ взято из [Рокицкого [1969]). Из рисунка следует, что в целом вероятность различий между материковыми популяциями существенно ниже

Таблица 3. Средние значения шести признаков звукового, предупреждающего об опасности сигнала в трех популяциях арктических сусликов

Признак сигнала	Популяция		
	Вуквунайвэм	Янракыннот	Аракамчечен
Длительность первого в серии звука, мс	68,84±5,9	66,63±3,14	67,94±3,01
Длительность второго в серии звука, мс	31,57±3,73	31,08±1,82	29,36±3,52
Интервал между первым и вторым звуком, мс	27,22±1,96	26,65±2,91	24,89±1,11
Число звуков в серии	3,40±0,45	3,50±0,50	3,90±0,40
Скважность	1,35±0,05	1,37±0,08	1,28±0,07
Основная частота, Гц	1598±317	1461±241	2179±257
Число особей в выборке	14	12	15

вероятности различий между ними и островной и что вероятность различий между популяциями Аракамчечен и Янракыннот несколько ниже, чем между популяциями Аракамчечен и Вуквунайвэм. Не исключено, что меньшая вероятность различий между популяциями Аракамчечен и Янракыннот не случайна, отражая их более тесные пространственные (и генетические) взаимоотношения в прошлом,— расстояние между этими популяциями существенно меньше, чем между популяциями Вуквунайвэм и Аракамчечен. И наконец, последний признак — характеристика частотной модуляции гармонической составляющей. Оказалось, что этот признак во всех трех популяциях практически одинаков (рис. 34).

Полученные результаты, таким образом, говорят о том, что за 7,5 тыс. лет дивергенция сигнала не достигла уровня видовой специфики, но тенденция в изменчивости проявляется совершенно определенно: по одному признаку различия между материковыми популяциями и островной статистически достоверны; по четырем признакам вероятность различий между материковыми популяциями меньше, чем между материковыми и островной; вероятность различий между ближайшей к острову популяцией и островной несколько меньше, чем между островной и более удаленной от побережья. Эти различия можно рассматривать как раннюю стадию эволютической дивергенции. Причем географическая изменчивость в данном случае отражает, по существу, недавнюю историю и микроструктуру ареала.

Имеющиеся в литературе сведения позволяют качественно оценить дивергенцию сигнала, как за большой промежуток времени, так и на более обширной части ареала, поскольку в настоящее время известны описания сигнала с Аляски [Melchior, 1971] и с Камчатки [Никольский, 1979а]. (Арктический длиннохвостый суслик, как уже говорилось, голарктический вид, а конспецифичность популяций, разделенных Беринговым проливом, недавно

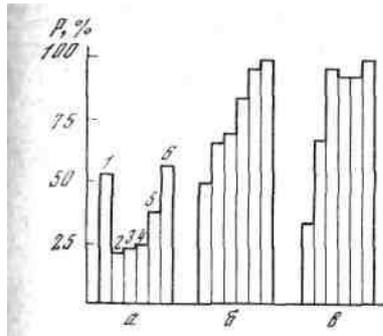


Рис. 33. Достоверность разности шести признаков предупреждающего об опасности сигнала арктического суслика

1 — длительность первого в серии звука; 2—длительность второго в серии звука; 3—интервал между первым и вторым звуком; 4— число звуков в серии; 5 — скважность; б — основная частота. Под гистограммами обозначены сравниваемые пары популяций (а—в): о — Вуквунайвэм — Янракыннот; б — Янракыннот — Аракамчечен; в — Вуквунайвэм — Аракамчечен

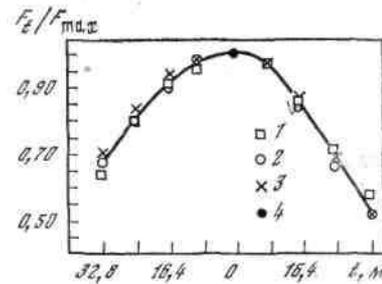


Рис. 34. Усредненная характеристика модуляции основной частоты предупреждающего об опасности сигнала арктического суслика

Популяции: 1 — Вуквунайвэм; 2 — Янракыннот; 3 — Аракамчечен; 4 — максимальное значение частоты

была подтверждена [Hoffmann et al., 1974; Nadler et al., 1974].) На карте (рис. 56) показаны первые в серии импульсы арктических сусликов с Чукотки и Камчатки, а на рис. 20 — сигналы сусликов, населяющих Аляску. Как видно из рисунков, сигнал камчатских сусликов принципиально не отличается от сигнала сусликов с Чукотки, но в первом импульсе сигнала аляскинских сусликов отсутствует гармоническая составляющая. Мельхиор [Melchior, 1971], из работы которого заимствован рис. 20, проводил свои наблюдения в долине р. Кукпук, примерно в 500 км северо-восточнее Янракыннота. Потеря (или приобретение) гармонической составляющей могла произойти за последние 35—25 тыс. лет. По мнению Хопкинса [Hopkins, 1967], именно 35—25 тыс. лет назад существовали наиболее благоприятные условия для межконтинентальной сухопутной связи между Чукоткой и Аляской. Так что если популяции, разделенные Беринговым проливом, действительно конспецифичны, то оказывается, что заведомо более длительная изоляция приводит к большей этологической дивергенции звуковых сигналов.

Однако значительные различия между звуковыми реакциями сусликов, разделенных Беринговым проливом, можно интерпретировать и иначе. Дело в том, что сигнал арктических сусликов с Аляски принципиально не отличаются от сигнала азиатских длиннохвостых сусликов, причем это относится к звуковой реакции как на наземных, так и на пернатых хищников [Nikolski, Wallschlaeger, 1982]. Как будет показано в следующей главе (см. рис. 57),

реакция азиатских длиннохвостых сусликов на наземных врагов отличается от той же реакции арктических сусликов отсутствием гармонической составляющей в первом в сериях звуке, т. е. именно тем, чем аляскинские суслики отличаются от сусликов, населяющих Чукотку и Камчатку. В связи с этим нельзя исключить того, что суслики, звуковые реакции которых записывал Мельхиор [Melchior, 1971], конспецифичны не арктическим, а азиатским длиннохвостым сусликам и являются плейстоценовым реликтом последних. Об этом свидетельствуют два обстоятельства. Во-первых, азиатский длиннохвостый суслик форма более древняя, чем арктический [Воронцов, Ляпунова, 1969]. Во-вторых, северо-запад Северной Америки во время двух последних плейстоценовых оледенений (иллинойс и висконсин) был свободен от покровного льда и представлял собой просторный рефугиум для многих видов млекопитающих, в том числе и для длиннохвостых сусликов [Guthrie, 1968; Pewe, 1975; Jopling et al., 1981]. Причем район, населенный популяцией сусликов, которых изучал Мельхиор (р. Кукпук), и в Иллинойсе и в висконсине был изолирован от основного, юконского рефугиума ледником, покрывавшим хребет Брукс [Pewe et al., 1965].

Если точка зрения Н. Н. Воронцова и Е. А. Ляпуновой [1969] верна и азиатский длиннохвостый суслик действительно более древняя форма, чем арктический, то наиболее вероятно, что ископаемые остатки, датируемые американскими авторами от иллинойса до позднего висконсина, принадлежат, скорее всего, азиатскому длиннохвостому суслику. Основываясь на литературных данных, к сожалению, нельзя сказать более определенно, кому принадлежат ископаемые остатки с Аляски — арктическому или азиатскому длиннохвостому суслику, так как американские авторы для обозначения одного вида используют четыре названия: *Citellus parryi*, *C. undulatus*, *Spermophilus parryi*, *Sp. undulatus*. На это обстоятельство обратил внимание Певе [Pewe, 1975]. Путаница в названиях, продолжающаяся до сих пор, вызвана тремя причинами: 1) еще совсем недавно азиатского и арктического (или американского) длиннохвостых сусликов считали одним видом; 2) в американской литературе более принято родовое название *Spermophilus*, чем *Citellus*; 3) указанные виды морфологически сходны между собой, хотя и различаются по многим признакам.

Против того, что суслики с Аляски могут быть плейстоценовым реликтом азиатских длиннохвостых сусликов, говорят, прежде всего, результаты цитогенетического анализа. Арктические суслики, населяющие обе части ареала — азиатскую и североамериканскую, в диплоидном наборе имеют одинаковое число хромосом, равное 34, и идентичную их морфологию. С другой стороны, у азиатского длиннохвостого суслика диплоидный набор включает 32 хромосомы, причем как по числу пар хромосом, так и по их морфологии этот вид не отличается от колумбийского суслика (*S. columbianus*), населяющего Северную Америку. Это обстоятельство позволило Воронцову и Ляпуновой [1969] прийти к выводу о том, что азиат-

ский длиннохвостый суслик и арктический не являются близкородственными видами, но что сходство кариотипов азиатского длиннохвостого суслика и колумбийского есть свидетельство их родства. Однако в работе, подводящей итог советско-американским исследованиям эволюционных связей берингийских млекопитающих [Надлер и др., 1976], показано, что электрофоретический и морфологический анализы дали несколько иные результаты, чем анализ хромосомных наборов. Оказалось, в частности, что арктические суслики, населяющие Азию и Северную Америку, имеют 11 из 12 общих локусов; азиатский длиннохвостый суслик и колумбийский — 12 из 14; арктический и азиатский длиннохвостый в пределах Азии — 11 из 13; арктический и колумбийский — 16 из 17. По морфологическим признакам (36 измерений черепа) азиатские длиннохвостые суслики не вполне идентичны колумбийским (Robinson, Hoffmann 1975), с которыми, как говорилось выше, они имеют абсолютно идентичные кариотипы. По результатам комплексного анализа Надлер с соавторами [1976] пришли к выводу, что, хотя сравнительную ценность различных наборов признаков трудно оценить, у *Citellus* быстрее эволюционировали морфологические и биохимические признаки, нежели хромосомы. Совершенно очевидно, что такой вывод оставляет много места для обсуждения систематических взаимоотношений между голарктическими видами и не исключает дальнейших поисков в этом направлении. Если в будущем удастся подтвердить, что суслики, населяющие Аляску севернее хребта Брукс, действительно являются плейстоценовым реликтом азиатских длиннохвостых сусликов, то этот факт не окажется слишком неожиданным, поскольку в настоящее время на территории Азии известны плейстоценовые реликты этого вида, изолированные от основной части ареала [Воронцов, Ляпунова, 1976].

Влияние ледниковой изоляции на дивергенцию сигнала красных сурков

Широкое развитие изолятов и полуизолятов, сильно усложняющих кружево ареала, вызывают рельеф горных стран и особенно горные оледенения. Исследование предупреждающего об опасности сигнала красного сурка в интрагляциальной области Восточного Памира показало, что ледниковая изоляция, подобно островной, также вызывает дивергенцию звуковых реакций [Орленев, Никольский, 1975; Никольский, 1979а; Никольский, Орленев, 1980].

Еще ранее некоторые авторы обратили внимание на то, что красные сурки, населяющие Восточный Памир, отличаются некоторыми признаками внешней морфологии и особенностями звукового сигнала [Громов и др., 1965; Яковлев, Дерлятко, 1967]. Например, на Памире в районе оз. Зоркуль зверьки кричали односложно, с большими интервалами между звуками, так что «трели» не получается [Громов и др., 1965].

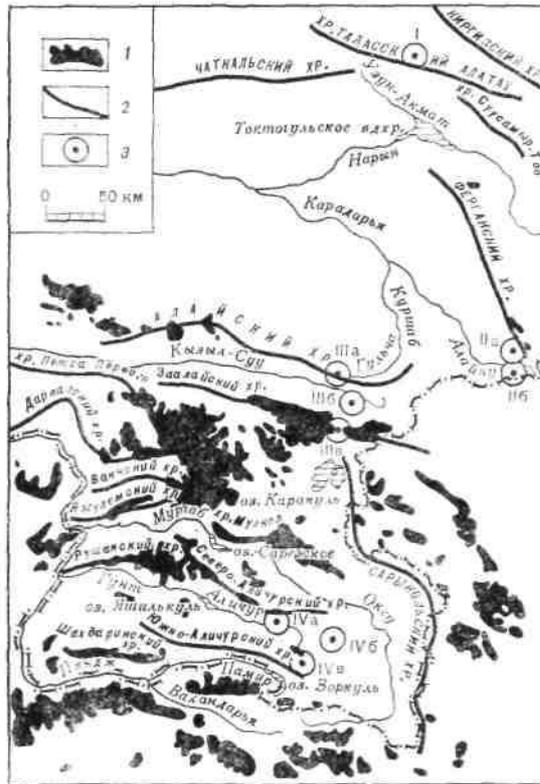


Рис. 35. Карта районов записи предупреждающего об опасности сигнала красного сурка и современного оледенения Центрального Тянь-Шаня и Памира. Популяции сурков: I — Талас, II — Алайку, — Алай, — Восточный Памир; буквенные индексы обозначают конкретные пункты записи, перечисленные в тексте. I — современное оледенение; 2 — хребты; 3 — работы записи сигнала

Рис. 36. Осциллограммы предупреждающего об опасности сигнала красных сурков из Алая (III) и Восточного Памира (IV). $T_{сл}$ — период следования импульсов; t_i — длительность импульсов; n — пик

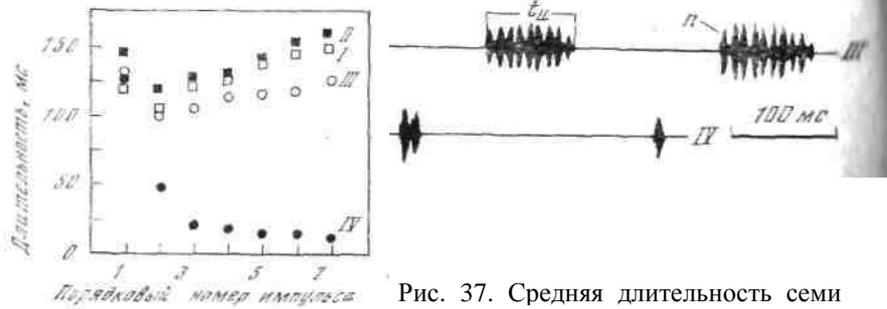


Рис. 37. Средняя длительность семи первых в серии импульсов предупреждающего об опасности сигнала красных сурков. Популяции: I — Талас, II — Алайку, III — Алай, IV — Восточный Памир

Мы записали предупреждающий об опасности сигнал красных сурков в различных районах Тянь-Шаня и Памира. Ниже перечислены районы (римские цифры) и пункты (буквенные индексы около римских цифр) записи (рис. 35) с указанием числа особей (n). Каждому району дано рабочее название: Талас, Алайку, Алай, Восточный Памир.

I. Талас, $n = 6$, август 1974, Таласский Алатау, верхнее течение р. Калба. II. Алайку, $n=42$, июль 1975, южные отроги Ферганского хребта; IIa — долина р. Ишигарт; IIб — от слияния рек Алайку и Суек вверх по р. Суек до Гос. границы СССР с КНР. III. Алай, $n=36$, август-сентябрь 1966; IIIa — северные склоны Заалайского хребта, верховье р. Гульча; IIIб — восточная часть Алайской долины, урочище Колмак-Су; IIIв — Заалайский хребет, перевал Кызыл-Арт. IV. Восточный Памир, $n=25$, июнь-июль 1973; IVa — южные склоны Северо-Аличурского хребта, долина р. Ак-Архар; IVб — 50 км восточнее предыдущего пункта, урочище Кок-Джар; IVв — северные отроги Южно-Аличурского хребта, верховье р. Гурумды. Во всех случаях для анализа использовали записи сигнала только взрослых особей, так как сигнал сурчат отличается от сигнала взрослых отсутствием или слабым развитием амплитудной модуляции [Орленев, Никольский, 1975], которая является характерным признаком звуковой реакции у данного вида.

Амплитудная модуляция сигнала достигает 100%, вследствие чего на слух он воспринимается как трель. Обычно сигнал состоит из серии коротких импульсов-трелей (рис. 36). Общая характеристика временных параметров сигнала представлена в табл. 4. Сигнал состоит обычно из 5—6 звуков, длительность которых несколько более 100 мс и которые следуют с периодами около 300 мс.

Таблица 4. Временные характеристики предупреждающего об опасности сигнала красных сурков

Признак сигнала	Нижний предел	Верхний предел	Модальное значение
Период следования импульсов,	148	780	280
Длительность импульсов, мс(t_n)	5	230	130
Число импульсов в серии	1	14	5-6
Число пиков в импульсе	1	16	8

Оказалось, однако, что сигнал восточнопамирских сурков сильно отличается от усредненных для вида значений и от сигнала остальных популяций (рис. 36). В сигнале восточнопамирских сурков от первого импульса к последнему быстро уменьшается длительность. Это происходит за счет сокращения числа пиков.

На рис. 37 дана средняя длительность первых семи импульсов сигнала всех изученных популяций (Талас, Алайку, Алай и Восточный Памир). Длительность первого в серии импульса восточнопамирских сурков не отличается от его длительности в сигнале, описанном в других районах, но последующие импульсы имеют гораздо меньшую длительность. Так, начиная со второго импульса, средняя длительность в районах I—III колеблется между 100 и 160 мс, а в районе IV — 10—50 мс. Кроме того, в последнем случае наблюдается и иная тенденция изменения длительности в процессе сигнализации. Если в сигнале первых трех популяций длительность

ность второго импульса существенно меньше первого, а затем она возрастает, то в сигнале восточнопамирских сурков длительность уменьшается на протяжении всей серии. В реальном, не усредненном сигнале начиная с 3—4-го импульса длительность практически не меняется, так как импульсы достигают своего минимального значения — одного пика.

Таким образом, восточнопамирские сурки сохранили в предупреждающем об опасности сигнале видоспецифические признаки (амплитудная модуляция), но в то же время приобрели новые (сокращение длительности импульсов), резко выделяющие их из целой группы сурков, населяющих Тянь-Шань и Алай.

По нашему мнению, специфика признаков звукового сигнала красных сурков, населяющих Восточный Памир, является следствием географической изоляции.

Известно, что на Памире в настоящее время широко развито горное оледенение и что Восточный Памир представляет собой интрагляциальную область [Трофимов, 1962; Чедия, 1962]. На рис. 35 показано современное оледенение обсуждаемой территории. Рисунок демонстрирует окружение Восточного Памира и его изоляцию от северной части ареала красного сурка (районы Талас, Алайку и Алай). Конечно, эта изоляция не абсолютна, в разных частях ареала популяции эпизодически соединяются. Так, по мнению Е. П. Яковлева и К. И. Дерлятко [1967], поселения сурков Алайской долины соединяются с поселениями на Восточном Памире через перевал Кызыл-Арт (пункт записи Шв). Несомненно, существуют и другие, менее изученные каналы межпопуляционных контактов. Наиболее вероятный из них — на юге Сарыкольского хребта. Но так же несомненно, что географическое положение Восточного Памира затрудняет эти контакты. Существенно при этом, что в эпоху древнего оледенения (по крайней мере, с нижнего плейстоцена) Восточный Памир тоже представлял собой интрагляциальную область [Трофимов, 1962; Чедия, 1962]. Наглядное представление о масштабах древнего оледенения Памира дает карта (рис. 38), составленная по материалам Р. Д. Забирова [1955]. Ледники и фирновые поля в прошлом достигали гораздо большего развития, в то время как Восточный Памир и тогда оставался свободным от ледникового покрова. В литературе не существует единого мнения о времени максимального оледенения Памира. Таких оледенений могло быть два: в средне- и верхне-четвертичное время или в нижне- и среднечетвертичное [Агаханянц, 1965]. История красного сурка практически не изучена, но в северо-западной части ареала (Гиссарский и Зеравшанский хребты) остатки данного вида известны уже со среднего плейстоцена [Громов и др., 1965].

Обращает на себя внимание тот факт, что средняя длительность сигнала алтайских сурков из района III (см. рис. 37) несколько отличается от длительности импульсов сигнала сурков из Таласа и Алайку и незначительно, но все-таки приближается к средней длительности импульсов сигнала восточнопамирской популяции.

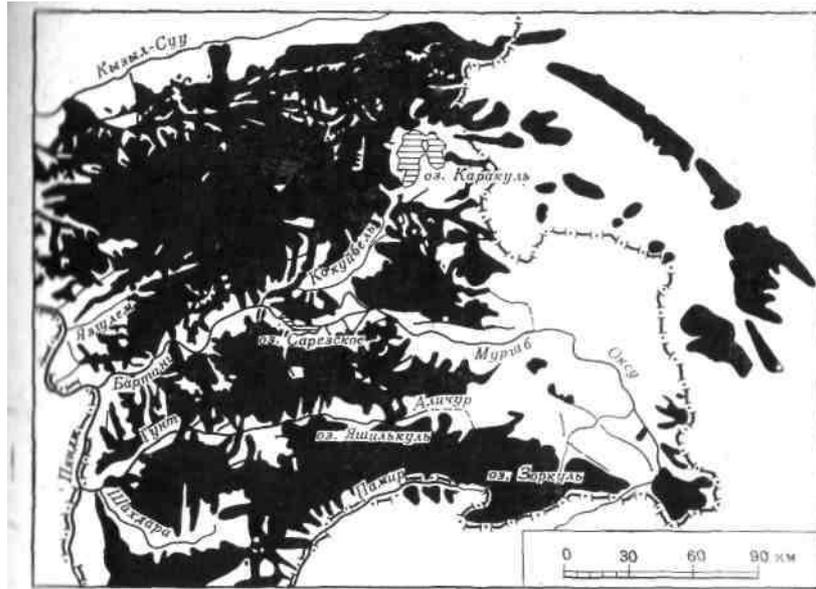


Рис.38. Древнее оледенение Памира
 Черным показана область распространения древних ледников и фирновых полей, карта составлена по материалам Р. Д. Забирова [1955].
 За пределами СССР изображены современные ледники

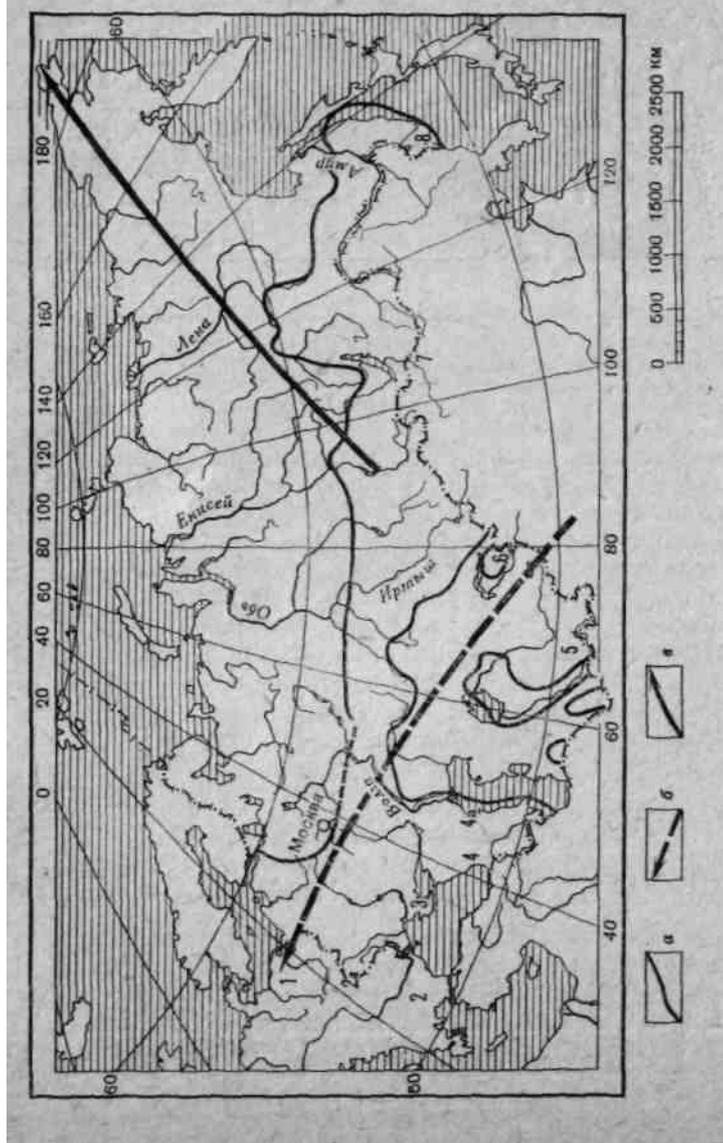
Эта особенность может быть неслучайной, подтверждая мнение Яковлева и Дерлятко [1967] о связи алайских сурков с восточно-памирскими.

В отличие от примера с островной популяцией арктических сусликов в данном случае трудно оценить этологическую дивергенцию в функции времени. Во-первых, длительность изоляции точно не установлена, а во-вторых, восточнопамирская популяция испытывает на себе влияние контактов с соседями. В настоящее время горное оледенение прошло стадию максимального развития. Тем не менее, совершенно определенная специфика сигнала сурков из интрагляциальной области свидетельствует о влиянии ледниковой изоляции на формирование его признаков.

Влияние истории видового ареала на географическую изменчивость брачных криков настоящих оленей

В рассмотренных выше примерах дивергенция сигналов вызвана частичной или полной географической изоляцией. Географическая изменчивость отражает в этих случаях особенности потока генов, в частности ограниченную панмиксию. Особенности генного потока можно проследить по направлению формирования видовых

Рис.
 а — восстановленный Банников, 1961); б — Зап
 Европу в нижнем
 расселения оленей в
 записи брачных
 карпатский олень
 3 — крымский олень, 4
 кавказский олень
 тьянь-шаньский марал;



ареалов. Наиболее интересны в этом отношении виды с обширными и древними ареалами. В процессе расширения области распространения они переживают чередование периодов панмиксии с периодами длительной изоляции. Такое чередование приводит к интересной пространственно-типологической картине, когда клинальная изменчивость носит прерывистый характер, образуя ступенчатые клины признаков.

Настоящие олени населяют лесные, лесостепные, частью пустынные области и горы Старого света приблизительно между 25—30 и 55—60° с. ш. и те же ландшафтные области между 35 и 50—60° с. ш. в Северной Америке [Гептнер, 1961]. На территории этого обширнейшего ареала наблюдается сложная картина географической изменчивости. О числе подвидов настоящих оленей нет единого мнения [Гептнер, Цалкин, 1947; Флеров, 1952; Соколов И., 1959]. В последнем монографическом очерке вида [Гептнер, 1961] принято 8 подвидов на территории Советского Союза и 14 — за его пределами.

Группа возникла в Южной Азии и первоначально расселялась в северо-западном и западном направлениях [Гептнер, Цалкин, 1947; Флеров, 1950, 1952; Гептнер, 1961; Алексеева, 1977]. В Европу настоящие олени проникли в нижнем плейстоцене [Флеров, 1952; Шевырева, 1960]. На Американский континент они попали в среднем плейстоцене ([Guthrie, 1966; подробнее о проникновении настоящих оленей в Северную Америку см. ниже]). Таким образом, за время своего существования группа пережила две большие волны миграции. Первая, более древняя, связана с их проникновением в Европу; вторая, более поздняя, — с заселением Американского континента. На рис. 39 показаны восстановленный ареал оленей в Советском Союзе и наиболее вероятные пути миграций в Европу и в Северную Америку.

Ранее Темброк [Tembrock, 1965], используя записи, сделанные в зоопарке, описал динамические спектры брачных криков у пяти подвидов оленей: *Cervus elaphus hippelaphus*, *C. e. bactrianus*, *C. e. xanthopygus*, *C. e. sibiricus*, *C. e. canadensis*. Оказалось, что у восточных подвидов по сравнению с западными сильнее выражены высокочастотные составляющие. Градиент географической изменчивости имеет, таким образом, западно-восточное направление. Продолжая вслед за Тембром анализ географической изменчивости брачных криков, мы обнаружили, что та же тенденция свойственна в общих чертах изменчивости не только частотных характеристик, но и временных [Никольский и др., 1979; Никольский, 19796].

Мы проанализировали следующие признаки звуковых реакций: 1) число криков в сериях; 2) длительность криков; 3) доминантную частоту.

Ниже перечислены подвиды, число особей (*n*), время и место записи. Нумерация соответствует номерам точек на карте (см. рис. 39).

1. *C. e. hippelaphus*., средневропейский олень, *n*=12, сентябрь 1979, ГДР, район Шорфхайде (запись сделана М. Е. Гольцманом). 2. *C. e. monta-*

pus, карпатский олень, $n=17$, сентябрь, НРБ, Западные Родопы, охотничье хозяйство «Беглика» (по материалам дипломной работы М. Божановой, 1981). 2а. *C. e. montanus*, карпатский олень, $n=12$, сентябрь 1978, Закарпатская обл., Раховский и Свалявский р-ны. 3. *C. e. brauneri*, крымский олень, $n=17$, сентябрь-октябрь 1978, Крымское заповедно-охотничье хозяйство (запись сделана О. Б. Переладовой). 4. *C. e. maral*, кавказский олень, $n=18$, сентябрь-октябрь 1977, Большой Кавказ, верховья рек Белая и Лаба, Кавказский заповедник (запись сделана О. Б. Переладовой). 4а. *C. e. maral*, кавказский олень, $n=10$, сентябрь 1979, ГССР, Лагодехский заповедник, (запись сделана А. Д. Поярковым). 5. *C. e. bactrianus*, бухарский олень, $n=14$, сентябрь 1973, нижнее течение р. Вахш, заповедник «Тигровая Балка». 6. *C. e. songaricus*, тьянь-шаньский марал, $n=8$, сентябрь 1978, Джунгарский Алатау, Талды-Курганская обл., Канальский р-н (запись сделана Н. А. Формозовым). 7. *C. e. sibiricus*, алтайский марал, $n=15$, сентябрь-октябрь 1977, МНР, Хангай, окрестности Улан-Батора, заповедник «Богдо-Ула», 8. *C. e. xanthopygus*, изюбрь, $n=11$, сентябрь 1979, Приморский Край, заповедник «Сихоте-Алинь» (запись сделана О. Б. Переладовой, М. В. Рutowской, Н. А. Формозовым).

Общее число звуков, использованных при определении числа криков в сериях, следующее: средневропейский олень — 404; карпатский (Родопы) — 1252; карпатский (Карпаты) — 131; крымский — 799; кавказский (Кавказский заповедник) — 433; кавказский (Лагодехский заповедник) — 142; бухарский — 365; тьянь-шаньский марал — 95; алтайский марал — 706; изюбрь — 395.

Измерена длительность следующего числа криков: средневропейский олень — 265; карпатский (Родопы) — 1015; карпатский (Карпаты) — 153; крымский — 264; кавказский (Кавказский заповедник) — 289; кавказский (Лагодехский заповедник) — 156; бухарский — 157; тьянь-шаньский марал — 80; алтайский марал — 167; изюбрь — 106.

Доминантные частоты определены у следующего числа криков: средневропейский олень — 406; карпатский (Родопы) — 388; карпатский (Карпаты) — 98; крымский — 865; кавказский (Кавказский заповедник) — 659; кавказский (Лагодехский заповедник) — 160; бухарский — 461; тьянь-шаньский марал — 69; алтайский марал — 527; изюбрь — 273.

На рис. 40 изображены гистограммы распределения числа криков в сериях. По этому признаку олени образуют две группы подвидов — западную и восточную. В первую группу входят средневропейский, карпатский, крымский и кавказский олени; во вторую — бухарский олень, тьяньшаньский и алтайский маралы и изюбрь. У оленей западной группы брачные крики состоят преимущественно из серий. Одиночные крики ни у одного из них не встречаются чаще 30% от выборки, но более 50% составляют серии из 2—5 криков. У всех восточных подвидов, напротив, более 75% составляют одиночные крики. Серии у восточных подвидов короткие и состоят не более чем из 3—5 криков, в то время как у западных могут достигать 8—12.

С числом звуков в серии коррелирует и их длительность (рис. 41). По этому признаку олени также вполне определенно образуют две группы. У всех западных подвидов более чем в 50% случаев длительность криков не превышает 1 с, в единичных случаях она переходит двухсекундный рубеж и крайне редко достигает 4—5 с. У восточных подвидов, напротив, более чем в 70% случаев преобладают крики, длительность которых превышает 1 с, а длительность криков, равная 2—3 с, для них обычна. Причем у бухарского оленя, географически занимающего промежуточную

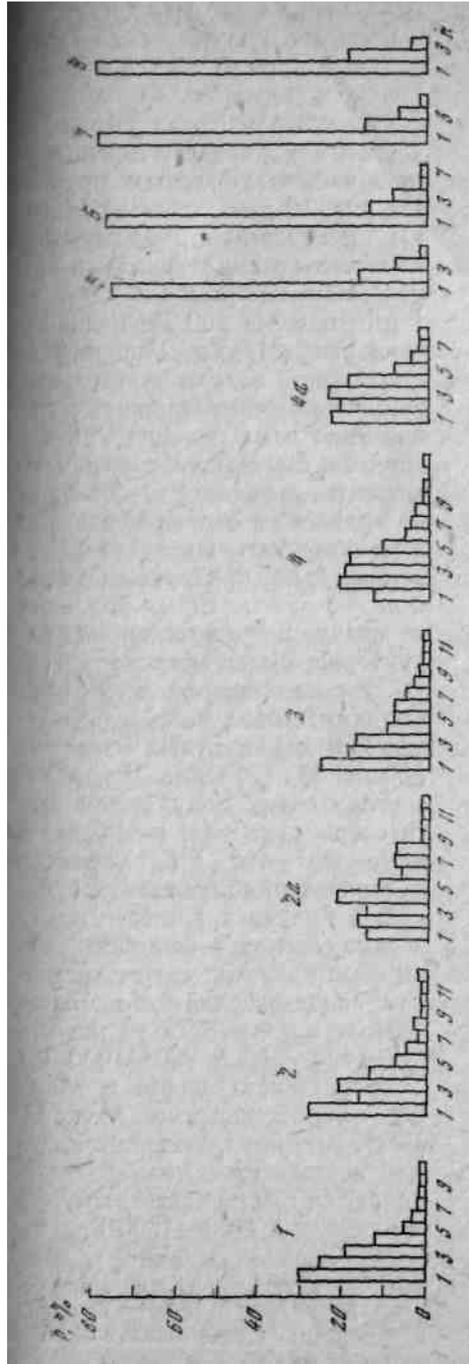


Рис. 40. Изменчивость отдельных криков

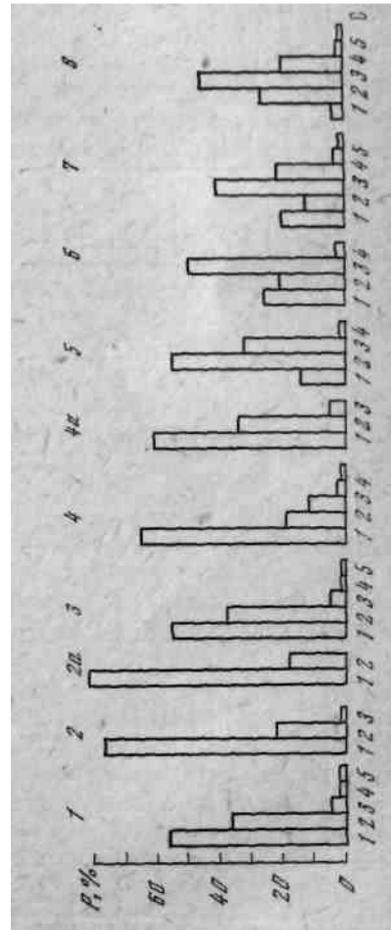
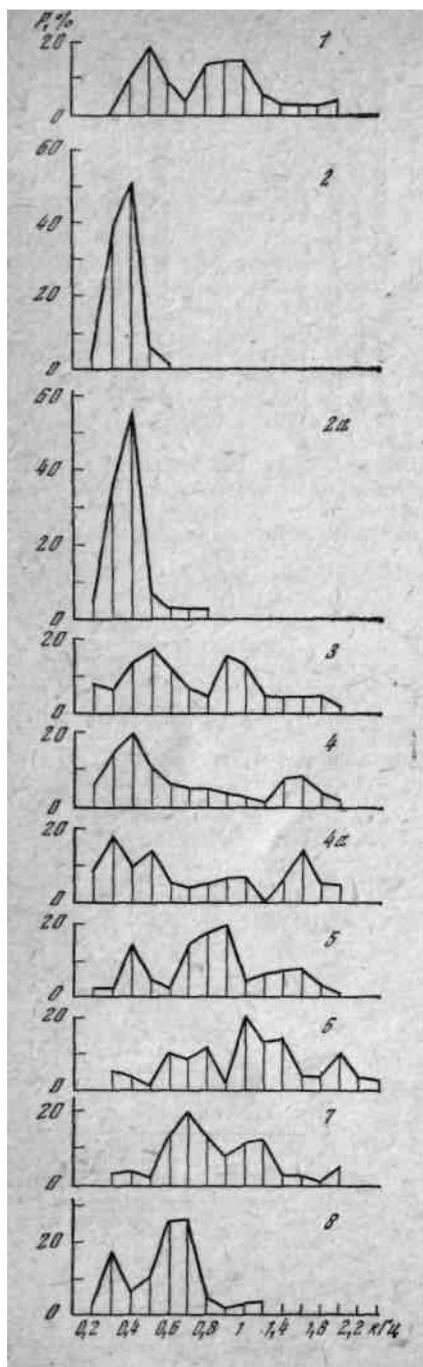


Рис. 41. Изменчивость отдельных криков



ное положение между двумя группами, крики менее длительны, чем у остальных восточных подвидов.

Сложнее картина географической изменчивости доминантной частоты брачных криков. На рис. 42 изображены полигоны распределения доминантных частот с интервалами через 100 Гц в диапазоне до 1 кГц и через 200 Гц в диапазоне выше 1 кГц. Распределение оленей на две группы выражено по этому признаку менее ярко из-за большего разнообразия географической изменчивости доминантной частоты по сравнению с географической изменчивостью двух рассмотренных выше признаков. Однако в целом для западных подвидов по сравнению с восточными характерны более низкие частоты. У средневропейского оленя выделяются два пика в распределении доминантных частот — 500 и 800-1000 Гц. У карпатского в обеих популяциях всего лишь один пик распределения — 300—400 Гц. Характер распределения доминантных частот в криках крымского оленя весьма сходен с распределением доминантных частот в криках средневропейского. Выделяются практически те же пики-400—500 и 900—1000 Гц. У кавказского оленя в обеих популяциях, помимо низкочастотного пика, характерного для предыдущих подвидов, выделяются высокочастотный пик в диапазоне 1400—1600 Гц.

Рис. 42. Географическая изменчивость доминантной частоты брачных криков самцов настоящих оленей
1—8 — то же, что и на рис. 39

Картина распределения доминантных частот в криках восточных подвидов не менее разнообразна. У бухарского оленя преобладают частоты условно среднего диапазона — 700—900 Гц, кроме второго выделяется низкочастотный пик — 500 Гц, характерный для группы западных подвидов. У обоих подвидов маралов доминируют условно средние частоты — 600—800 Гц, полностью отсутствуют низкочастотный пик и хорошо выражены высокие частоты — более 1 кГц. Своеобразно и несколько неожиданно распределение доминантных частот в брачных криках изюбрей. Во-первых, в их спектре хорошо выражен низкочастотный пик в области 300 Гц, во-вторых, преобладают частоты среднего диапазона — 600—700 Гц и практически отсутствуют высокие частоты, что сближает изюбря с западными формами, и, прежде всего с карпатским оленем, для которого особенно характерны низкие частоты. Это совпадение, скорее всего, не случайно, поскольку, помимо причин, связанных с особенностями формирования видového ареала, которые мы будем обсуждать ниже, на частотные характеристики сигнала именно этих подвидов сильное влияние мог оказать отбор. Дело в том, что карпатский олень и изюбрь населяют наиболее закрытые биотопы, распространение высоких звуков в которых затруднено. А так как брачные крики передаются на очень большие расстояния, то нельзя исключить влияния отбора на повышение помехозащищенности сигнала, прежде всего у этих наиболее «лесных» подвидов. В этой связи интересно отметить, что у пятнистых оленей, населяющих нередко те же биотопы, что и изюбрь, доминантные частоты брачных криков, напротив, очень высоки (см. рис. 63). Однако пики рева у них не совпадают. Изюбри наиболее активно режут между 20 сентября и 1 октября, пятнистые олени — между 7 и 23 октября [Гептнер, 1961]. В брачный период пик звуковой активности пятнистых оленей приходится на более позднюю стадию листопада, когда лес становится «прозрачнее» для высоких звуков.

В целом же географическая изменчивость доминантных частот подтверждает распределение оленей на западную и восточную группы, но, кроме того, обнаруживает несколько интересных и существенных деталей. Во-первых, как и в случае с длительностью криков, распределение доминантных частот у бухарских оленей оказалось промежуточным, связывающим между собой обе группы. Во-вторых, разные популяции одного подвида по данному признаку более сходны между собой, чем разные подвиды. Это особенно ясно проявляется при сравнении родопских оленей с карпатскими и достаточно определено при сравнении обеих популяций кавказских оленей. За исключением несущественных деталей, не различаются полигоны распределения доминантных частот тьяншаньского и алтайского маралов. По мнению В. Г. Гептнера [1961], тьяншаньский марал представляет собой слабовыраженную форму, возможно идентичную с алтайским маралом.

Многое для понимания общих закономерностей географической изменчивости брачных криков у настоящих оленей дает динами-

ческий спектр. На рис. 43—46 представлены сонограммы наиболее характерных криков перечисленных выше 8 подвидов и, кроме них, сонограммы двух американских форм — канадского (*G. e. canadensis*) и калифорнийского (*C. e. nannodes*) вапити. Фонограммы последних получены в Берлинском (ГДР) университете; записи криков сделаны в зоопарке.

Всего просмотрено сонограмм: среднеевропейский олень — 8; карпатский (Родопы) — 50; карпатский (Карпаты) — 2; крымский — 68; кавказский (Кавказский заповедник) — 75; кавказский (Лагодехский заповедник) — 11; бухарский — 73; тьяньшаньский марал — 5; алтайский марал — 67; изюбрь — 19; канадский вапити — 16; калифорнийский вапити — 8.

Сонограммы брачных криков западных подвидов показаны на рис. 43 и 44. Длительность звуков внутри серий у западных подвидов может сильно различаться. В одной серии обычно присутствуют как короткие, так и длительные звуки. Интервалы между ними, как правило, короче самих звуков. Спектр гармонический. Энергия сосредоточена в самых низких гармониках. Нередко, особенно у среднеевропейского оленя, хорошо выражены форманты. Наименее четки гармоника в сигнале карпатских оленей. Во многих случаях в начале отдельных криков замечено перераспределение энергии от более высоких гармоник к основной частоте. Частотная модуляция в криках всех западных подвидов выражена слабо.

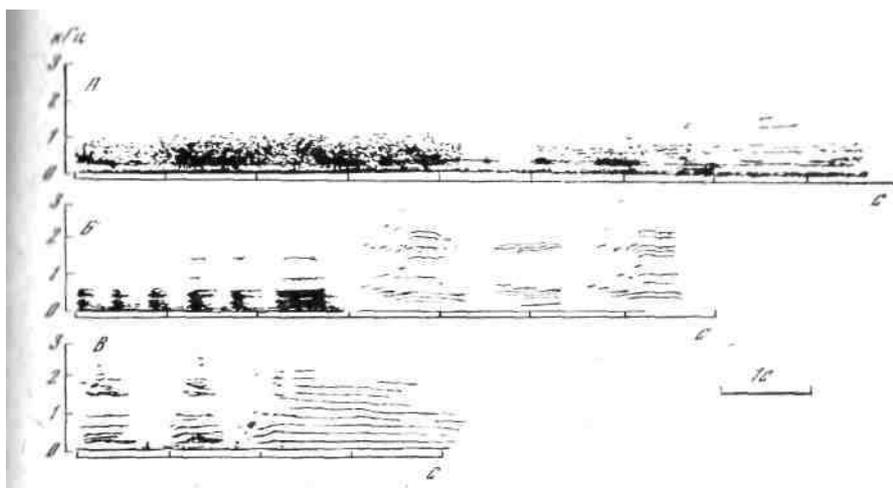
Иначе выглядит спектральная картина брачных криков у восточных подвидов (рис. 45). Во-первых, для них характерно, что энергия сосредоточена в гармониках более высокого порядка (некоторое исключение составляет в этом отношении изюбрь); во-вторых, обычна глубокая модуляция и, кроме того, перераспределение энергии между гармониками нередко так велико, что за время звучания одного крика могут последовательно доминировать две или даже три гармоника. Это особенно характерно для маралов, но часто встречается и в брачных криках изюбрей. Наклон частотной характеристики в этих случаях почти не меняется, т. е. отсутствует частотная модуляция. Можно предположить, что в основе этого явления лежит фильтрация при прохождении звука через гортань и ротовую полость. Фильтрация может быть настолько сильной, что все гармоника, кроме одной, подавляются. Этот эффект напоминает выделение верхней певческой форманты при формировании вокальной речи [Морозов, 1967, 1977]. Как уже говорилось, у бухарских оленей особенности брачных криков отражают одновременную работу двух акустических источников [Никольский, 1975], что можно обнаружить по независимо-временным характеристикам частотных составляющих в одних временных координатах (см. рис. 17).

Сонограммы брачных криков канадского вапити ранее были опубликованы Струсакером [Struhsaker, 1967]. Эти сонограммы принципиально не отличаются от приводимой нами (рис. 46). Спектр сигнала у обоих американских подвидов вполне идентичен

Рис. 43. Сонограммы брачных криков средне-европейского оленя



Рис. 44. Сонограммы брачных криков карпатского (А), кавказского (Б) и крымского (В) оленей



спектру брачных криков маралов. Как и у последних, для спектра вапити характерно резкое перераспределение энергии между гармониками. Но в редких случаях может встречаться и довольно глубокая модуляция одной из спектральных составляющих, отражая одновременную работу двух акустических источников и напоминая, таким образом, спектральную характеристику брачных криков бухарских оленей. Как следует из сонограммы и из большого числа магнитных записей, полученных в Берлинском университете, временные особенности звуковых реакций вапити также вполне идентичны характеристикам сигнала восточных подвидов, населяющих азиатскую часть видового ареала.

Таким образом, на основании типологии брачных криков десять подвидов настоящих оленей можно разделить на две группы — западную (среднеевропейский, карпатский, крымский и кавказский олени) и восточную (бухарский олень, тьяншаньский и алтайский маралы, изюбрь, канадский и калифорнийский вапити). Кроме того, глубокая и нередко сложная модуляция частоты, особенно характерная для бухарского оленя, позволяет выделить этот подвид в подгруппу.

Такое подразделение хорошо согласуется с делением оленей на группы по морфологическим признакам. В последнем моногра-

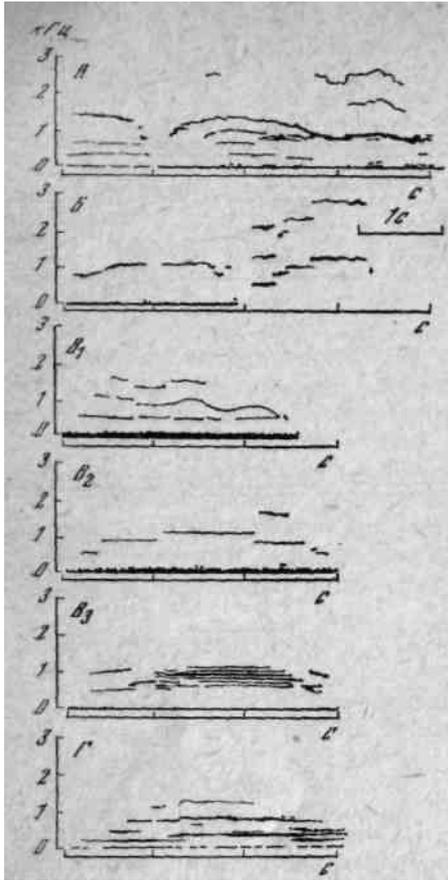


Рис. 45. Сонограммы брачных криков бухарского оленя (А), тьянь-шаньского (Б) и алтайского (В) маралов и изюбря (Г)

фическом обзоре копытных [Гептнер, 1961] западные формы выделены в «западную средневропейскую, или элафоидную, группу», маралы с изюбром составляют «группу марала» и, наконец, выделена «среднеазиатская, или хангуловая, группа». Последняя наряду с бухарским оленем включает кашмирскую и, возможно, гималайскую формы. Близкие представления о взаимоотношениях подвидов оленей развивались и другими авторами [Бобринский и др., 1944; Флеров, 1952; Соколов И., 1959]. Расхождения носят частный характер.

Сходство вапити с маралами признается единодушно. Более того, ранее неоднократно делались попытки объединить их в один вид (см., например: [Флеров, 1952]).

Географический барьер, который разделял в плейстоцене две большие группы настоящих оленей, проходил, скорее всего, по югу Русской равнины, что подтверждается данными палеонтологии. «В позднем плейстоцене ископаемые остатки этого вида на Русской равнине крайне редки, более обычны в Крыму и на Кавказе, в Средней Азии, на Алтае и в

Приморье. В Восточной Сибири он встречался севернее своей современной области обитания и доходил до низовий Индигирки и Колымы» [Верещагин, Барышников, 1980, с. 8]. Абсолютно идентично высказываются по этому поводу и авторы "Каталога млекопитающих СССР» [1981, с. 362].

Основными палеогеографическими факторами, усугублявшими изоляцию, были, вероятно, оледенение Русской равнины и трансгрессии Каспийского моря. Известно, что начиная с нижнего плейстоцена и до наших дней Каспий пережил шесть крупных трансгрессий, которые сопровождались обширным затоплением суши [Марков и др., 1968; Федоров, 1978]. Например, в нижнехвалынскую трансгрессию, возраст которой составляет от 70 до 40 тыс. лет [Благоволин и др., 1982], северная граница Каспийского моря

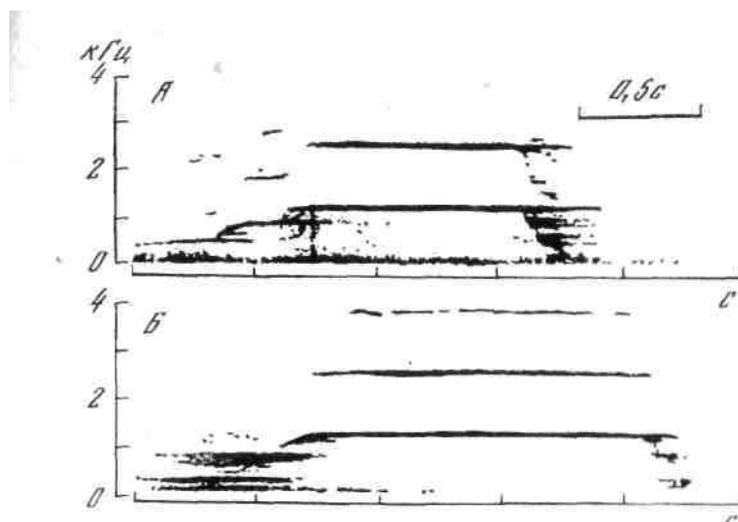


Рис. 46. Сонограммы брачных криков канадского (А) и калифорнийского (Б) вапити

доходила до 52° с. ш. Существенно, что продолжительность трансгрессий измеряется десятками и даже сотнями тысяч лет. Так, первая в плейстоцене бакинская трансгрессия длилась 200—250 тыс. лет [Федоров, 1978].

Распространение оленей на север ограничивали ледники, которые близко подходили к предполагаемой северной границе ареала [Атлас литолого-палеогеографических карт СССР, 1967], и, как считает А. Н. Формозов [1946], высокий уровень снежного покрова. Характерно, что начало каждой крупной плейстоценовой трансгрессии Каспия, совпадало с фазами значительного похолодания климата [Марков и др., 1968]. Эта крайне существенная деталь является, пожалуй, одним из главных свидетельств изолирующего эффекта юга Русской равнины. Например, такие крупные оледенения, как валдайское и днепровское, были синхронны со значительными по площади и продолжительности нижнехвалынской и нижнехазарской трансгрессиями Каспия [Марков и др., 19656, с. 252-253].

Существуют и другие гипотезы, подтверждающие существование мощной географической преграды, разделявшей в прошлом западную и восточную группы оленей. Так, по мнению А. П. Карпинского [1947] в плейстоцене, а по мнению Г. У. Линдберга [1972] в плиоцен-плейстоцене и плейстоцене трансгрессии Северного Ледовитого океана и Каспийского моря соединялись в единый или почти единый водный бассейн, широкой лентой протянувшейся по понижениям рельефа.

Кроме того, изоляцию, конечно же, усугублял сильно разорванный ареал восточнее р. Урал в Казахстане, где олени встречались по уремам речных долин, по отдельным островам леса на

равнине и по отдельным возвышенностям и участкам мелкосопочника [Гептнер, 1961].

Преграда, периодически возникавшая на Русской равнине, полностью или частично изолирует две группы оленей, начиная, вероятно, с нижнего плейстоцена, т. е. со времени их проникновения в Европу.

О южных связях между группами подвидов настоящих оленей известно очень мало. Восстановленный К. К. Флеровым [1952] ареал в пределах мировой фауны показывает, что связь между кавказским и бухарским оленями была крайне ограниченной. В. Г. Гептнер [1961, с. 132] пишет по этому поводу: «Олени (вероятно, кавказского типа) водились по Теджену и в Копет-Даге... куда они проникали по участкам ландшафта иранского типа из смежных частей Ирана».

Серьезные трудности при обсуждении вызывает глубокое сходство между сигналами маралов и американских оленей. Эти подвиды изолированы в настоящее время не только тысячами километром суши, не пригодной для обитания настоящих оленей (тундра), но и водами Северной Пацифики, разделяющими континенты.

В ранних работах [Osborn, 1910; Simpson, 1945] время появления настоящих оленей датируется верхним плейстоценом. К. К. Флеров [1955] считает, что настоящие олени (*Cervus elaphus*) появляются в Северной Америке со среднего плейстоцена. Американские палеонтологи [Hibbard et al., 1965; Repenning, 1967] включают оленей в балканский комплекс, который начинается с небраски, на границе верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена. Однако в обеих работах указан только род (*Cervus*), но не обсуждается видовая принадлежность ископаемых находок. На основании данных палеоэкологии и палеогеографии Р. Хоффман [1976] считает, что «таежные виды», куда он относит и *Cervus elaphus*, пересекли Берингийский мост суши в обоих направлениях к середине плейстоцена. Используя, по существу, те же аргументы, Ф. Б. Чернявский [1976, с. 386] высказывает серьезное сомнение в том, что «олени, близкие к современным, могли населять саму Берингию и прилегающие к ней территории во второй половине плейстоцена». Он считает, что «здесь имеет место весьма древняя, возможно нижнечетвертичная, дизъюнкция». И далее Чернявский предполагает существование двух разных видов — палеарктического *Cervus elaphus* и неарктического *Cervus canadensis*.

Сведения об ископаемых оленях на северо-востоке Азии очень скудны. Известно, что они заселяли эту территорию со второй половины нижнего и до верхнего плейстоцена [Шер, 1971]. Флеров указывает на нахождение ископаемых остатков настоящих оленей в низовьях Яны и на Новосибирских островах. Но эти находки не датированы. Н. К. Верещагин и Г. Ф. Барышников [1980] сообщают, что в позднем плейстоцене настоящие олени доходили до низовий Индигирки и Колымы.

Современные представления об истории заселения настоящими оленями Северной Америки наиболее детально и обоснованно изло-

ены Гютри [Guthrie, 1966]. Прежде всего, Гютри обращает внимание на то, что самые древние находки вапити обнаружены на Аляске и датированы временем оледенения иллинойс. Таким образом, настоящие олени могли появиться на Американском континенте не раньше среднего плейстоцена. Дальнейшую историю заселения Америки настоящими оленями Гютри связывает с «чередованием миграционных барьеров». В период оледенения иллинойс Аляска была свободна ото льда, и образовавшийся рефугиум мог вместить иммигрантов, шедших через Берингийский мост суши, из Северо-Восточной Азии в Америку. Во время сангамонского межледниковья олени расселились в глубь Американского материка; наступившее затем в верхнем плейстоцене оледенение висконсин вновь образовало внутриконтинентальный барьер и создало для оленей два рефугиума — в южном перигляциале и вновь на Аляске. В то же время восстановилась, прерванная в сангамоне, сухопутная связь между Северо-Восточной Азией и Аляской, которая теперь уже обеспечивала взаимный обмен между популяциями оленей, населявших оба материка. В позднем плейстоцене в результате трансгрессии вод Северной Пацифики эта связь прервалась, а на освободившемся от покровного льда Американском континенте начал формироваться современный ареал вапити. Обсуждая экологическую обстановку в перигляциальных условиях, в которых происходило заселение оленями Северной Америки, Гютри совершенно справедливо считает, что распространение настоящих оленей не обязательно связывать со сплошными лесами таежного типа. Как в настоящее время, так и в прошлом олени вполне могли населять разреженные парковые (parkland) леса, чередующиеся со степями (grassland). К этому уместно добавить замечание Флерова [1952, с. 152], что «нельзя считать оленя исконным обитателем сплошных лесных массивов. Он, несомненно, является выходцем из лесостепной зоны или сильно разреженных лесов».

Резюмируя сказанное, можно констатировать, что олени достигли Американского континента в среднем плейстоцене, но и в верхнем существовала связь между азиатской и американской популяциями через Берингийский мост суши. В Европу они попали не позднее гюнцминделя. На протяжении всего плейстоцена западные и восточные подвиды периодически использовали сильное изолирующее влияние географической преграды, образуемой трансгрессиями Каспийского моря на юге и оледенениями, синхронными с этими трансгрессиями, на севере. Последняя значительная трансгрессия (Нижнехвалынская) Каспийского моря почти синхронна с наиболее вероятной трансберингийской связью оленей в верхнем плейстоцене в период висконсинского оледенения.

Таким образом, большую этологическую дивергенцию между западными и восточными подвидами по сравнению с этологической дивергенцией между маралами и вапити можно объяснить большим влиянием изоляции на первых, чем на вторых.

И наконец, полученные нами результаты говорят о том, что

основной градиент географической изменчивости брачных криков настоящих оленей отражает направление формирования видového ареала.

Как уже говорилось, группа возникла в Южной Азии и первоначально расселялась в северо-западном и западном направлениях. Это направление в общей форме совпадает с градиентом географической изменчивости брачных криков: с востока и юго-востока на северо-запад увеличивается число звуков в сериях, уменьшается их длительность, понижается частота (исключение составляет изюбрь), исчезает частотная модуляция и становится более редким феномен перераспределения энергии между гармониками. Однотипность звуковых реакций маралов и вапити также согласуется с особенностями формирования ареала оленей. Так, по данным К. К. Флерова с соавторами [Флеров и др., 1955, рис. 39], именно из ареала маралов начали свой путь к Северной Америке через Берингию предки современных вапити.

На основании изложенного выше можно предположить, что географическая изменчивость брачных криков настоящих оленей явилась следствием двух взаимосвязанных процессов — процесса формирования видového ареала, сопровождающегося панмиксией, и географической изоляцией, надолго прерывавшей межпопуляционные контакты. Эта взаимосвязь и привела, видимо, к образованию ступенчатых клин — резкой границе между признаками в сочетании с определенно выраженным градиентом географической изменчивости.

Существенный момент данного процесса состоит в том, что географическая изменчивость звуковых реакций в значительной степени скоррелирована с географической изменчивостью морфологических признаков. Этот вывод основан на хорошем совпадении деления оленей на группы по акустическим и морфологическим признакам. У оленей с легкостью выделяется не только групповая, но и подвидовая специфика, причем тем легче, чем определеннее морфологическая специфика подвидов. Следует подчеркнуть, что систематика оленей главным образом строится на анализе строения рогов, которые, как известно, развиты только у самцов этого вида и находятся с брачными криками под единым гормональным контролем. Неудивительно поэтому, что оба признака (строение рогов и особенности брачных криков) сцеплены и изменяются параллельно.

На корреляцию морфологических признаков с признаками звуковых реакций обратили внимание также Ходун с соавторами [Hodun et al., 1981], обсуждая географическую изменчивость «длительных криков» у буроголовых тамаринов.

Важно отметить, что внутривидовая дивергенция сигналов как из брачного репертуара (олени), так и не имеющих к брачному поведению прямого отношения (сурки) может достигать одинаково высокого уровня. Этот факт смягчает категоричность традиционной точки зрения на приоритет брачных демонстраций в развитии этологических механизмов изоляции. Интегрирующий и

золирующий эффекты в популяциях достигаются в итоге совместным действием всех элементов системы внутривидовых коммуникаций. При условии врожденной способности опознавания сигналов этологическая дивергенция сильно облегчает коммуникативные процессы между генетически близкими формами и затрудняет между генетически удаленными, создавая и, что не менее важно, усугубляя этологическую изоляцию. Вызванный географической изоляцией процесс дивергенции звуковых реакций затрагивает все уровни до вида включительно и приводит к тому, что звуковые сигналы, как и другие формы коммуникативного поведения, становятся реальными маркерами генотипов. Если принять концепцию изолирующих механизмов, то нетрудно представить, как этот процесс приводит в действие механизмы саморегуляции: при вторичных контактах создаются этологические барьеры, действующие в одном направлении с географической изоляцией. В том же направлении действует, конечно, и стабилизирующий отбор, закрепляя норму коммуникативного процесса.

И, наконец, следует заметить, что у млекопитающих центральным нервным механизмам принадлежит, видимо, большая роль в процессе географической изменчивости, чем у животных в других группах. У птиц, например, по мнению Е. Н. Панова [1978, с. 282], «малейшие изменения (генераторов звука) сразу же влекут за собой появление резких различий в акустических сигналах». В этой связи достаточно напомнить, что различные вариации длительности и ритмической организации звуковых реакций у млекопитающих исключают сильное влияние «малейших изменений генераторов звука» на географическую изменчивость и видовую специфику акустических демонстраций. Не в меньшей степени это относится и к частоте, занимающей в звуковых сигналах млекопитающих очень широкий диапазон и нередко, как у оленей, меняющейся в значительных пределах, подтверждая тем самым контроль за звуковой активностью со стороны центральной нервной системы.

Звуковые сигналы степного и серого сурков в зоне вторичного контакта

История ареалов имеет немало примеров образования зон вторичных контактов между близкими видами. Аллопатрические популяции в этих зонах связаны между собой переходом (интерградацией) признаков и образуют крутое понижение в их пространственном градиенте; в результате гибридизации население зон вторичных контактов отличается широкой индивидуальной изменчивостью [Майр, 1947]. Эту классическую картину вторичной интерградации нам удалось обнаружить в изменчивости предупреждающего об опасности сигнала степного и серого сурков [Никольский и др., 1982].

В настоящее время степной сурок, или байбак, сохранился в немногих степных районах на западе европейской части СССР,

встречается в Заволжье и на Южном Урале и местами еще многочислен в Северном и Центральном Казахстане; серый, или алтайский, сурок встречается в Центральном Казахстане, на Алтае, в Тарбагатае, Джунгарском Алатау, на Тянь-Шане, на севере Монголии и в западной части Китая [Зими́на, Герасимов, 1980]. Ареалы видов частично перекрываются в Казахском мелкосопочнике. Юго-западная граница распространения степного сурка и северо-восточная — серого проходят в этом районе приблизительно по 49° 30' с. ш. [Капитонов, 1966, рис. 49].

Анализируя изменчивость ряда морфологических признаков В. И. Капитонов [1966] обнаружил, что в Казахском мелкосопочнике обитают степные сурки с некоторыми признаками серых и серые с некоторыми признаками степных. На основании этого Капитонов предположил, что данный район является зоной вторичного контакта, а необычная изменчивость сурков вызвана гибридизацией. По мнению Капитонова [1966, с. 120], «при пульсации ареалов этих двух видов сурков происходило их относительно длительное и, вероятно, неоднократное соприкосновение, сопровождавшееся той или иной (и в разных местах неодинаковой) степенью гибридизации при общей тенденции сокращения ареалов серого сурка, дробление и отступление его к юго-востоку, расселение байбака в том же направлении, а также поглощения им мелких изолированных остаточных популяций серого сурка». Капитонов считает, что этот процесс начался 5—7 тыс. лет назад после схода вод хвалынской трансгрессии и что экспансия степным сурком ареала серого происходила уже после его сокращения, когда «в горных массивах остались небольшие изолированные популяции серых сурков».

Ранее было показано [Никольский, 1976], что характеристика частотной модуляции предупреждающего об опасности сигнала степного и серого сурков отличается высоким уровнем межвидовой дивергенции. Отдельные звуки предупреждения об опасности состоят из двух спектральных составляющих — низко- и высоко-частотной (рис. 47, 1). Высокочастотная составляющая модулирована. Характеристика частотной модуляции представляет собой параболическую (или близкую к ней) кривую: у обоих видов в начале сигнала частота нарастает, а, достигнув максимума, уменьшается. Ветви параболы, т. е. частоты нарастания и затухания, как у степного сурка, так и у серого не равны. Этот признак (асимметрия характеристик частотной модуляции) и является основным видоспецифическим признаком данного сигнала. У степного сурка частота нарастает в меньшем диапазоне, чем затухает, у серого — наоборот, что на сонограммах выглядит как неравенство (асимметрия) плеч параболы (рис. 47, 1, 3). Таким образом, отношение частоты нарастания (в дальнейшем начальной частоты) к частоте затухания (конечной частоте) в сигнале степного сурка будет меньше единицы, а в сигнале серого — больше. Этот индекс, названный нами «индексом асимметрии», (I_a), удобен для количественного сравнения, и именно его мы используем в качест-

ве признака при анализе изменчивости звуковых реакций степного и серого сурков, как в зоне вторичного контакта, так и в широких пределах видовых ареалов. Методику вычисления индекса асимметрии (I_a) поясняет рис. 47. На этом рисунке изображены типичные сонограммы сигналов степного (рис. 47, 1) и серого (рис. 47, 3) сурков, записанных в районах, значительно удаленных от зоны вторичного контакта, и сонограмма сигнала сурка, записанного в ее пределах (рис. 47, 2). На сонограмме степного сурка изображены обе спектральные составляющие — низко- ($нк$) и высокочастотная ($вк$). На двух других сонограммах (рис. 47, 2, 3) низкочастотные компоненты исключены. На сонограмме высокочастотной компоненты степного сурка отмечена начальная частота (F_n) и конечная (F_k). Индекс асимметрии вычисляли как отношение начальной частоты к конечной ($I_a = F_n / F_k$). Из сигнала каждой особи использовали по одному крику.

Ниже перечислены районы записи звуковых реакций, время и число особей в каждой выборке. После порядковых номеров следуют рабочие названия популяций.

Популяции степных сурков

1. Ворошиловград, Ворошиловградская обл., Меловский р-н, Байбаковый заповедник АН УССР. Июнь 1969. $n=13$. 2. Озерный. Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. пос. Ново-Алексеевка, совхоз «Озерный». Май-июнь 1973, $n=16$. 3. Озинки. Саратовская обл., Озинский р-н, земли совхозов «Маяк революции», «Озерский» и «Чалыклинский». Май 1973. $n=11$. 4. Светлый. Оренбургская обл., Светлинский р-н, окр. центральной усадьбы совхоза "Светлый". Май 1968. $n=6$. 5. Наумовка. Целиноградская обл., Алексеевский р-н, окр. с. Наумовка и оз. Воронежка. Июль 1981. $n=25$. 6. Лидиевка. Целиноградская обл., Алексеевский р-н, окр. пос. Лидиевка, 15 км к юго-востоку от оз. Мамай. Июль 1981. $n=21$. 7. Жолымбет. Целиноградская обл., Шортандинский р-н, 11 км к западу от пос. Жолымбет. Июль 1981. $n=10$. 8. Ерментау. Целиноградская обл., Ерментауский р-н, окр. пос. Алагбас, отделение совхоза «Казахстанский», горы Ерментау. Июль 1981. $n=22$. 9. Семиз-бугы. Карагандинская обл., Ульяновский р-н, окр. пос. Семиз-бугы, западный склон горы Семиз-бугы. Май-июнь 1979. $n=14$. 10. Карбушевка. Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, 15 км к северу от пос. Карбушевка. Июнь-июль 1980. $n=9$. 11. Коянды. Карагандинская обл., Егиндыбуакский р-н, окр. пос. Коянды, устье р. Талды. Июнь-июль 1980. $n=10$. 12. Егиндыбулак. Карагандинская обл., Егиндыбулакский р-н, 40 км севернее пос. Егиндыбулак. Июнь-июль 1980. $n=13$. Популяции сурков из зоны вторичного контакта 13. Бесоба. Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, окр. пос. Бесоба, горы Тогускен (Аскара). Июнь-июль 1980. $n=10$. 14. Каражал. Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, совхоз «Первомайский», зимовка Каражал. Июнь-июль 1980. $n=15$. 15. Кызыл-Рай. Карагандинская обл., Талдинский р-н, 14 км к западу от центральной усадьбы совхоза им. Джамбула, северные отроги гор Кызыл-Рай, верховье р. Жарлы. Июнь-июль 1980. $n=16$. 16. Кент. Карагандинская обл., Талдинский р-н, совхоз им. Фрунзе, урочище Карагаш. Май-июнь 1979. $n=14$. 17. Вахты. Карагандинская обл., Талдинский р-н, 10 км к западу от пос. Абыз, восточные отроги гор Вахты. Июнь-июль 1980, $n=21$. 18. Кошубай. Карагандинская обл., Талдинский р-н, 25—30 км к западу от первого отделения совхоза им. Фрунзе, горы Кошубай. Июнь-июль 1980. $n=18$. 19. Аспан. Карагандинская обл., Талдинский р-н, окр. пос. Акбай-Кызылбай, горы Кошубай, урочище Аспан. Май-июнь 1979. $n=14$.

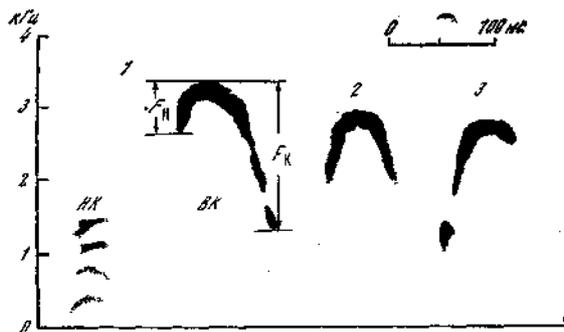


Рис. 47. Сонограммы предупреждающего сигнала степного сурка (1) серого (3) и сурка из зоны вторичного контакта (2) нк — низкочастотная компонента (на двух других сонограммах эта компонента не изображена); вк — высокочастотная компонента; F_n — начальная частота; F_k — конечная частота

Популяции серых сурков

20. Алма-Ата. Алма-Атинская обл., Каскаленский р-н, северные склоны Заилийского Алатау, окр. Большого Алма-Атинского озера. Август 1965. n=10. 21. Ташанта. Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Ташанта, метеостанция Уландрык. Май 1972. n=8. 22. Березовка. Алтайский край, Красногорский р-н, окр. с. Березовка. Июнь 1972. n=7. 23. Тогучин. Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Кусмень. Август 1973. n=10.

Пространственное распределение перечисленных выше популяций показано на рис. 48 (в соответствии с масштабом карты некоторые популяции объединены общими значками). На рис. 49 показано пространственное распределение популяций в зоне вторичного контакта и в сопредельных районах.

Ранжированные индексы асимметрии I_a сигнала для каждой популяции выписаны в табл. 5. Этот индекс в сигнале степных сурков не превышает 0,9, но в большинстве случаев он ограничен диапазоном от 0,11 до 0,30. У серых сурков, напротив, этот индекс простирается до 8,0 и не опускается ниже 1,21. В большинстве же случаев значение индекса асимметрии у серых сурков ограничено диапазоном от 2,11 до 3,00. Обращает на себя внимание, прежде всего тот факт, что выборочные диапазоны изменчивости индекса между популяциями степных сурков и серых сурков не перекрываются. Более того, диапазон неперекрывания у данного параметра между видами довольно значителен — от 0,86 до 1,27 (в табл. 1 этот диапазон несколько сужен за счет округления классовых интервалов). Таким образом, сигналы степного и серого сурков различаются по выборочным значениям данного признака абсолютно. Сигнал сурков, населяющих зону вторичного контакта (популяции с 13-й по 19-ю), характеризуется, прежде всего, широким диапазоном изменчивости. Во всех случаях он перекрывает диапазон изменчивости индекса асимметрии у обоих видов, а в пяти популяциях встречаются сурки с промежуточными значениями данного индекса (0,91—1,20), не обнаруженными в других частях ареала. Существенно, что необычно широкая изменчивость сосредоточена на относительно ограниченном пространстве — около 130 км с севера на юг и около 150 с запада на восток. По сравнению с

Рис. 48. Места записи предупреждающего об опасности сигнала степного, серого сурков и сурков из зоны вторичного контакта

I—популяции степных сурков; *II* — популяции сурков из зоны вторичного контакта с преобладанием признаков сигнала степных сурков; *III*—популяции серых сурков; *V* — популяции сурков из зоны вторичного контакта с преобладанием признаков сигнала серых сурков (цифры около значков соответствуют номерам популяций, перечисленным в тексте)

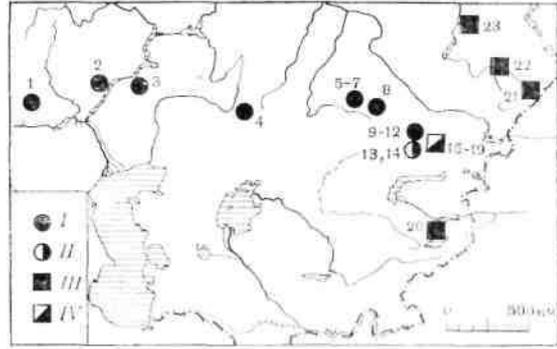
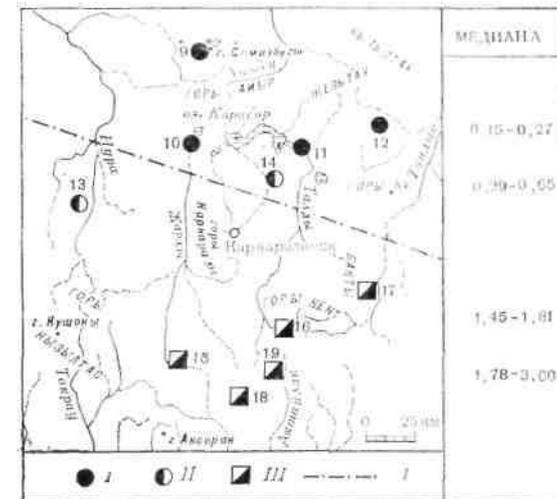


Рис. 49. Места записи предупреждающего об опасности сигнала сурков в зоне вторичного контакта

I — популяции степных сурков; *II* — гибридные популяции с преобладанием признаков степных сурков; *III* — гибридные популяции с преобладанием признаков серых сурков. *I* — общая граница ареалов степного и серого сурков, проходящая по $49^{\circ}30'$ с. ш. [по Капитонову, 1966]. Справа — доверительные интервалы медианы индекса асимметрии с доверительной вероятностью, равной 0,95; индексы асимметрии ранжированы в группах популяций: 10—12, 13—14, 15—17, 18—19. Арабские цифры соответствуют номерам популяций, перечисленным в тексте



протяженностью видовых ареалов зона вторичного контакта ничтожно мала. Максимальная протяженность ареала степного сурка около 3 тыс. км, а серого — около 2 тыс. [Зими́на, Герасимов, 1971].

В зоне вторичного контакта вполне определенно выражен градиент пространственной изменчивости сигнала. Так, на рис. 49 рядом с картой приведены доверительные интервалы медианы распределения индекса асимметрии с доверительной вероятностью 0,95 (доверительные интервалы медианы рассчитаны по «Математико-статистическим таблицам» (Янко Я. М.: Госстатиздат ЦСУ СССР, 1961). Для определения медианы индексы асимметрии разных популяций сгруппированы и ранжированы в общие ряды.

Четыре группы объединяют следующие популяции: 10—12; 13—14, 15—17; 18—19. В популяциях степных сурков (10—12), населяющих северные окрестности зоны вторичного контакта, медиана с вероятностью не меньше 0,95 возможна в пределах от 0,15 до 0,27; в более южных популяциях (13 и 14), в которых уже заметны следы гибридизации, медиана поднимается до 0,29—0,65; далее к юго-востоку, в популяциях, населяющих горы Кызыл-Рай, Кент и Вахты (15—17), медиана резко смещается, ее доверительные интервалы находятся в пределах от 1,45 до 1,85; и наконец, еще южнее, в горах Кошубай (популяции 18 и 19), медиана в еще большей степени смещается в том же направлении, а ее довери-

Таблица 5. Индекс асимметрии (I_a) характеристики частотной модуляции высокочастотной компоненты предупреждающего об опасности сигнала степного, серого сурка и сурков, населяющих зону вторичного контакта этих видов (гибридные популяция)

I_a	Популяции степных сурков											
	Ворошиловград	Озерный	Озинки	Светлый	Наумовка	Лидиевка	Жолымбет	Ерменгау	Семиз-бугы	Карбушевка	Коянды	Егидыбулак
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0,02—0,1	—	—	—	1	4	7	2	1	1		1	3
0,11—0,2	2	8	1	—	9	7	3	3	3	3	2	4
0,21—0,3	3	4	6	1	10	1	2	6	3	2	6	6
0,31—0,4	1	3	4	—	1	3	3	4	4	2	—	—
0,41—0,5	4	—	—	2	1	—	—	4	2	—	—	—
0,51—0,6	1	1	—	2	—	2	—	1	—	1	—	—
0,61—0,7	1							1	1	1	—	—
0,71—0,8	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	1	—
0,81—0,9	1							1				
0,91—1,0												
1,01—1,1												
1,11—1,2												
1,21—1,3												
1,31—1,4												
1,41—1,5												
1,51—1,6												
1,61—1,7												
1,71—1,8												
1,81—1,9												
1,91—2,0												
2,01—3,0												
3,01—4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,01—5,0												
5,01—6,0												
6,01—7,0												
7,01—8,0												
	13	16	11	6	25	21	10	22	14	9	10	13

тельные интервалы достигают уже значений от 1,78 до 3,00 (рис. 49). Таким образом, если между сгруппированными популяциями провести условные линии «изоморф», то нетрудно заметить, что по мере перехода из ареала степного сурка в ареал серого медиана индекса асимметрии увеличивается от 0,15 до 3,00. Большой разрыв между верхним пределом доверительного интервала медианы популяций 13—14 и нижним — популяций 15—17 (0,65 и 1,45 соответственно) вполне естественно объясняется отсутствием материала с территории, разделяющей эти две группы популяций. Если принятая в

Бесоба	Гибридные популяции						Популяции серых сурков				r
	Каражал	Кызыл-Рай	Кент	Бахты	Кошубай	Аспан	Алма-Ата	Ташанга	Березовка	Тогуцин	
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
2	2							—			0,02—0,1
—	1										0,11—0,2
1	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	0,21—0,3
2											0,31—0,4
—	1										0,41—0,5
2	3	1	—	—	1	—	—	—	—	—	0,51—0,6
1	1	2	—	—	—	1	—	—	—	—	0,61—0,7
—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	0,71—0,8
—	2	1									0,81—0,9
1	—	1	—	3	—	—	—	—	—	—	0,91—1,0
—	—	1	1	2	1						1,01—1,1
—	—	—	—	1							1,11—1,2
—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	1	1,21—1,3
—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1	1,31—1,4
—	—	2									1,41—1,5
1	—	2	1	—	—	—	1	—	1	—	1,51—1,6
—	—	1	1	4	2						1,61—1,7
—	—	—	—	1	1	1	—	—	1	—	1,71—1,8
—	1	1	—	1	1	1	1	—	3	3	1,81—1,9
—	4	4	5	5	4	3	3	1	1	4	1,91—2,0
—	1	1	1	1	1	3	4	3	1	—	2,01—3,0
—	1	—									3,01—4,0
—	—	1	—	2	2	2	1	2	—	1	4,01—5,0
—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	5,01—6,0
—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	6,01—7,0
—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	7,01—8,0
10	15	16	14	21	18	14	10	8	7	10	

к рис. 49 и к табл. 5, то оказывается, что признаки степных сурков проникают в глубь ареала серого на значительно большее расстояние, чем признаки серого сурка проникают в ареал степного. В пределах ареала степного сурка не далее 20 км от границы ареалов мы обнаружили всего одну популяцию (14) с признаками гибридизации. В четырех популяциях (9-12), находящихся, так же как и эта, севернее границы ареалов и на расстоянии от 15 до 60 км от нее, следов гибридизации не обнаружено. С другой стороны, остальные шесть популяций (13, 15—19) со следами гибридизации обнаружены в ареале серого сурка, причем на расстоянии до 100 км от границы ареалов.

Направление интрогрессии обсуждалось Капитоновым [1966]. Капитонов считает, что проникновение степного сурка в ареал серого, а не наоборот, связано с тем, что более влаголюбивому серому сурку труднее освоить сухие степи, заполняющие широкие межгорные равнины Центрального Казахстана, чем степному сурку — увлажненные биотопы гор Казахского мелкосопочника.

В целом же полученные результаты свидетельствуют о том, что в зоне контакта сигнал сурков отличается очень широкой изменчивостью. Он включает как все известные для обоих видов варианты, так и промежуточные типы диапазона неперекрывания. В результате образуется крутой градиент пространственной изменчивости и заполняется разрыв между признаками аллопатрических популяций. В этом отношении изменчивость звуковых реакций принципиально не отличается от изменчивости морфологических признаков, обычно наблюдаемых в зонах вторичных контактов.

Выводы

1. Причиной внутривидовой изменчивости звуковых сигналов млекопитающих может быть частичная или полная географическая изоляция. Уровень дивергенции в значительной степени зависит от ее длительности.

2. В случае древних и обширных ареалов географическая изменчивость звуковых сигналов отражает особенности расселения видов. Частный случай географической изменчивости — ступенчатые клины признаков — служит косвенным подтверждением того, что при формировании видového ареала длительные периоды панмиксии чередовались с длительными периодами изоляции.

3. В случае вторичных контактов близких видов образуется зона интерградации, внутри которой диапазон изменчивости звуковых сигналов перекрывает диапазон изменчивости контактирующих видов, включая все известные у них и промежуточные типологические варианты.

4. Высокого уровня географической изменчивости достигают не только сигналы брачного репертуара, но и звуковые реакции, не имеющие к брачному поведению прямого отношения.

ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Приступая к обсуждению видовой специфики, необходимо подчеркнуть, что значительные межвидовые различия нередки в звуковых реакциях, имеющих у разных видов общую мотивационную основу. Например, у нас нет достаточных оснований считать, что звуковое предупреждение об опасности у близких видов сусликов и сурков вызвано различными мотивациями. Между тем спектральные и некоторые другие особенности сигнала практически у всех видов сусликов и сурков Евразии видоспецифичны [Никольский, 1976, 1979]. Можно привести и другие аналогичные примеры [Waring, 1966, 1970; Koepl et al., 1978]. Более того, видовая специфика обычна на фоне широких параллелизмов характера ситуативных изменений, что особенно ясно подчеркивает мотивационную общность сигналов и одновременно относительную самостоятельность процесса развития видовой специфики. Отсутствие жесткой связи между мотивационным состоянием и признаками сигналов исключает на межвидовом уровне неограниченные параллелизмы и создает предпосылки к развитию этологической изоляции. Если бы связь между характером мотивации и признаками звуковых реакций (на межвидовом уровне) была жесткой, то это приводило бы к широким параллелизмам, нивелирующим межвидовые различия. Фатальным следствием подобного явления неизбежно стало бы уничтожение этологических барьеров.

С другой стороны, мотивационно-типологическая общность происхождения того или иного сигнала у разных, особенно близких видов позволяет предположить, что если эти виды находятся на ранних стадиях поведенческой специализации, то параллелизмы звуковых реакций будут глубже, чем у видов, прошедших долгий путь развития той же формы коммуникативного поведения.

В литературе, посвященной видовой специфике звуковых реакций, этот факт упускается из обсуждения. Пытаясь объяснить межвидовые различия в параметрах звуковых сигналов млекопитающих, разные авторы привлекают обычно концепцию симпатрической дивергенции [Tembrock, 1965; Montgomery, Sunquist, 1974; Koepl et al., 1978; Walek, 1978] или концепцию географического видообразования [Воронцов и др., 1969; Stirling, Warneke, 1971; Vogel, 1973; Marshall, Marshall, 1976]. Существенно, что анализ результатов этих и некоторых других работ [Waring, 1966, 1970; Eppl, 1968; Gould, 1969; Marler, 1973; Tembrock, 1976; Channing, Rowe-Rowe, 1977; Hoffmeyer, Sales, 1977; Hutterer, 1978b] приводит, в сущности, к единому выводу: видовую специфику звуковых сигналов можно обнаружить у млекопитающих с равной вероятностью как у симпатрических, так и в аллопатриче-

ских ареалах. Из перечисленных выше работ следует также, что высокого уровня межвидовой (и внутривидовой) дивергенции достигают сигналы не только брачного репертуара, но и не имеющие к брачному поведению прямого отношения.

В последующих разделах данной главы видовая специфика звуковых реакций обсуждается в двух основных аспектах. Во-первых, рассмотрено влияние поведенческой специализации на развитие видовой специфики и, во-вторых, проводится анализ межвидовой дивергенции с учетом пространственных и генетических взаимоотношений между видами. В основном заключительная глава посвящена предупреждающему об опасности сигнал грызунов и зайцеобразных, и в качестве дополнительного материала использованы данные о групповом поведении представителей рода *Canis*.

Особенности проявления видовой специфики показаны, в частности, на примере предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки и полевки Брандта — представителей хомякообразных (*Cricetidae*), пищух (*Ochotona*, *Lagomorpha*), а также сусликов и сурков, входящих в семейство беличьих (*Sciuridae*).

Порядок, в котором перечислены группы, соответствует порядку повышения уровня специализации морфобиологического облика животных, связанного с групповым защитным поведением в характерной для этих видов экологической обстановке. Все они составляют экологическую группу обитателей открытых пространств с дневным образом жизни. Всех их объединяет групповое защитное поведение, центральным элементом которого является звуковое предупреждение об опасности. Виды, входящие в перечисленные систематические группы, пришли к данной форме группового защитного поведения параллельно, но уровни специализации у них различны. Косвенно о различиях в уровнях специализации можно судить по относительному числу видов в каждом подсемействе или в каждой трибе с хорошо развитым звуковым предупреждением об опасности.

Так, в подсемействе песчанок *Gerbillinae*, состоящем примерно из 70 видов [Соколов, 19776], звуковое предупреждение об опасности вполне развито только у большой песчанки. Сходный образ жизни, включая многие детали экологии, ведут дневные песчанки *Psammomys obesus* [Petter, 1961], но указаний на использование ими предупреждающего об опасности сигнала я не нашел. Большинство же видов этого многочисленного подсемейства, населяющих пустыни Старого Света, активны в ночные и сумеречные часы и не образуют таких поселений, которые характерны для больших песчанок.

Подсемейство полевок *Microtinae*, в которое входит полевка Брандта, состоит примерно из 110 видов [Соколов, 19776], а триба *Microtini* включает в себя около 65 видов. В морфобиологическом отношении группа очень неоднородна, занимает самые разнообразные экологические ниши. Но, кажется, только у полевок Брандта достаточно хорошо развито звуковое предупреждение об

опасности. Даже на фоне чрезвычайно широкой адаптивной радиации подсемейств этот вид представляет собой совершенно уникальное явление.

Систематика пищух разработана в настоящее время далеко не достаточно. Семейство Ochotonidae содержит в своем составе один современный род примерно с 18 видами [Соколов, 19776]. Звуковое предупреждение об опасности развито, вероятно, только у половины из них. Из восьми видов, населяющих территорию Советского Союза, оно характерно для четырех.

Совершенно иную картину представляет подсемейство наземных беличьих (Marmotinae). Все 13 видов трибы Marmotini и 21 вид трибы Citellini [Громов и др., 1965] используют для предупреждения об опасности звуковую сигнализацию. Эта же форма группового защитного поведения имеется и у других представителей подсемейства, таких, как земляные белки (Otospermophilini) и луговые собачки (Cynomysini), населяющие Северную и Центральную Америку.

Групповое защитное поведение сочетается в данной экологической группе с целым рядом морфобиологических особенностей, выраженных у разных видов в разной степени, что зависит от уровня специализации. Эту проблему подробно обсудили В. М. Смирин и О. Ю. Орлов [1975, с. 206—207]. Они обратили внимание на то, «как обзорность ландшафта, связанная с обитанием в открытых пространствах степей и пустынь, повышая возможности зрения, может приобретать роль существенного экологического фактора, который, в свою очередь, приводит к сходному внешнему облику и некоторым чертам поведения у далеких видов». У всех этих млекопитающих «относительно крупные, высоко посаженные глаза, в результате чего голова в области глазницы имеет четкий перегиб. Такое положение глаз позволяет зверьку осматриваться, едва высунувшись из норы. Столь же характерна для зверьков интересующей нас жизненной формы поза столбиком, которая позволяет зверькам осматриваться на большее расстояние». Перечисленные черты внешнего облика и поведения наиболее четко выражены у сусликов, что объясняется, вероятно, большей древностью группы, более давней адаптацией к жизни в открытых пространствах. Исходный тип внешнего облика хомякообразных, и в частности полевок, весьма далек от сусличьего. Далее авторы пишут: «Анализируя конвергентные черты сходства между сусликами, сурками, некоторыми песчанками и полевками, мы приходим к выводу, что может существовать связь между хорошей обзорностью ландшафта и высокоразвитым зрением, с одной стороны, и такими особенностями поведения, как колониальность, наличие звуковой связи (предупреждающие крики) и дневная активность, — с другой». Что же касается пищух, то авторы совершенно справедливо замечают, что пищухи отличаются от грызунов «только той особенностью (из числа обсуждавшихся черт поведения), что не встают столбиком. Но, будучи исходно горными животными, пищухи используют для обозрения местности большие камни, скалы и скло-

ны». Более подробно вопрос об адаптациях пищух рассмотрен в работе Н. А. Формозова [1981].

Поза столбиком особенно ярко выражена у сусликов и сурков, способных вытягиваться на пальцах задних конечностей. Напротив, большие песчанки и полевки Брандта, стоя на задних лапках, горбятся. Более того, для них обычна подача звукового сигнала на трех, а нередко и на четырех лапках или же только высунувшись из норы. Эти позы сопровождают звуковые реакции и у наземных беличьих, но обычно лишь в тех случаях, когда они демонстрируют стремление к бегству.

У пищух поза столбиком отсутствует. Это затрудняет обсуждение их поведения в одном ряду с грызунами. Но, как было замечено выше, пищухи компенсируют эту позу, забираясь на возвышенные предметы. И именно данное обстоятельство подтверждает их меньшую этологическую специализацию по сравнению с сусликами и сурками. Дело в том, что наземные беличьи, как и представители хомякообразных, никогда не подают предупреждающий об опасности сигнал вдали от укрытия; иногда они кричат на бегу к нему, но обычно около норового отверстия [Никольский, 1972]. Следовательно, обязательным элементом группового защитного поведения является для них обеспечение безопасности источника сигнала. Северная и алтайская пищухи населяют в основном крупнокаменистые осыпи, с которых, как правило, нельзя сразу «нырнуть» между камнями в щель, ведущую в нору. Прерывая звуковую активность, эти виды почти всегда пробегают какое-то расстояние, прежде чем скрыться в камнях. Монгольские пищухи, населяющие преимущественно щебнистые пустыни или сильно разрушенные останцы Центральной Азии, далеко не всегда взбираются на камни, под которыми имеется норовое отверстие. Обрывая сигнализацию, они в отличие от сурков и сусликов часто не могут мгновенно скрыться в норе. В останцах же монгольские пищухи ведут себя сходно с алтайскими и северными. Даурские пищухи в этом отношении, пожалуй, ближе к наземным беличьим. Они придерживаются, как правило, отрицательных форм рельефа (обычно это ложбины и неглубокие врезы в основной склон) и роют норы с многочисленными норовыми отверстиями. Чаще, чем остальные виды пищух, даурские пищухи подают сигнал непосредственно около входа в нору, взбираясь обычно на невысокий выброс около него. Но и даурские пищухи не утратили повадок, унаследованных от горных предков. Если поблизости есть отдельно лежащие камни, крупные грибы или старые стожки, то они охотно взбираются на них, даже когда возвышенные предметы находятся на некотором расстоянии от ближайшего норового отверстия.

Относительная удаленность от укрытия во время сигнализации вполне отчетливо выражается у пищух в частой смене тенденций. Это особенно заметно в поведении наиболее горных видов — алтайской пищухи и северной. Подавая сигнал, они нередко сбегают с камня, снова забегают на него, очень часто всем своим видом демонстрируя стремление в любой момент уйти в укрытие. У них

нет столь жесткой фиксации позы, сопровождающей звуковую реакцию, которая характерна для сусликов и сурков. Подобно большим песчанкам и полевым Брандта, пищухи в большей степени, чем наземные беличьи, демонстрируют стремление к бегству. Исключительный интерес представляют в этом отношении те виды пищух, у которых нет предупреждающего об опасности сигнала. Почему он у них отсутствует, пока трудно сказать, но не последнюю роль играют здесь, видимо, защитные условия, препятствующие безопасности источника сигнала во время сигнализации.

Итак, относительно большое число видов с характерной звуковой реакцией на потенциальную опасность, внешняя морфология и повадки свидетельствует о том, что суслики и сурки более специализированы к обитанию в открытых ландшафтах, способствующих формированию предупреждающего об опасности сигнала, чем представители хомякообразных и пищух.

Так как сигнал возник в параллельных группах на общей мотивационной основе, что подтверждается и параллелизмами характера ситуативных изменений, то можно предположить, что уровни поведенческой специализации морфобиологического облика должны быть скоррелированы с особенностями сигнала. Анализ показал, что такая связь действительно существует и выражается в том, что повышение общего уровня специализации сопровождается развитием видовой специфики сигнала, отсутствующей на более низких уровнях. Причем этому процессу соответствует усложнение физиолого-акустических механизмов звуковой активности.

Оказалось, что у большой песчанки и полевки Брандта частота и длительность сигнала, как будет показано ниже, функционально связаны между собой. Изменение одного из параметров неизбежно влечет за собой изменение другого, в результате чего независимо от абсолютного значения частоты (или длительности) характеристика частотной модуляции имеет у разных видов одну и ту же форму. У сусликов и сурков, напротив, эта связь разрушена, что создает предпосылки к независимому варьированию частотных и временных параметров и, таким образом, к созданию неограниченного разнообразия характеристик частотной модуляции. На этом главным образом и построена видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сурков и сусликов (особенно последних). Пищухи в этом отношении занимают промежуточное положение. Функциональная связь между длительностью и частотой, хотя и разрушена у них, но в меньшей степени, чем у сусликов и сурков.

Параллелизмы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки и полевки Брандта

Предупреждающий об опасности сигнал большой песчанки и полевки Брандта — исключительный пример того, как за внешне ярко выраженной видовой спецификой скрываются глубокие параллелизмы. У этих видов звуковые реакции на опасность очень сильно различаются между собой по длительности и по частоте, но дан-

ные различия представляют всего лишь разный масштаб одного и того же физиолого-акустического процесса [Никольский, 1979в].

У обоих видов сигнал состоит из рядов быстро следующих импульсов. У большой песчанки они следуют с периодом $313,6 \pm 30,04$ мс, у полевки Брандта — $222,2 \pm 10,03$ мс (в обоих случаях материал составляет по 10 периодов 30 особей каждого вида). Частотные и временные характеристики сигнала представлены в табл. 6.

Таблица 6. Параметры предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки и полевки Брандта

Вид	n	Длительность импульсов t_u , мс	Число периодов основной частоты импульсах $2T_0$	Основная частота F_0 , Гц
Rhombomys opimus	30	$100,9 \pm 10,95$	$215,9 \pm 23,73$	21904 ± 171
Microtus brandti	30	$30,0 \pm 5,18$	$223,2 \pm 27,38$	7486 ± 979

На рис. 50 изображены характеристики частотной модуляции (сонограммы) сигнала обоих видов. Звуковая реакция полевки Брандта значительно выше по частоте, но менее длительна, чем звуковая реакция большой песчанки. Однако обе частотные характеристики обладают вполне определенным сходством: в обоих случаях они имеют П-образную форму, частота повышается в начале и понижается в конце импульсов. Учитывая перечисленные выше особенности, можно с помощью простой операции транспонирования привести обе характеристики частотной модуляции к одному масштабу. Результаты этой операции представлены на рис. 50, А1. На нем изображена сонограмма того же, что и на рис. 50, А, импульса большой песчанки, транспонированного в 4 раза четырехкратным увеличением скорости воспроизведения магнитной записи. Характеристика частотной модуляции транспонированного сигнала большой песчанки, по существу, не отличается от сонограммы нетранспонированного сигнала полевки Брандта. Исходя из этого, можно предположить, что характеристики частотной модуляции сигналов у данных видов имеют общую константу, а их длительность и частота обратно пропорциональны. Такой константой должно быть число периодов основной частоты, равное произведению основной частоты на длительность:

$$T_0 = F_0 t_u = \text{const},$$

где T_0 — число периодов основной частоты в импульсе; F_0 — основная частота, Гц; t_u — длительность импульса, с. Как следствие этого будет соблюдаться равенство

$$t_{u1}/t_{u2} = F_{o2}/F_{o1},$$

где t_{u1} , F_{o1} — длительность импульса и основная частота сигнала

одного вида; t_{u2} , F_{o2} —то же, другого. Результаты анализа подтверждают данное предположение.

Методику анализа поясняет рис. 51, на котором изображена осциллограмма сигнала большой песчанки с временным разрешением, позволяющим подсчитать число периодов. Период основной частоты равен полному циклу колебания. Сумма всех периодов (ΣT_0) и составляет их число в одном импульсе. На концах осциллограммы колебания более редки, чем в середине. Это обстоятельство вызвано особенностями модуляции частоты (ср. с рис. 50). На рис. 51, Б в том же масштабе изображена осциллограмма сигнала полевки Брандта. Нетрудно заметить, что она представляет собой как бы сжатую во времени осциллограмму сигнала большой песчанки, что, естественно, отражает частотно-временные отношения, о которых говорилось выше (рис. 51).

Среднее число периодов ($1/n \Sigma \Sigma T_{0i}$, где $n=30$ для каждого вида) и одном импульсе сигнала большой песчанки и полевки Брандта оказалось практически одинаковым (см. табл. 6). Незначительная разность средних (7, 3) не может считаться достоверной, так как критерий значимости (t_d) равен всего 0,8. Средняя длительность импульса сигнала большой песчанки более чем в 3 раза превышает таковую полевки Брандта (см. табл. 6). И, наконец, средняя основная частота ($1/n \Sigma \Sigma T_{0i} \cdot 1000 \text{ мс}/t_{ui}$) сигнала большой песчанки почти в 3,5 раза выше, чем таковая полевки Брандта.

Таким образом, звуковые реакции обоих видов обладают общей константой, представляющей собой число периодов в одном импульсе. Это число, с учетом ошибки средней, колеблется около 220. Кроме того, как и ожидалось, частота и длительность сигнала обоих видов связаны обратным отношением $t_{w.Rh.o}/t_{uM.br.} = = F_{oM.br.}/F_{oRh.o.}$, где $t_{uRh.o.}$; $t_{uM.br.}$ — длительность импульсов в сигналах большой песчанки и полевки Брандта, а $F_{oRh.o.}$; $F_{oM.br.}$ соответственно основные частоты. Отношение средних длительностей оказалось равным 3,36, а средних основных частот — 3,42, что, с учетом ошибок средних, можно считать одинаковым.

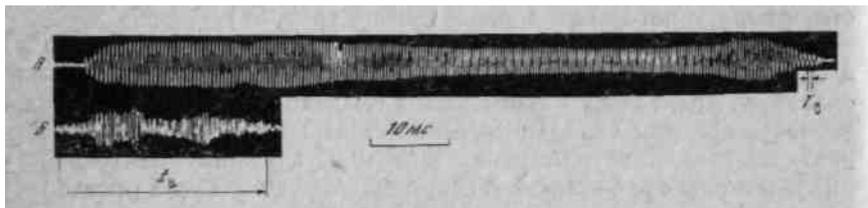
Полученные результаты показывают, что для формирования звукового импульса оба вида используют одни и те же физиолого-акустические механизмы, что подтверждается общим числом периодов основной частоты в импульсах ($\Sigma T_0 = \text{const}$), в сочетании с идентичными характеристиками частотной модуляции. Это означает, что большие различия абсолютных значений частоты и длительности являются у этих видов следствием разного временного масштаба одного и того же физиолого-акустического процесса.

Парадокс рассмотренного примера состоит в том, что, несмотря на явную видовую специфику, в признаках звуковых реакций обоих видов скрыты глубокие морфофункциональные параллелизмы. Существенно, что эти параллелизмы соответствуют примерно равному уровню специализации в отношении группового защитного поведения, которого достигла как большая песчанка, так и полевка Брандта. Выше, ссылаясь на работу Смирин и Орлова [1975], подчеркивалось, что экологические параллелизмы с на-



Рис. 50. Сонограммы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки (А) и полевки Брандта (В)
 А₁ — транспонированный в 4 раза сигнал большой песчанки

Рис. 51. Осциллограммы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки (А) и полевки Брандта (В) T_0 — период; m_n — длительность



земными беличьими вызвали у большой песчанки и полевки Брандта параллелизмы целого комплекса поведенческих реакций и внешней морфологии. Но уровень специализации этого комплекса у них ниже, чем у сусликов и сурков. Особенности сигнала большой песчанки и полевки Брандта также свидетельствуют о более низком уровне специализации: функциональная связь между длительностью и частотой препятствует у этих видов формированию иной характеристики частотной модуляции, чем параболическая (или близкая к ней) кривая. У сусликов, напротив, функциональная связь между длительностью и частотой разрушена, а характеристики частотной модуляции отличаются большим разнообразием; у сурков сигнал осложняется еще и дополнительными признаками [Никольский, 1976].

Параллелизмы и видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала пищух

В 1973 г. вышла работа Сомерса [Somers, 1973], посвященная географической изменчивости звуковых реакций у американской пищухи пики (*Ochotona princeps*). Сомерс установил, что основная частота и длительность сигнала пищух с одного берега р. Колорадо равны в среднем 460 Гц и 350 мс, а с другого- 1105 Гц и 180 мс. В данном случае между длительностью и частотой существует функциональная связь, аналогичная той, которая была рассмотрена выше на примере звуковых реакций большой песчанки и полевки Брандта. Неполное равенство отношений ($1105/460 \sim 350/180 \sim 2$) объясняется тем, что Сомерс получил не усреднен-

ное, а фиксированное в определенный момент времени значение частоты.

Проведенный нами анализ показал, что и в сигнале других видов пищух длительность и частота функционально связаны между собой. Причем эту связь можно обнаружить как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Так, на рис. 52 показаны характеристики модуляции основной частоты предупреждающего об опасности сигнала даурской пищухи, северной и пики. Последняя представлена двумя популяциями, данные получены на основании сонограмм, опубликованных Сомерсом [Somers, 1973]; северная пищуха представлена тремя популяциями, даурская — одной. Характеристики частотной модуляции даурской пищухи и северной усреднены, численность выборки указана в подписях под рис. 52. Звуковые реакции даурской пищухи и одной из популяций северных записаны в Центральном Хангае (МНР), двух других популяций северных пищух — в окрестностях Красноярска и на Баргузинском хребте.

В сигнале даурской пищухи и северной из Хангая частота падает с 11,5 до 3,5 кГц менее чем за 40 мс. В сигнале пищух из окрестностей Красноярска частота понижается с 7 до 3 кГц за 50 мс. В сигнале северных пищух с Баргузинского хребта частота падает с 6 до 2,5 кГц за 125 мс. В сигнале пики в одном случае длительность равна 150 мс, наклон характеристики частотной модуляции едва заметен, а основная частота не превышает 1 кГц. В другом случае длительность сигнала более 350 мс, основная частота около 0,5 кГц и практически отсутствует частотная модуляция.

Таким образом, увеличение длительности сопровождается в сигнале пищух уменьшением частоты. Но в отличие от аналогичной звуковой реакции хомякообразных изменение частоты в сигнале представляет собой различные варианты нисходящей ветви характеристики частотной модуляции. Это относится и к американским популяциям, что хорошо видно на сонограммах гармоник в диапазоне от 4 до 6 кГц (рис. 53).

Однако функциональную связь между длительностью и частотой мы обнаружили не у всех исследованных видов и подвидов пищух. Она отсутствует у монгольской пищухи, у северных форм северной и у алтайской. Причем в тех случаях, когда длительность и частота не связаны между собой, характеристики частотной модуляции имеют иную, чем представленные на рис. 52 и 53, форму. У монгольских пищух это преимущественно восходящая ветвь частотной модуляции (рис. 54, //); у алтайской — частота в начале импульса круто нарастает, а затем уменьшается, причем в этой фазе крутизна характеристики частотной модуляции дважды меняется, а детали этих изменений подвержены, вероятно, географической изменчивости (рис. 54, ///); у северной формы северной пищухи характеристика частотной модуляции может меняться в значительных пределах, приобретая иногда причудливый рисунок (рис. 54, IV).

При сравнении предупреждающего об опасности сигнала пищух с таковым большой песчанки и полевки Брандта выделяются два противоречивых момента. С одной стороны, в сигнале пищух во многих случаях обнаружена функциональная связь между длительностью и частотой; но вместе с тем характеристики частотной модуляции именно в этих случаях отличаются от параболической кривой, описанной выше для аналогичного сигнала большой песчанки и полевки Брандта. На основании этого можно предположить, что функциональная связь между длительностью и частотой в разных систематических группах млекопитающих коррелирует с различными типами характеристик частотной модуляции. У хомякообразных эта парабола или близкая к ней кривая; у пищух — только ее нисходящая ветвь. Однако разнообразие исходных типов характеристик частотной модуляции ограничено все-таки немногими вариантами, близкими к параболической кривой, что, скорее всего, отражает динамику элементарного дыхательного и физиолого-акустического актов, сопровождающих простейшие звуковые реакции. Динамика этого процесса в различных группах млекопитающих имеет, вероятно, много общего, косвенным подтверждением чего может служить чрезвычайно широкое распространение среди них функционально различных звуковых реакций с характеристиками частотной модуляции, имеющими \cap -образную форму, и разнообразные ее модификации. Можно было бы сослаться на десятки работ, в которых опубликованы сонограммы, имеющие форму параболы или же форму несколько усложненных ее вариантов.

Возвращаясь к предупреждающему об опасности сигналу пищух, мы выделяем два направления в его изменчивости. Первое основано на функциональной связи между длительностью и частотой. Подобно сигналу большой песчанки и полевки Брандта, в сигнале пищух за ярко выраженной изменчивостью абсолютных значений частоты и длительности (см. рис. 52) скрываются глубокие параллелизмы. Их следствием является однотипность характеристик частотной модуляции у даурской пищухи, северной и у пики. Второе направление в изменчивости предупреждающего об опасности сигнала пищух, напротив, вызвано разрушением функциональной связи между частотой и длительностью. Этот, по нашему мнению, более поздний этап в развитии данной звуковой реакции позволил пищухам сформировать иные, чем изображенные на рис. 52, типы характеристик модуляции частоты (рис. 54), следствием чего явилась межвидовая дивергенция динамического спектра.

Материал, на основании которого описан предупреждающий об опасности сигнал пищух, перечислен ниже. Римскими цифрами обозначены виды, арабскими — районы магнитной записи (рис. 55). Указаны также время записи и число особей (n), соответствующее числу просмотренных сонограмм.

1.1. Och. daurica. Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык. Август 1975. n=1.

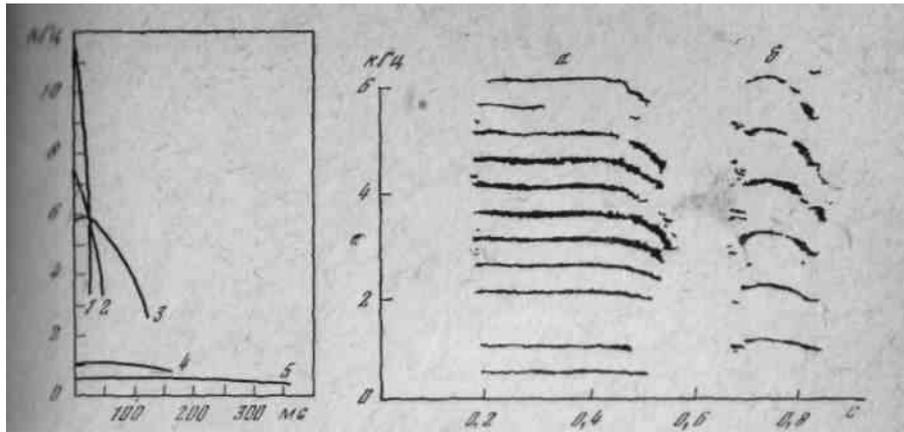


Рис. 52. Характеристики модуляции основной частоты предупреждающего опасности сигнала пищух / даурская пищуха и северная с Хангая; 2, 3 — северная пищуха: 2 — из окрестностей Красноярска, 3 — с Баргузинского хребта; 4, 5 — американская пищуха *Ochotona princeps* с разных берегов р. Колорадо [по Somers, 1973]

Рис. 53. Сонограммы предупреждающего об опасности сигнала американской пищухи *Ochotona princeps* а, б — сигналы из двух популяций, разделенных р. Колорадо [Somers, 1973]

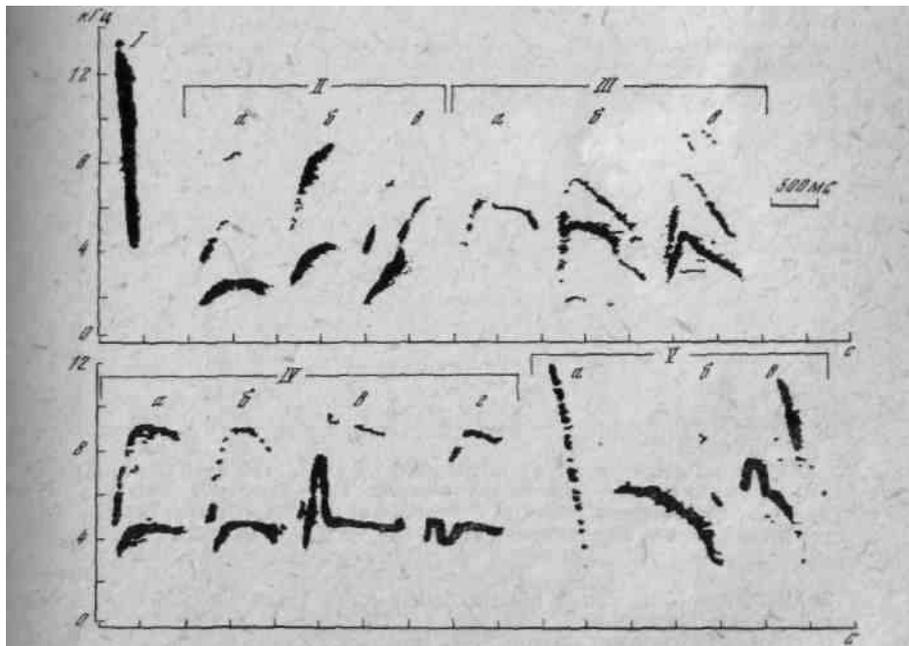


Рис. 54. Сонограммы предупреждающего об опасности сигнала пищух I — даурская пищуха; II, а—в — монгольская пищуха, ситуативные варианты; III, а—в — алтайская пищуха, географические формы; IV, а—г — северная пищуха, северная форма; V, а—в — северная пищуха, южная форма

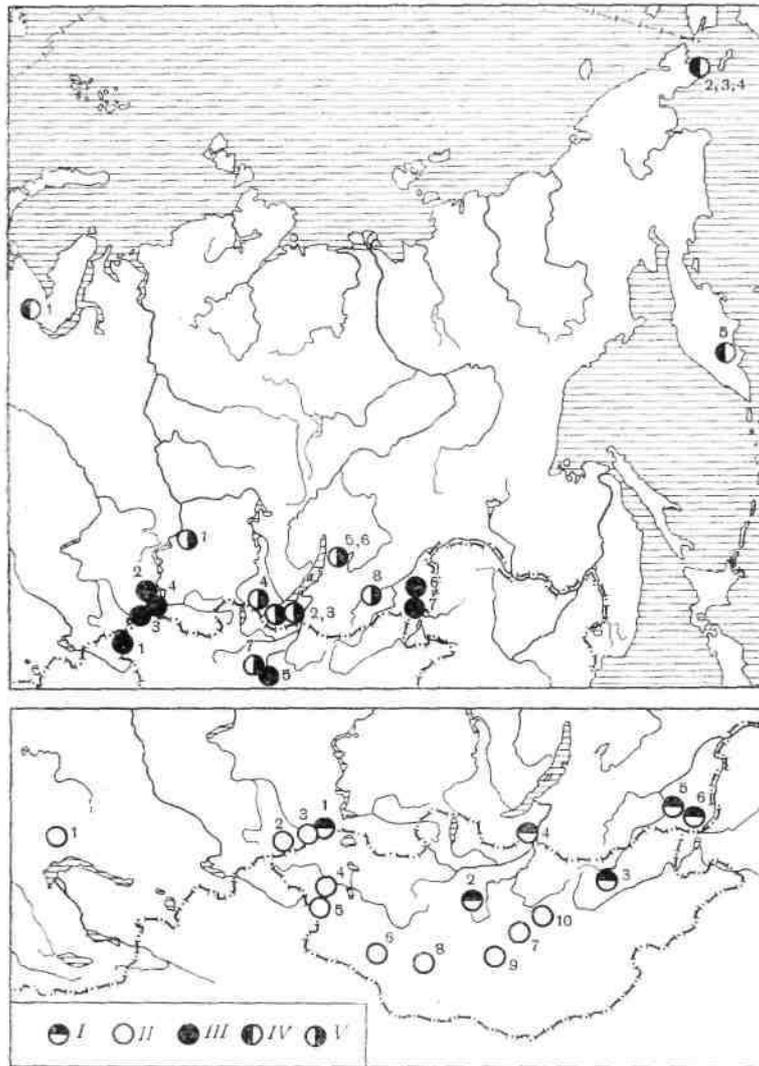


Рис. 55. Районы записи предупреждающего об опасности сигнала пищух I — даурская пищуха; II — монгольская пищуха; III — алтайская пищуха; IV — северная пищуха (северная форма); V — северная пищуха (южная форма). Конкретные пункты записи перечислены в тексте под арабскими цифрами

2. МНР, Ара-Хангайский аймак, окр. сомона Тэвшрулэх, Центральный Хангай. Август 1976. n=9.
3. МНР, Восточный аймак, окр. сомона Даш-Балбар, правый берег р. Улдза. Июль 1975. n=11.
4. Бурятская АССР, Улан-Удэнский р-н, окр. с. Борькино-Ключи, левый берег р. Джида. Июль 1974. n=1.
5. Читинская обл., Борзенский р-н, окр. пос. Аренда. Август 1970. n=1.

6. Читинская обл., Борренский р-н, окр. пос. Цаган-Олуй. Август 1979. n=10
- II.1. *Osh. grisei*. Казахская ССР, Дзержинская обл., Агадырский р-н, ж.-д. станции Босага, Казахский мелкосопочник. Июнь-июль 1979. n=7.
2. Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Ташанта, Юго-Восточный Алтай. Декабрь 1971. n=1.
3. Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховья р. Шара-Харагай. Июнь август 1975. n=13.
4. МНР, Баян-Улэгэйский аймак, окр. сомона Буянт, Монгольский Ал. тай. Июль 1978. n=8.
5. МНР, Баян-Улэгэйский аймак, окр. сомона Булган, р. Улакчи, Монгольский Алтай. Июль 1978. n=2.
6. МНР, Гоби-Алтайский аймак, окр. сомона Тугрэг, на границе Шангын Гоби с Монгольским Алтаем. Июль 1978. n=23.
7. МНР, Увэр-Хангайский аймак, 75 км на восток северо-восток от аймака Арбай-Хэрэ, юго-восток Хангая. Июль 1978. n=4.
8. МНР. Баян-Хонгорский аймак, окр. сомона Баян-Ундэр, восточные отроги Монгольского Алтая. Август 1978. n=10.
9. МНР, Увэр-Хангайский аймак, окр. Сомова Хайрхан-Дулан, юго-восток Хангая. Июль 1978. n=3.
10. МНР, Центральный аймак, окр. сомона Унджул, г. Зоргол-Хайрхан, восточные предгорья Хангая. Июль 1978. n=40.
- III.1. *Osh. alpina*. МНР. Баян-Улэгэйский аймак, верховья р. Кобдо, Монгольский Алтай. Июль 1978. n=5.
2. Горно-Алтайская АО, окр. г. Горно-Алтайска, Восточный Алтай. Май 1972. n=1.
3. Тувинская АССР, горный массив Мунгун-Тайга, верховья р. Талайты. Июль 1975. n=7.
4. Хакасская АО, окр. с. Майна, Западный Саян. n=2 (записано в вольере Звенигородской биостанции).
5. МНР, Увэр-Хангайский аймак, окр. сомона Бат-Улдзий, Центральный Хангай. Июль 1978. n=6.
6. Читинская обл., Борзеньский р-н, окр. пос. Цаган-Олуй, Нерченский хребет. Август 1979. n=13.
7. Читинская обл., окр. г. Нерченска, правый берег р. Шилка. Сентябрь 1979. n=8.
- IV.1. *Osh. huregboea* (северная). Ямало-Ненецкий автономный округ, окр. пос. Лабытнанги, Северный Урал. Август 1978. n=2.
2. Магаданская обл., п-ов Чукотка, окр. пос. Янракинот. Июль 1979. n=7.
3. Магаданская обл., п-ов Чукотка, в 30 км северо-западнее пос. Янракинот, урочище Вуквунайвэм. Июль 1979. n=18.
4. Магаданская обл., Берингов пролив, о-в Аракамчечен, Август, 1979. n=50.
5. Камчатская обл., п-ов Камчатка, хр. Ганальские Востряки. Август 1973. n=3.
- V.1. *Osh. huregboea* (южная). Красноярский край, окр. г. Красноярска, заповедник «Столбы», северные отроги Восточного Саяна. Август 1979. n=7.
2. Иркутская обл., окр. пос. Слюдянка, хр. Хамар-Дабан. Август 1976. n=1.
3. Бурятская АССР, Кабанский р-н, Байкальский заповедник, хр. Хамар-Дабан. Август 1979. n=8.
4. Бурятская АССР, окр. пос. Аршан, хр. Тункинские Гольцы, южные отроги Восточного Саяна. Сентябрь, 1976. n=2.
5. Бурятская АССР, Баргузинский заповедник, Баргузинский хребет, верховье р. Шумилихи. Август 1979. n=13.
6. Бурятская АССР, Баргузинский хребет, верховье р. Верхний Левый Курумкан. Август 1974. n=7.
7. МНР, Ара-Хангайский аймак, окр. сомона Тэвшрулэх, Центральный Хангай. Август 1976. n=13.

8. Читинская обл., окр. г. Читы, правый берег р. Ингоды, хр. Черского. Сентябрь 1979. n=10.

(В следующих районах магнитные записи звуковых реакций пищух выполнены Н. А. Формозовым: I. 1, 6; II. 1, 3, 8, 10; III. 3, 5—7; IV. 1; V. 1-5, 8).

В целом дивергенция сигнала пищух хорошо отражает основные тенденции в их систематике. Именно тенденции, поскольку систематика этой группы разработана далеко не достаточно и имеет много неясных моментов. Прежде всего это относится к группе «alpina», которая согласно широкой концепции вида имеет следующую область распространения: юго-восточные окраины Западной Сибири, Алтай, Саяны, Прибайкалье и Забайкалье, Монголия, Северный и Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров, Япония (о-в Хоккайдо), Восточная Сибирь до морских побережий, на север — до южных окраин тундровой зоны, Камчатка, Сахалин и северо-западная часть Северной Америки [Гуреев, 1964]. В фауне Советского Союза наиболее активно дискутируются систематические взаимоотношения алтайской (*Och. alpina*) и северной (*Och. hyperborea*) пищух. Одни авторы северную пищуху объединяют с алтайской, присваивая ей подвидовой ранг — *Och. alpina hyperborea* [Аргиропуло, 1948, Виноградов, Громов, 1952; Громов и др., 1963; Гуреев, 1964; Тавровский и др., 1971; Попов, 1977]; другие — считают их самостоятельными видами [Виноградов, 1933; Огнев, 1940; Бобринский и др., 1944; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Банников, 1954; Соколов, 1977]. В настоящее время последняя точка зрения имеет более широкое распространение благодаря подтверждению видовой самостоятельности алтайской и северной пищух методами цитогенетики [Воронцов, Иваницкая, 1969, 1973]. Полученные нами результаты также подтверждают ее. Как уже говорилось, характеристика частотной модуляции предупреждающего об опасности сигнала однотипна в разных популяциях этого вида (см. рис. 54, III, а, б, в) и вполне определенно отличается от характеристики частотной модуляции северных пищух.

Однако в группе популяций последней характеристика частотной модуляции предупреждающего об опасности сигнала неоднотипна, что ранее позволило нам выделить две формы северных пищух — «северную» и «южную» [Никольский, Формозов, 1978; Формозов, Никольский, 1979]. Северный тип обнаружен на северной окраине видового ареала (Чукотка, Камчатка и Полярный Урал). Этот тип отличается простым рисунком частотной модуляции (см. рис. 54, IV, а, б); основная частота нарастает от 2—3,5 кГц, а затем или стабилизируется на этом уровне, или с такой же скоростью затухает. Такая форма частотной модуляции обнаружена в 70% случаев. Но у пищух, населяющих Чукотку, наравне с основным типом встречаются и некоторые другие варианты. В этих вариантах частота быстро нарастает, а затем так же быстро падает, стабилизируясь на этом уровне до конца импульса (см. рис. 54, IV, в). В некоторых случаях фазе стабилизации предшествуют два цикла частотной модуляции, образуя на сонограммах сложный рисунок (см. рис. 54, IV, г).

Все перечисленные варианты могут встречаться в звуковых реакциях одной особи, отражая, вероятно, изменения внутреннего состояния источника сигнала. Не исключено, что у северной формы северной пищухи предупреждающий об опасности сигнал мотивационно связан с какой-то иной звуковой реакцией, представляя одну из точек в более широком поведенческом континууме. Подобно двум типам предупреждающего об опасности сигнала длиннохвостых сусликов, о чем говорилось в главе I, у разных видов и подвидов пищух данная звуковая реакция занимает, вероятно, различные уровни функциональной и типологической обособленности в ряду поведенческих реакций. Близкую точку зрения высказывает и Коннер [Conner, 1982b], обсуждая контексты «коротких криков» американских пищух. Помимо реакции на врага, Коннер в большинстве случаев регистрировал короткие крики у пищух, «сидящих на камнях» (*perched on rocks*); иногда эти крики сопровождали погоню, перемещения среди камней или же были ответом на крики соседних пищух. По мнению Коннера, короткие крики являются сигналом, «привлекающим внимание» (*attention-getting*), и сходны в этом отношении с аналогичной реакцией ютасских сусликов (Коннер ссылается на работу [Balph, Balph, 1966]).

Попутно следует заметить, что полученные Коннером результаты заметно отличаются от результатов, полученных Сомерсом [Somers, 1973] для того же вида: согласно Сомерсу, короткие крики пищух во всех случаях представляют собой звуки с гармонической структурой спектра, различающиеся на разных берегах р. Колорадо по длительности и по основной частоте; согласно Коннеру, из трех исследованных популяций только в одной короткие крики имеют определенно гармоническую структуру спектра, а в двух других спектр скорее шумовой или широкополосный. И хотя Коннер для этих двух случаев указывает значения основных частот, гармонические составляющие, судя по опубликованным автором сонограммам, выделяются с большим трудом. Вероятно, именно принципиальные различия в структуре спектра — причина того, что только в одном случае полученные Коннером соотношения частоты и длительности (1332 Гц и 200 мс) удовлетворительно согласуются с результатами Сомерса (1105 Гц и 180 мс). Эти факты также являются косвенным подтверждением, того, что звуковые реакции на опасность некоторых видов и подвидов пищух представляют собой мало специализированные формы поведения, с неустоявшимся типологическими и функциональными границами.

В сигнале южной формы северной пищухи, как уже говорилось, не разрушена функциональная связь между длительностью и частотой; и хотя от популяции к популяции абсолютные значения частоты и длительности и крутизна характеристик частотной модуляции различаются (см. рис. 52, 54, V), динамика спектра остается постоянной. Исключение составляют звуковые реакции пищух, населяющих Баргузинский хребет и окрестности г. Читы. В некоторых случаях (но не всегда) на характеристиках частотной модуля-

ции их сигнала можно выделить восходящий участок и изменение наклона в ее нисходящей ветви (см. рис. 54, V, в), что сближает обе популяции с алтайской пищухой. Однако это исключение только подчеркивает, что дивергенция предупреждающего об опасности сигнала пищух хорошо согласуется с основными тенденциями в систематике группы; существует мнение, что Баргузинский хребет и окрестности Читы населяют не северные пищухи, а подвид алтайской *Och. alpina svatoshi* [Огнев, 1940].

У даурской пищухи, как уже говорилось, сохраняется функциональная связь между длительностью и частотой, что приводит к параллелизмам ее сигнала со звуковой реакцией северной пищухи, а совпадение абсолютных значений частоты и длительности делает почти идентичными звуковые реакции даурской пищухи и некоторых популяций северной (см. рис. 52, 54, /, V, а).

Характеристика частотной модуляции сигнала монгольских пищух отличается нарастанием частоты от начала импульса к его концу. Ситуативные варианты различаются наклоном характеристики. По предварительным наблюдениям, усиление стимуляции сопровождается увеличением крутизны характеристики частотной модуляции (см. рис. 54, //, а, б, в). Между тем некоторые варианты динамического спектра предупреждающего об опасности сигнала монгольских пищух не сильно отличаются от основных вариантов динамического спектра сигнала северной формы *Och. hyperborea* (см. рис. 54, IV, а, б).

Таким образом, в целом изменчивость предупреждающего об опасности сигнала пищух характеризуется, во-первых, сохранением у части форм функциональной связи между длительностью и частотой, что приводит к параллелизмам характеристик частотной модуляции у разных видов и подвидов, несмотря на значительные в некоторых случаях различия абсолютных значений частоты и длительности. Во-вторых, дивергенция сигнала хорошо согласуется с основными тенденциями в систематике группы, сформулированными на основе анализа морфологических признаков. Ограниченная морфологическая дифференциация рода соответствует в целом и не ярко выраженной дивергенции динамического спектра данной звуковой реакции. Но главная особенность состоит в том, что функциональная связь между длительностью и частотой сохраняется не у всех видов и подвидов пищух. В результате разрушения этой связи у некоторых из них появляются новые варианты характеристик частотной модуляции, которые иногда принимают устойчивый, весьма специфический и довольно сложный рисунок, как, например, в сигнале алтайской пищухи (см. рис. 54, ///).

И наконец, следует еще раз подчеркнуть, что функциональная связь между частотой и длительностью, вероятно, не во всех группах млекопитающих коррелирует с П-образной формой характеристик частотной модуляции, как это происходит у большой песчанки и полевки Брандта. В некоторых случаях (например, у пищух) возможны и отклонения от данного типа.

Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов

Евразии

Как уже говорилось, суслики представляют собой высокоспециализированную группу грызунов открытых пространств с дневным образом жизни. Предупреждающий об опасности сигнал для них не менее характерен, чем, например, поза столбиком или высоко посаженные глаза, т. е. звуковая реакция входит в сложный комплекс адаптации, вызванных специфическими условиями обитания. В отличие от аналогичного сигнала хомякообразных и пищух в сигнале сусликов утрачена функциональная связь между длительностью и частотой, что дает им возможность независимо варьировать оба эти параметра. В результате сигнал сусликов отличается не только высоким уровнем видовой специфики, но и большим разнообразием характеристик частотной модуляции. Систематика сусликов разработана несравненно лучше, чем систематика пищух, что, конечно, облегчает обсуждение видовой специфики их сигнала. Большинство современных авторов соглашаются, что на территории Евразии обитают 13 видов, из них 12 — на территории Советского Союза, но некоторые признают видовую самостоятельность исык-кульского суслика *Citellus ralli* Kuzn. [Васильева, 1964] и среднего *C. intermedius* Brandt-*C. brevicauda* [Слудский и др., 1969; Hoffmann et al., 1974]. Менее единодушно мнение о числе и составе «групп» видов и межвидовых отношениях [Васильева, 1964; Громов и др., 1965; Воронцов, Ляпунова, 1969; Hoffmann et al., 1974; Nadler et al., 1974; Жолнеровская, Воронцов, 1978; Ляпунова и др., 1978]. Эти разногласия вызваны различиями в оценке признаков и наиболее отчетливо выражены в подродовой систематике. Все виды палеарктических сусликов обычно объединяют в три подрода: *Urocitellus*, *Citellus*, *Colobotis*. Первый включает длиннохвостых сусликов, арктического и азиатского; два других — остальные виды. Наиболее единодушно мнение большинства авторов о составе подрода *Urocitellus*, в то время как соотношение видов в подродах *Citellus* et *Colobotis* дискутируется наиболее активно; причем некоторые специалисты сомневаются в целесообразности разъединения короткохвостых сусликов на два подрода [Воронцов, Ляпунова, 1969].

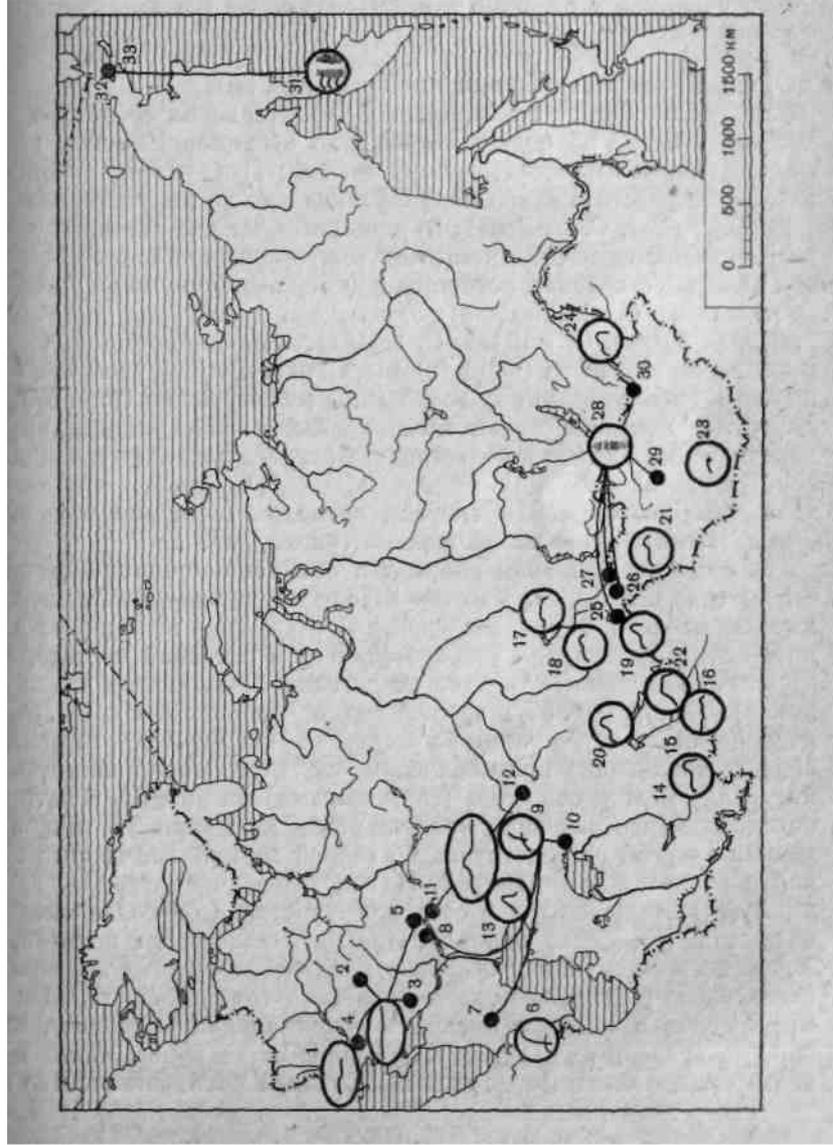
Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов Евразии наиболее подробно обсуждалась в двух работах [Никольский, 1969, 1979]. Удалось, в частности, установить, что спектральные характеристики, и, прежде всего характеристики частотной модуляции сигнала, специфичны практически для всех видов. В первой из этих двух работ [Никольский, 1969] было предложено понятие «фонотип», означающее определенность звуковых реакций, в данном случае видовую специфику.

Использованный для анализа видовой специфики материал перечислен ниже. Римскими цифрами обозначены виды, арабскими — районы записи. Подвидовые названия не указаны, так как ареалы

большинства подвидов изучены недостаточно, что затрудняет практическое применение подвидовой систематики. После видовых названий в скобках указано число особей (n). В большинстве случаев просмотрены сонограммы двух — четырех импульсов из сигнала каждой особи. Если были основания предполагать значительными ситуативные изменения, то подбирали серии импульсов из каждого сигнала, просматривая ряд от «умеренной» ситуации (неподвижный наблюдатель на большом расстоянии от стоящего столбиком суслика) до «напряженной» (поза сусликов выражает стремление уйти в нору, или же суслики с криком скрываются в ней).

- I. *Citellus citellus*, европейский суслик (n=2).
 1. Молдавская ССР, Каларашский р-н, окрестности с. Садова.
- II. *C. suslicus*, крапчатый суслик (n=6).
 2. Курская обл., Центрально-Черноземный заповедник.
 3. Ворошиловградская обл., Меловский р-н, заповедник «Стрельцовская степь».
 4. Кировоградская обл., Новгородковский р-н.
 5. Саратовская обл., Калининский р-н, окрестности с. Еловатка.
- III. *C. xanthogrammus*, малоазийский суслик (n=6).
 6. Армянская ССР, Талинский р-н, юго-западные отроги горы Арагад.
- IV. *C. musicus*, горный кавказский суслик (n=5).
 7. Кабардино-Балкарская АССР, Северное Приэльбрусье, верховье р. Баксан.
- V. *C. ruggaeus*, малый суслик (n=16).
 8. Волгоградская обл., Еланский р-н, окрестности с. Тростянка (запись, сделана в виварии Саратовского университета).
 9. Оренбургская обл., Светлинский р-н, окрестности пос. Светлый.
 10. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Казалинский р-н, берег оз. Камышлыбаш.
- IV. *C. major*, рыжеватый суслик (n=3).
 11. Саратовская обл., Балаковский р-н, окрестности г. Балаково, правый берег р. Большой Иргиз.
 12. Казахская ССР, Кустанайская обл., окрестности пос. Жаланащ, долина р. Дамды.
- VII. *C. fulvus*, желтый суслик (n=4).
 13. Гурьевская обл., 20 км восточнее пос. Карабау.
- VIII. *C. relictus*, реликтовый суслик (n=13).
 14. Узбекская ССР, Ташкентская обл., Чаткальский горно-лесной заповедник.
 15. Узбекская ССР, Кураминский хребет, Ангренское плато.
 16. Киргизская ССР, Джеты-Огузский р-н, Терскей-Алатау, долина р. Чонг-Кызыл-Су.
- IX. *C. erythrogenus*, краснощекий суслик (n=25).
 17. Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окрестности с. Завьялова.
 18. Восточно-Казахстанская обл., окрестности с. Шемонаиха.
 19. Восточно-Казахстанская обл., Зайсанская котловина (только что пойманный зверек находился в клетке).
 20. Казахская ССР, Джезказганская обл., окрестности пос. Босага.
 21. Монгольская Народная Республика, Кобдоский аймак, окрестности сомона Буянт, 20 км западнее оз. Хара-Ус-Нур.
 22. Казахская ССР, Талды-Курганская обл., хр. Алтын-Эмель.
- X. *C. alaschanicus*, алашанский суслик (n=3).
 23. МНР, Южно-Гобийский аймак, окрестности сомона Булган. XI. *C. dauricus*, даурский суслик (n=5).
 24. Читинская обл., Борзенский р-н.
- XII. *C. undulatus*, азиатский длиннохвостый суслик (n=8).

Точки, соединенные
однотипными
обозначены
районь сигнал
Виды: 1 — евро-
— малоазийский, 7
малый, 11, 12 —
реликтовый; 17—22
алашанский; 24 —
длиннохвостый,



25. Восточно-Казахстанская обл., Катон-Карагайский р-н, Нарымский хребет, долина р. Солонешная.
26. Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окрестности пос. Ташанта
27. Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окрестности пос. Мугур.
28. Бурятская АССР, Джидинский р-н, окрестности с. Жаргалантуй.
29. МНР, Ара-Хангайский аймак, окрестности сомона Тэвшрулэх.
30. МНР, Хэнтэйский аймак, нижнее течение р. Бархын-Гол. XIII. С. parvi, арктический длиннохвостый суслик (n=6).
31. Камчатская обл., Мильковский р-н, п-ов Камчатка, долина р. Тум.
32. Чукотский автономный округ, Провиденский р-н, окрестности пос. Янракинот.
33. Чукотский автономный округ, Провиденский р-н, Берингов пролив о-в Аракамчечен.

Районы записи показаны на карте (рис. 56).

Все разнообразие спектральных характеристик звукового, предупреждающего об опасности сигнала сусликов Евразии можно представить четырьмя основными типами: 1) в относительно длинных звуках частота слабо модулирована или не модулирована совсем (*C. citellus*, *C. suslicus*); 2) присутствуют две независимо-временные характеристики частотной модуляции, что связано с работой двух акустических источников (*C. xanthoprimum*, *C. musicus*, *C. pygmaeus*, *C. alashanicus*); 3) глубокая модуляция частоты (*C. major*, *C. fulvus*, *C. relictus*, *C. erythrogeus*, *C. dauricus*); 4) широкополосный спектр (*C. undulatus*, *G. parvi*). Для удобства изложения по этому принципу составлены иллюстрации (рис. 57), но как будет показано ниже, спектральные характеристики внутри перечисленных типов в большинстве случаев различаются существенными деталями.

C. citellus. Основная энергия сигнала сосредоточена около 7 кГц. Частота слабо модулирована (рис. 57, а).

C. suslicus. Основная энергия в сигнале сосредоточена около 8 кГц (рис. 57, б, 61). Частота слабо модулирована или не модулирована совсем. В сигнале удалось обнаружить интересное явление: максимум энергии сосредоточен не в основной частоте, а во второй гармонике (в отличие от сигнала большинства видов сусликов). Так, на рис. 57, б хорошо видно, что три полосы (F_1 , F_2 , F_3) располагаются через равные интервалы. Как известно, гармонические составляющие кратны целым числам основной частоты. По интервалу между полосами (гармониками) на рис. 57, б нетрудно определить, что основная частота равна примерно 2,5 кГц, а основная энергия сосредоточена во второй гармонике, частота которой и является доминантной. На сонограмме, кроме второй гармоники (F_2), выделены две соседние — третья (F_3 , более высокая) и первая (F_1 , более низкая). Просмотр сонограмм показал, что почти во всех случаях в сигнале крапчатого суслика заметна, но очень слабо выражена первая гармоника (или основная частота). Это говорит о том, что крапчатые суслики для выделения высокой, по сравнению с сигналами большинства видов, частоты используют механизм фильтрации. Подобный механизм хорошо изу-

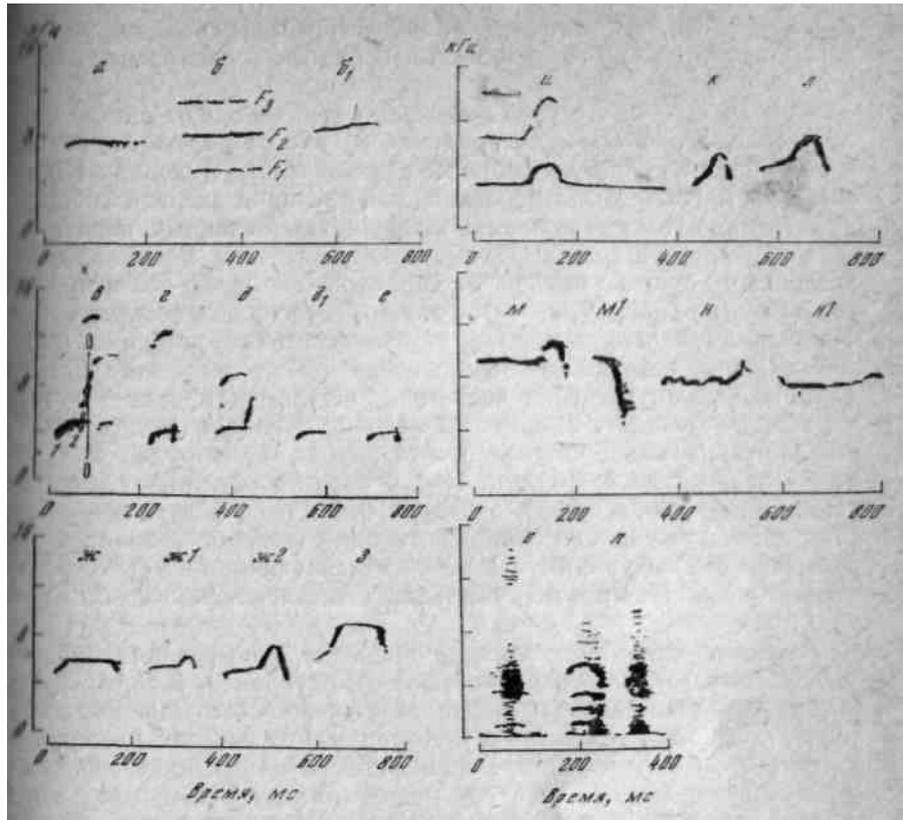


Рис. 57. Сонограммы предупреждающего об опасности сигнала сусликов а — европейский суслик; б — крапчатый (Кировоградская обл.), F_1, F_2, F_3 — первая, вторая и третья гармоники; $b1$ — крапчатый (Ворошиловоградская обл.); в — малоазийский суслик, 1, 2 — начало составляющих, образуемых двумя различными акустическими источниками, 00 — линия, отсекающая длительность импульса малоазийского суслика, равную длительности импульса трех других видов (пояснения в тексте); г — горный кавказский; д, $d1$ — малый (оба импульса принадлежат одной особи); е — алашанский; ж — краснощекий суслик (*Citellus erythrogenys*) из Новосибирской обл., ж1 — то же, Восточно-Казахстанская обл.; ж2 — то же, Зайсанская котловина; з — краснощекий суслик (*C. e. intermedius*); и — рыжеватый суслик; к — желтый; л — даурский; м — реликтовый (*G. relictus r.*), умеренная ситуация; $m1$ — та же особь, звуковая реакция в момент ухода в нору; н, $n1$ — реликтовый суслик (*C. r. galli*), две особи; о — азиатский длиннохвостый суслик; п — арктический суслик (два первых импульса из одной серии)

чен для вокальной речи и гласных звуков человека (см., например: [Фант, 1964]) и, вероятно, широко распространен среди других млекопитающих. Он основан на резонансных свойствах гортани и ротовой полости.

Сигнал крапчатого суслика мало отличается от сигнала европейского. Оба вида используют, скорее всего, одни и те же механизмы звукоизлучения. На одной из сонограмм сигнала европей-

ского суслика, записанного в лабораторных условиях, удалось также выделить две гармоники, интервал между которыми близок к 2,5 кГц.

Сигнал крапчатого суслика сильно отличается от сигнала малого (рис. 57, *д*, *д1*), с которым его сближают некоторые авторы и с которым он образует гибриды в естественных условиях [Денисов, 1961]. Выше было показано, что признаки сигнала гибридов промежуточны по отношению к признакам исходных видов.

S. xanthopygmnus. Характеристика частотной модуляции малоазийского суслика наиболее полно отражает особенности спектра второго типа (рис. 57, *в* — *е*). Главная особенность состоит в том, что сигнал генерируется двумя акустическими источниками. Энергия первого источника сосредоточена около основной частоты (4 кГц). Характеристика частотной модуляции проста — частота медленно нарастает. Энергия второго источника сосредоточена в широком диапазоне частот за счет глубокой частотной модуляции — от 2—3 до 9—10 кГц. Как и в ранее описанных случаях [Никольский, 1975, 1976], одновременную работу двух акустических источников можно обнаружить по независимо-временной характеристике модуляции частоты. Составляющие 1 и 2 (рис. 57, *в*) имеют различную крутизну в общих частотно-временных координатах.

Важно обратить внимание на очень глубокие различия между сигналами европейского и малоазийского сусликов, которых сравнительно недавно считали подвидами европейского [Громов и др., 1963], продолжая сближать и в более поздних работах [Ляпунова и др., 1978; Жолнеровская, Воронцов, 1978]. Поскольку основная область распространения этих видов находится за пределами Советского Союза, мы не имеем возможности исследовать географическую изменчивость их сигналов. Но, учитывая принципиальные различия особенностей спектра, трудно допустить, что в данном случае мы наблюдаем крайние формы географической изменчивости.

S. musicus. Сигнал горного кавказского суслика представляет собой короткие звуки с максимумом энергии в области основной частоты (около 4 кГц). Частота нарастает в начале импульса (рис. 57, *з*). Обычно хорошо выражена вторая гармоника, но, кроме того, почти во всех случаях в конце импульса имеется короткий участок с очень быстрым нарастанием частоты. Эта составляющая, скорее всего, гомологична началу составляющей 2 сигнала малоазийского суслика. Об этом говорит как его положение на временной оси, так и крутизна характеристики частотной модуляции.

S. rugmaeus. Прежде всего, следует отметить, что в сигнале всех исследованных популяций малого суслика наиболее обычны импульсы, спектр которых мало отличается от спектра сигнала горного кавказского суслика (рис. 57, *д*). Однако в разных импульсах сигнала одной особи составляющая 2 может быть выражена не только в разной степени, но и вовсе отсутствовать, как показано, например, на рис. 57, *д*, 1. Оказалось, что составляющая 2 от-

сутствует в более коротких звуках. Это позволяет предположить, что составляющие 1 и 2 сигнала малоазийского суслика действительно гомологичны тем же составляющим сигналов малого и горного кавказского, которые не сложно "вывести" из сигнала малоазийского, если сократить длительность последнего, как показано на рис. 57, в прямой 00. Значительное сходство сигналов малого и горного кавказского сусликов вполне согласуется с общепринятым представлением о них как о близких видах. По мнению, например, Н. Н. Воронцова и Е. А. Ляпуновой [1969], горный кавказский суслик является «дериватом» малого.

S. alaschanicus. В сигнале алашанского суслика, как и в сигнале малого, присутствие второй составляющей не обязательно, но она обычна (рис 57, е). Энергия сосредоточена в области основной частоты (3—4 кГц). Интересно, что сигнал этого вида вполне идентичен сигналу малого суслика не только особенностями спектра, но и ритмической организацией, которая у обоих видов, как показано выше, представляет собой серии быстро следующих импульсов. Сходство ритмических организаций может быть в данном случае следствием параллельной эволюции, поскольку оба вида населяют районы с постоянно высокими скоростями ветра. Однако сходство характеристик частотной модуляции, возможно, вызвано генетической близостью. В связи с этим необходимо обратить внимание, на то, что ритмическая организация сигнала желтого суслика по тем же причинам (защита от помех) идентична ритмической организации сигнала малого, но характеристики частотной модуляции этих двух видов сильно различаются. *S. erythrogyrus*. Для сигнала краснощекого суслика из восточных и северо-восточных районов ареала характерны нарастание частоты в начале импульса, немодулированная средняя часть и понижение частоты в конце до исходного уровня (рис. 57, ж). Подобная характеристика обнаружена в сигнале шести особей из Новосибирской обл. и четырех — из Восточно-Казахстанской. В то же время частотная модуляция сигнала трех особей из последнего района имеет несколько иную характеристику (рис. 57, ж1). В первой половине импульса частота медленно нарастает, во второй — быстро нарастает и так же быстро падает. Аналогичной описанной выше оказалась и характеристика частотной модуляции сигнала сусликов из Казахского мелкосопочника, Зайсанской котловины и с территории Монголии. Различия состоят лишь в том, что в сигнале трех последних глубже частотная модуляция. Во всех случаях энергия немодулированной, начальной части импульсов сосредоточена около 5—6 кГц. В глубоко модулированных сигналах частота поднимается до 7—8 кГц. Первая гармоника выражена плохо или не выражена совсем.

С другой стороны, характеристика частотной модуляции сигнала краснощекого суслика с хребта Алтын-Эмель (4 особи) заметно выделяется своей спецификой, причем ситуативные изменения не выходят за рамки локальной специфики. В начале импульса частота быстро нарастает с 5—6 до 8—10 кГц, а затем

следует почти немодулированная более длительная часть, после которой частота быстро достигает исходного уровня (рис.57). Предварительно следует заметить, что эту форму выделяют или в подвид краснощекого суслика *S. erythrognys carruthersi* Thomas (1912) [Громов и др., 1965], или в подвид среднего *S. intermedius carruthersi* Thomas (1915) [Слудский и др., 1969].

S. major. Для длительного крика рыжеватого суслика характерны почти немодулированное начало, глубокая модуляция частоты в средней части импульса и очень медленное понижение частоты в конце (рис. 57, *u*). Основная энергия немодулированной частоты сосредоточена около 3 кГц. В модулированной части частота достигает 4,5—5 кГц. Как правило, хорошо выражена первая гармоника. Сигнал рыжеватого суслика на слух легче опознать, чем сигнал остальных видов. Помимо перечисленных особенностей сигнал этого вида отличается очень большой длительностью, достигающая 400 мс.

S. fulvus. В начале сигнала желтого суслика частота медленно нарастает, после чего скорость нарастания быстро увеличивается и примерно с такой же скоростью частота затухает в конце сигнала. Основная энергия сосредоточена в области от 3—4 до 5 — 6 кГц. Гармоники выражены плохо или отсутствуют (рис. 57, *к*)

S. dauricus. Сигнал даурского суслика мало отличается от сигнала краснощекого из Казахского мелкосопочника, Зайсанской котловины и с территории Монголии (рис. 57, *л*). Характеристика частотной модуляции даурского суслика имеет лишь более плавные очертания в точках перегиба.

S. relictus. Начало сигнала реликтового суслика слабо модулировано, но в конце его частота быстро нарастает и так же быстро падает. Основная энергия сосредоточена в диапазоне 8—10 кГц (рис. 57, *м*). Однако сигнал реликтового суслика подвержен значительным ситуативным изменениям. На рис. 57, *м*, *1* показана сонограмма крика в момент ухода суслика в нору. Частота в этом случае быстро падает от начала импульса к концу. Кроме того, нередко каждый импульс заканчивается очень короткими звуками, напоминающими скрип. На сонограммах они выглядят небольшими пятнами неопределенной формы.

Следует заметить, что характеристика частотной модуляции сигнала сусликов с Терской-Алатау сильно отличается от только что описанной характеристики. Частота сигнала не периодически колеблется около среднего значения, а характеристика частотной модуляции принимает самые причудливые формы (рис. 57, *н*, *н1*). Энергия сосредоточена около 8 кГц. Как указывалось выше, вопрос о видовой самостоятельности исык-кульского суслика, которому принадлежит популяция с Терской-Алатау, остается открытым. Полученные нами результаты подтверждают точку зрения тех авторов, которые считают исык-кульского суслика самостоятельным видом.

S. undulatus. В коротком, широкополосном, с негармонической структурой спектра сигнале азиатского длиннохвостого су-

лика основная энергия сосредоточена в области 2—6 кГц (рис. 57,в).

S. parvif. Спектр сигнала арктического длиннохвостого суслика очень сходен со спектром сигнала предыдущего вида, но в отличие от него для первых в серии импульсов сигнала арктического суслика характерна гармоническая структура спектра с основной частотой 1,5—1,8 кГц. В последующих импульсах гармонические составляющие, как правило, не выражены и мало отличаются от импульсов сигнала предыдущего вида (рис. 57, и). Сходство сигналов длиннохвостых сусликов вполне соответствует представлению об их систематической близости. В разделе, посвященном мотивационно-типологическим градиентам, уже обращалось внимание на обособленное систематическое положение длиннохвостых сусликов — мигрантов с Северо-Американского материка [Воронцов, Ляпунова, 1969]. В отличие от короткохвостых сусликов их сигнал, имеющий, вероятно, иное происхождение, отличается присутствием шумовой компоненты. Основу видовой специфики сигнала короткохвостых сусликов составляет характеристика частотной модуляции. В отличие от хомякообразных и пищух в сигнале сусликов утрачена функциональная связь между частотой и длительностью, что позволяет независимо варьировать оба эти параметра. Потеря функциональной связи, несомненно, прогрессивный этап в эволюции звуковых реакций, так как появляется возможность для неограниченного модулирования частоты. Частотная модуляция представляет собой простой и надежный принцип формирования видовых опознавательных признаков, особенно если это касается передачи экстренных сообщений на большие расстояния. Он исключает необходимость построения длинных строф, так как вся информация о видовой принадлежности особи может быть заложена в одном звуке. Независимо от того, какая из гармоник подавляется при передаче сигнала и вообще каково энергетическое соотношение спектральных составляющих, опознавательные свойства сигнала сохраняются именно благодаря своеобразию частотной модуляции. Кроме того, этот принцип удобно использовать в разновозрастных популяциях, где сильно развита индивидуальная изменчивость голоса, который у молодых животных выше, чем у взрослых. Здесь опять же, несмотря на значительные частотные различия, видовая специфика сохраняется, поскольку не меняется рисунок модуляции частоты. С этой точкой зрения не согласны Мовчан и Коробкова [1981]. По их мнению, характер частотной модуляции в коротких сигналах может быть носителем информации. Мнение Мовчана и Коробковой основано, прежде всего, на том, что у арктического суслика ими обнаружены большие дифференциальные пороги по частоте, равные 2,5 кГц при длительности сигнала 40 мс. Поэтому, считают авторы, более вероятный способ частотного различия звуковых реакций сусликов — определение животными значений спектральных максимумов в сигналах. Однако это заключение нам кажется

преждевременным. Во-первых, для подобной трактовки полученных результатов неудачно выбран объект исследования, так как предупреждающий об опасности сигнал арктического суслика построен по иному принципу, чем тот же сигнал короткохвостых сусликов Евразии. Во-вторых, у большинства видов сусликов длительность сигнала заметно больше 40 мс, что имеет существенное значение, так как увеличение длительности приводит к понижению дифференциальных порогов по частоте. Эту важную закономерность Мовчан и Коробкова еще раз убедительно подтвердили в своей работе: при увеличении длительности стимула в 5 раз (200 мс) дифференциальные пороги по частоте у арктического суслика оказались меньшими в 25 раз (100 Гц). И наконец, обсуждая полученные результаты, Мовчан и Коробкова не учитывали, что на восприятие частотно-модулированных сигналов может влиять не только разность между верхним и нижним значениями частоты, но и целый ряд других параметров, имеющих отношение к изменению частоты во времени. Кроме того, авторы считают (с. 1838), что «заключение информации о видовой специфике в сигналах «предупреждения об опасности», которые имеют сигнальное значение и для других видов животных...вообще биологически не оправдано». Это, нам кажется, ошибочная точка зрения. Авторы не учитывают, что для других видов сигнальная значимость гетероспецифичных поведенческих реакций представляет собой вторичное явление. В своих рассуждениях они исходят из ложного представления о том, что предупреждающий об опасности сигнал сусликов адекватно и широко используют многие виды птиц и млекопитающих, входящие с сусликами в одни и те же биоценозы. Это мнение сильно преувеличено, хотя давно уже бытует в зоологической литературе. Рассуждая подобным образом, авторы должны допустить отсутствие у сусликов врожденной способности опознавать предупреждающий об опасности сигнал своего вида или же врожденную способность у других видов опознавать предупреждающий об опасности сигнал сусликов. И то и другое вряд ли возможно и, во всяком случае, еще ни кем не было показано.

Характерно, что типологические комплексы сигнала сусликов имеют вполне определенные пространственные границы, в общих чертах соответствующие четырем типологическим группам. Наглядное представление об этом дает рис. 56, где на карте Советского Союза и Монголии показано пространственное распространение наиболее обычных вариантов сигнала.

На западе это относительно длинные, слабомодулированные звуки европейского и крапчатого сусликов, на востоке — сигналы длиннохвостых. Их короткая длительность и шумовой спектр представляют прямую противоположность сигналу двух предыдущих видов. Казахстан, Среднюю Азию и Монголию населяют виды, сигналы которых отличаются гармонической структурой спектра и в большинстве случаев значительной глубиной частотной модуляции. Все три группы пространственно изолированы между собой.

Для сигнала четвертой группы, в которую входят малоазийский, горный кавказский, малый и алашанский суслики, характерно присутствие двух спектральных составляющих, отражающих одновременную работу двух акустических источников. Пространственные границы этого комплекса также достаточно определены, за исключением ареала алашанского суслика, обособленного от типологической группы. Обособленный ареал этого вида представляет собой, скорее всего, вторичное явление. Можно указать, например, что у алашанского и малого сусликов общие соседи по ареалу, такие, например, как большая песчанка или сайгак. Ареал данной группы перекрывается с ареалом предыдущей, но это относится только к распространению малого суслика. Его ареал в значительной степени перекрывается ареалом желтого и отчасти большого и краснощекого сусликов [Громов и др., 1965]. Распространение малого суслика знаменательно тем, что это единственный случай значительной симпатрии сусликов Евразии. Во всех остальных случаях не перекрываются ареалы не только типологических групп, но и отдельных видов, образуя на границах лишь узкие зоны контакта. Аллопатрия ареалов типологических групп и отдельных видов служит косвенным подтверждением того, что видовая специфика сигнала сформировалась вследствие географического видообразования. О том же говорят и пространственные градиенты межвидовой изменчивости, которые в некоторых случаях носят характер ступенчатых клин.

Так, сигнал арктического суслика отличается от сигнала соседа по ареалу — азиатского длиннохвостого только присутствием в первом звуке гармонической составляющей. Видовая специфика сигнала длиннохвостых сусликов подтверждается в популяциях, разделенных многими сотнями километров (см. рис, 50).

Ступенчатую клину изменчивости сигнала можно предположить и в ряду малоазийских суслик, горный кавказский, малый и алашанский. Признаки сигналов первого и последнего видов являются крайними членами этого ряда. Их ареалы аллопатричны, а границы у первых трех видов почти соприкасаются. Обособленность ареала алашанского суслика обсуждалась выше. Набор видов в этом ряду с традиционной точки зрения выглядит неожиданным, но приходится иметь в виду, что взаимоотношения сусликов далеко не ясны. Например, алашанского суслика сближают с даурским Allen, 1940], длиннохвостым [Банников, 1954], реликтовым Строганова, Чжу Динь, 1961], европейским и малоазийским (Орлов, Даваа, 1975]

Интересны также пространственно-типологические взаимоотношения сигнала краснощекого суслика с сигналом даурского. Ареалы этих видов аллопатричны, соприкасаясь на территории Монголии [Банников, 1954], а сигналы, как было показано выше, различают не сильно. Не исключено, что особенности характеристики частотной модуляции сигнала краснощекого и даурского сусликов представляют единый ряд клинальной изменчивости, ко-

торый, вероятно, носит ступенчатый характер. На карте (см. рис. 56) показаны характеристики частотной модуляции сигнала из разных популяций краснощекого суслика с территории Советского Союза и Монголии и даурского с крайней северной части его ареала. Можно предположить, что единый ряд клинальной изменчивости сигнала краснощекого и даурского сусликов начинается на северо-западе Салаирского кряжа и с юга дугой охватывает Алтай, Хангай и Хэнтэй. Пространственная изменчивость состоит в том, что с севера на юг, а затем с запада на восток увеличивается глубина частотной модуляции. Обособленное положение и этом ряду занимают признаки сигнала джунгарского суслика (*C. erythrogeus carruthersi*), систематическое положение которого, как отмечалось, окончательно не установлено. В связи с этим можно заметить, что обособленному положению признаков сигнала джунгарского суслика соответствует его вполне определенная географическая изоляция. По данным А. А. Слудского с соавторами [1969], подвид населяет предгорные и высокогорные районы (1500—2100 м над ур. м) Джунгарского Алатау, бассейн р. Лепсы, окрестности Алакульской котловины. Ареал этого подвида представляет собой, таким образом, полуизолят, расширению которого на севере и востоке препятствуют озера Балхаш, Сассыколь и Алаколь, на юге — хребет Джунгарский Алатау, на западе — р. Или.

Все вместе — аллопатрия ареалов и межвидовые ступенчатые клины — свидетельствует о том, что формирование видовой специфики признаков звукового, предупреждающего об опасности сигнала у сусликов Евразии связано в значительной степени с географическим видообразованием. Этот процесс в определенной степени аналогичен процессу географической изменчивости брачных криков настоящих оленей, где, как указывалось выше, подвидовые признаки сигнала являются, скорее всего, производной взаимодействия процесса расширения ареала с длительными периодами изоляции.

Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразии

Как и у сусликов, спектральные особенности предупреждающего об опасности сигнала сурков видоспецифичны [Никольский, 1969, 1976]. Типология их сигнала вполне соответствует современным представлениям о составе рода *Marmota*, а отдельные ее детали отражают некоторые дискуссионные моменты межвидовых отношений в группе. Таким образом, признаки сигнала коррелируют с морфологическими признаками, которые в основном и послужили материалом для изучения систематических взаимоотношений сурков.

Большинство специалистов выделяют на территории Евразии восемь видов (*Marmota bobac*, *M. baibacina*, *M. sibirica*, *M. camtschatica*, *M. caudata*, *M. menzbieri*, *M. himalayana*, *M. marmota*) и

в Северной Америке шесть (*M. broweri*, *M. caligata*, *M. vancouverensis*, *M. olympus*, *M. flaviventris*, *M. monax*).

В Евразии ареал сурков протянулся от Альп до берегов Тихого океана; видовые ареалы аллопатричны [Громов и др., 1965]. Некоторые виды образуют узкие зоны гибридизации, которые, как у серого сурка и байбака, являются следствием вторичных контактов [Капитонов, 1956].

Для анализа видовой специфики сигнала европейских сурков просмотрены сонограммы звуковых реакций всех видов, за исключением гималайского сурка. Основу материала составляют сурки фауны СССР и Монголии.

Ниже перечислены виды (римские цифры), районы (арабские цифры) и время записи и указано число особей (n), сонограммы звуковых реакций, которых просмотрены. Номера районов соответствуют номерам точек на карте (рис. 58).

I.1. *M. bobas*, степной сурок. Ворошиловградская обл., Меловский р-н, Байбаковский заповедник АН УССР. Июнь 1969. n=15. 2. Саратовская обл., Саратовский р-н, окрестности пос. Ново-Алексеевка. Май 1973. n=2. 3. Саратовская обл., Озинский р-н, земли совхоза «Маяк революции». Май 1973. n=14. 4. Оренбургская обл., Светлинский р-н, земли совхоза «Светлый», Май 1968. n=1. 5. Карагандинская обл., Ульяновский р-н, окрестности пос. Семиз-Бугы. Май-июнь 1979. n=15.

II. *M. baibacina*, серый сурок. 1. Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, горы Кент. Май-июнь 1979. n=15. Ia. Горы Кошубай, 40 км южнее предыдущей точки, n=15. 2. Алтайский край, Красногорский р-н, окрестности р. Березовки. Июнь 1972. n=1. 3. Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окрестности пос. Ташанта. Май 1972. n=8. 4. Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окрестности пос. Кумень. Август 1973. n=1. 5. Алма-атинская обл., окр. Большого Алма-Атинского оз. Август 1965. n=10.

III. *M. sibirica*, тарбаган. 1. Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н. Июль-август 1973. n=10. 2. МНР, Хэнгэйский аймак, окрестности сомона Бат-Ширэт. Июль 1975. n=14. 3. МНР, Гоби-Алтайский аймак, хребет Хасагт-Хайрхай. Июль, 1978. n=8. 3. МНР, Центральный аймак, окрестности сомона Ундэр-Ширэт. Июль 1975. n=6. 5. МНР, Архангайский аймак, окрестности сомона Тэвшрулэх. Август 1975, n=5. 6. Бурятская АССР, Улан-Удэнский р-н, окр. пос. Инзагатуй. Июль 1973. n=7.

IV. *M. samtschatica*, черношапочный сурок. 1. Бурятская АССР, Баргузинский заповедник. Июль 1973. n=2. 2. Камчатская обл., мыс Шипунский. Июль 1973. n=6.

V. *M. caudata*, красный сурок. 1. Киргизская ССР, Таласский р-н, ущелье Калба. Август 1974. n=3. 2. Киргизская ССР, Ошская обл., верховье р. Тар (Алайку). Июль 1974. n=8. 3. Киргизская ССР, Ошская обл., Алайский и Заалайский хребты, Алайская долина. Август 1966. n=10. 4. Таджикская ССР, Горно-Бадахшанская АО, Северо-Аличурский и Южно-Аличурский хребты. Июнь-июль 1973. n=6.

VI. *M. menzbieri*, сурок Мензбира. 1. Узбекская ССР, Чаткальский горно-лесной заповедник. Июнь 1974. n=3.

Типичные сонограммы сигналов перечисленных выше видов представлены на рис. 59. Спектр сигнала каждого вида отличается специфическим комплексом признаков. *M. bobas*. Сигнал степного сурка характеризуют два основных признака (рис. 59, 2): наличие двух спектральных составляющих и специфическая модуляция одной из них (высокочастотной). Первая, низкочастотная компонента (или составляющая) обнару-

жена в 42 из 44 просмотренных сонограмм. Эта составляющая обычно имеет гармоническую структуру спектра. Основная частота 200—300 Гц. Но число гармоник сильно варьирует — от 1 до 17.

Чаще удается выявить 2—4. Иногда спектр «размыт» и выглядит как узкополосный шум. Основная энергия компоненты сосредоточена около 1 кГц. Вторая, высокочастотная составляющая отличается асимметричной характеристикой частотной модуляции: частота нарастает в более узком диапазоне, чем затухает. Максимальная частота и основная энергия сигнала сосредоточены около 4 кГц. Попутно интересно отметить, что наличие двух спектральных составляющих в сигнале степного сурка создает характерный фонетический рисунок, давно подмеченный натуралистами, и передаваемый ими как звук «ку-пи».

M. baibacina. Сигнал серого сурка характеризуют те же два основных признака — наличие двух спектральных составляющих и специфическая модуляция высокочастотной компоненты (рис. 59, 2). Низкочастотная компонента обнаружена на всех 50 сонограммах. По всем параметрам она практически не отличается от той же составляющей предыдущего вида. Но, как уже говорилось, в отличие от сигнала степного сурка временной разрыв между низко- и высокочастотной компонентами у северного сурка обычно меньше. Главный видоспецифический признак сигнала состоит в характере модуляции высокочастотной составляющей. Асимметрия характеристики частотной модуляции этой компоненты у серого сурка прямо противоположна таковой у степного: нарастание частоты отличается более широким диапазоном по сравнению с затуханием. Максимальная частота и основная энергия сигнала сосредоточены около 3, редко 3,5 кГц, т. е., доминантная частота сигнала у серого сурка заметно; ниже, чем у степного.

M. sibirica. Те же две компоненты характеризуют и сигнал тарбагана. Но в отличие от предыдущих видов низкочастотная компонента по времени полностью или частично совпадает с высокочастотной (рис. 59, 3). Асимметрия характеристики частотной модуляции высокочастотной компоненты почти идентична той же характеристике сигнала серого сурка, но сама характеристика более крутая, а ее ветви меньше различаются. Из-за отсутствия временного разрыва между низко- и высокочастотной составляющими фонетический рисунок звуковой реакции тарбагана в литературе передают звуком «ханьк». Максимальная частота и основная энергия сигнала сосредоточены около 4 кГц.

Подробнее типологические взаимоотношения сигнала сурков «группы *vobac*» будут обсуждаться ниже, сейчас же целесообразно заметить, что все три вида объединяет наличие низкочастотной компоненты, что подтверждает мнение большинства авторов об их близости. Но вместе с тем видовая специфика признаков сигнала выражена совершенно определенно. У степного и серого сурков она состоит, прежде всего, в специфической асимметрии характеристики модуляции высокочастотной компоненты, а у тарбагана — и в отсутствии временного разрыва между двумя спектральными составляющими.

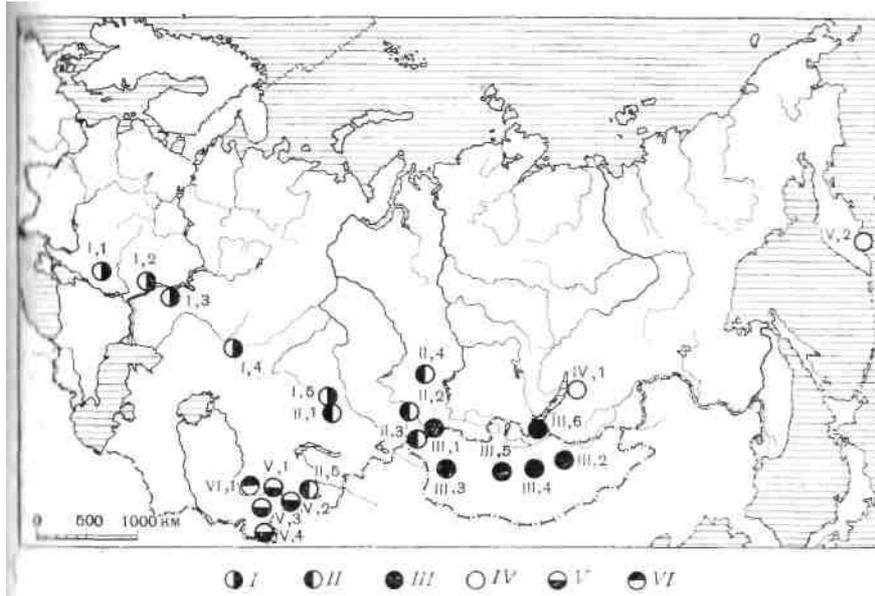


Рис. 58. Районы записи предупреждающего об опасности сигнала сурков Виды: I — степной сурок; II — серый; III — тарбаган; IV — черношапочный сурок; V — красный; VI — сурок Мензбира. Конкретные географические районы, перечисленные в тексте, обозначены арабскими цифрами

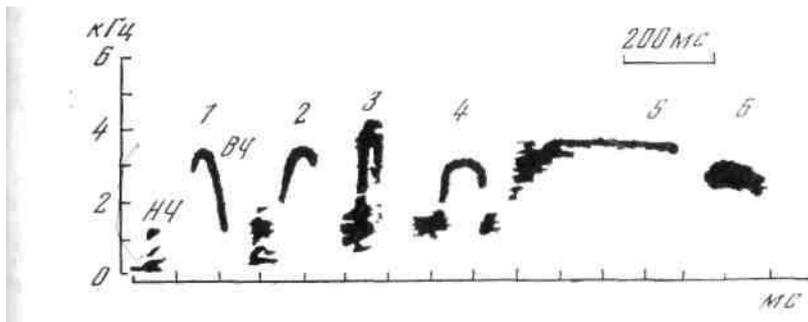


Рис. 59. Сонограммы предупреждающего об опасности сигнала сурков Виды: 1 — степной сурок; 2 — серый; 3 — тарбаган; 4 — черношапочный; 5 — сурок Мензбира; 6 — красный; нч — низкочастотная компонента; вч — высокочастотная компонента

M. samtschatica. Для сигнала черношапочного сурка также характерно наличие двух спектральных составляющих, но низкочастотная компонента выражена хуже, чем у предыдущих видов, и в отличие от их сигнала иногда наблюдается как в начале, так и в конце импульса (рис. 59, 4). Характеристика модуляции высокочастотной компоненты обычно симметрична, но возможна и асимметрия, при которой (так же как у серого сурка и у тарбагана) частота нарастает в более широком диапазоне, чем затухает.

M. menzbieri. Сурок Мензбира среди всех палеарктических видов выделяется, прежде всего, большой длительностью сигнала (рис. 59, 5). Средняя длительность импульсов 17 особей 618 ± 137 мс. Для начала импульса характерна низкочастотная компонента, но в отличие от предыдущих видов ее энергия сосредоточена в более высоком диапазоне частот. Модуляция высокочастотной составляющей выражена слабо. Основная энергия сигнала сосредоточена в диапазоне от 3,5 до 4 кГц.

M. caudata. Выше, при обсуждении географической изменчивости сигнала красного сурка, было показано, что для него характерна глубокая модуляция амплитуды. Этого признака нет ни у одного из исследованных видов, включая и американские. Поэтому основным видоспецифическим признаком следует считать амплитудную модуляцию. В отличие от предыдущих видов в сигнале красного сурка отсутствует низкочастотная компонента. Спектр простой (рис. 59, 6), но ширина полос может быть довольно значительной. Наблюдается большая популяция — частота несколько понижается от начала импульса к его концу. Основная энергия сосредоточена, в области 3 кГц.

Сигнал красного сурка наиболее сильно уклонился от совокупности признаков сигнала остальных пяти видов. Значительная этологическая дивергенция, прежде всего, хорошо согласуется с распространением вида исключительно в горных странах, что, конечно, усугубляло в прошлом его изоляцию. Красные сурки населяют горные и высокогорные районы от Северо-Западной Индии, Афганистана и Пакистана до Среднеазиатских республик (преимущественно Киргизии и Таджикистана) включительно [Громов и др., 1965]. В Таджикистане, например, сурки селятся от 1350 до 4 800 м над ур. м [Давыдов, 1974].

Кроме того, высокий уровень видовой специфики сигнала хорошо согласуется с видоспецифическим комплексом морфологических признаков, анализ которых привел И. М. Громов с соавторами [1965] к заключению, что вид стоит особняком среди палеарктических сурков.

Высокий уровень видовой специфики обнаружен и в сигнале сурка Мензбира. Большая длительность криков и слабая частотная модуляция резко выделяют его из группы евразийских видов. Но такие же длительные крики описаны и у американского седого сурка [Waring, 1966; Taubman, 1977]. Сходство сонограмм сигнала обоих видов (рис. 60) проявляется даже в деталях модуляции. Однако есть и существенное различие: для сурка Мензбира характерна низкочастотная компонента. Среди палеарктических видов она отсутствует только в сигнале красного и европейского сурков. Но сигнал красного сурка, как было показано выше, сильно уклонился от сигнала остальных видов, а отсутствие низкочастотной компоненты в сигнале европейского хорошо согласуется с его близостью к американским видам [Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Raush, 1953; Громов и др., 1965; Бибииков, 1967].

Сходство сигналов сурка Мензбира и седого сурка, скорее всего, следствие параллельной эволюции. В предыдущей главе мы обращали на это внимание, предполагая, что большая длительность связана у них с повышением помехозащищенности сигнала в изолированных поселениях. Правда, И. М. Громов с соавторами [1965] все-таки сближают сурка Мензбира с седым.

Ареал сурка Мензбира ограничен хребтами Западного Тянь-Шаня—Таласским, Чаткальским и Кураминским [Громов и др., 1965], где он распространен от 2200 до 3500 м над ур. м. Ископаемые остатки этого вида неизвестны, а его систематическое положение изучено недостаточно. Можно лишь констатировать, что обособленному положению вида вполне соответствует высокий уровень видовой специфики звукового сигнала.

Среди сурков Голарктики особое место занимает черношапочный сурок. В последние годы его систематическое положение активно дискутируется в связи с проблемой амфиберингийских связей.

Ареал черношапочного сурка проходит, прерываясь, через всю Восточную Сибирь—от Баргузинского хребта до берегов Тихого океана, где его ближайшими соседями по ту сторону Берингова, пролива являются *M. broweri* и *M. caligata* [Воронцов и др., 1969], вокруг которых сосредоточена дискуссия. *M. broweri* прежде считали подвидом американского седого сурка (*M. caligata*), и только в 1965 г. была доказана его видовая самостоятельность [Rausch, Rausch, 1965].

Е. А. Ляпунова и Н. Н. Воронцов [1969, с. 39] считают, что кариотип черношапочного сурка указывает на близость с американскими сурками. По их мнению, черношапочный сурок, скорее всего, произошел «от сурков, близких к *M. caligata*... и представляет результат, по крайней мере, второй (раннеплейстоценовой?) миграции американских сурков через Берингийский мост». Они считают «доказанным на основе строения кариотипов, что этот вид не связан с *M. sibirica*...».

Рауши [Rausch, Rausch, 1971] не сближают черношапочного сурка с *M. broweri*, который, по их мнению, дериват «группы *caligata*». С другой стороны, по мнению Гоффмана с соавторами [Hoffmann et al., 1979], *M. broweri* является недавним дериватом черношапочного сурка. Они объединяют эти два вида в группу, противопоставляя их группе, состоящей из трех американских видов: *M. caligata*, *M. olympus*, *M. vancouverensis*.

Данные иммуногенетического анализа показали, что черношапочный сурок имеет черты сходства с американским лесным сурком (*M. monax*) и с тарбаганом [Жолнеровская, 1979], т. е. оказывается промежуточным между евразийскими и американскими видами.

Промежуточное положение черношапочного сурка подтверждают и морфологические методы анализа. Так, И. М. Громов с соавторами [1965] обращают внимание на близость черношапочного сурка к *M. broweri* (*M. caligata broweri*) и, кроме того, ука-

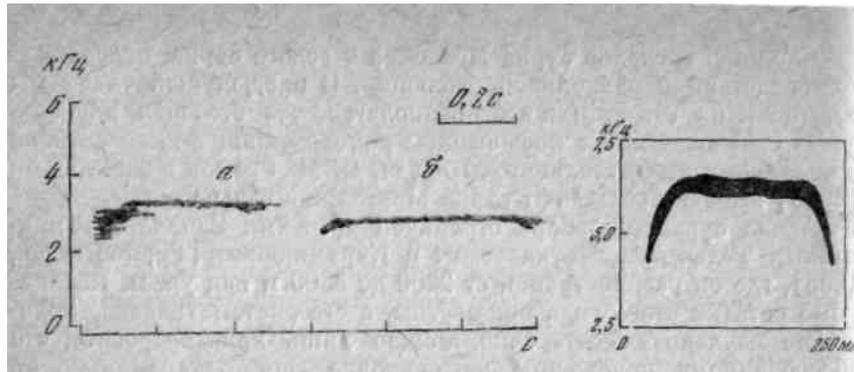


Рис. 60. Сонограммы предупреждающего об опасности сигнала сурка Мензбира (а) и американского седого сурка (б)

Рис. 61. Сонограмма предупреждающего об опасности сигнала олимпийского сурка (по неопубликованным материалам D. Barash)

зывают, что камчатский сурок через *M. sibirica* связывает «группу bobac» с «группой marmota». Д. И. Бибиков [1967, с. 49] также связывает черношапочного сурка с евразийскими и американскими видами. По его мнению, черношапочный сурок сходен с тарбаганом, а «исходная для черношапочного сурка форма, жившая, вероятно, где-то в горах Южной Сибири, в районе Байкала, проникла на северо-восток и достигла северо-западной оконечности Аляски».

Несмотря на разногласия в деталях, разные авторы сходятся на том, что черношапочный сурок оказывается промежуточной формой между евразийскими и американскими видами. Признаки звукового сигнала подтверждают эту точку зрения. Прежде всего, сигнал черношапочного сурка совершенно определенно сходен с сигналом сурков «группы bobac», на что указывает присутствие низкочастотной компоненты, обязательной в сигнале степного сурка, серого и тарбагана. Но в отличие от этих видов характеристика частотной модуляции высокочастотной компоненты почти симметрична, с одинаково широкой полосой как в нарастающей, так и в затухающей фазе модуляции, что более характерно для олимпийского сурка *M. olympus* (рис. 61). К сожалению, я не располагаю достаточно полными сведениями о признаках сигнала американских видов, а материал по черношапочному сурку явно недостаточен для исчерпывающего заключения. Однако имеющиеся данные говорят о том, что признаки его сигнала все-таки ближе к сигналу евразийских видов, чем американских. В связи с этим интересна точка зрения А. Г. Банникова [1954], который включил в «группу bobac» и черношапочного сурка. Это мнение выглядит весьма логично, если учитывать особенности распространения данных видов. Однако нельзя согласиться с Банниковым, что все четыре вида «несомненно, составляют один вид».

Точку зрения Банникова поддержали, но в менее категоричной форме, Н. А. Бобринский с соавторами [1965], Д. И. Бибиков

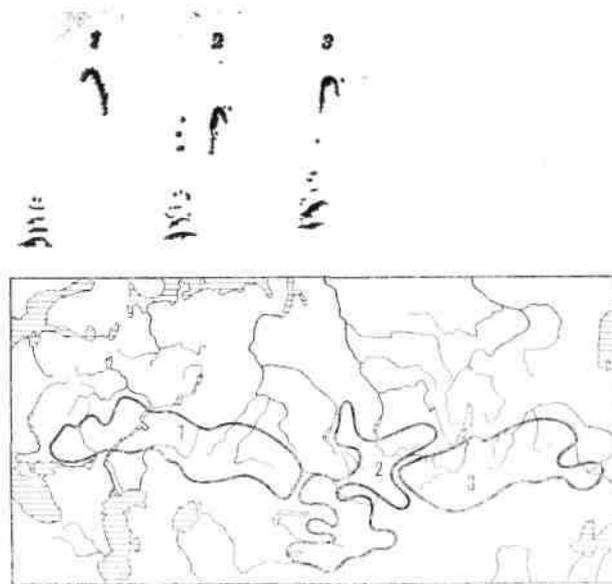


Рис. 62. Граница ареалов и сонограммы предупреждающего об опасности сигнала сурков «группы bobas» 1 — степной сурок; 2—серый; 3 — тарбаган

1967], Штуббе и Хотолху [Stubbe, Chotolchu, 1968], считающие возможным объединить в один вид (*M. bobas*) степного сурка, серого и тарбагана. В настоящее время это мнение непопулярно. Все три формы считаются самостоятельными, хотя и близкими видами. Как было отмечено выше, типология сигнала совершенно определенно отражает последнюю точку зрения.

Но, несмотря на видовую специфику сигнала, сурки «группы bobas» между собой связаны переходами признаков. Если эти переходы спроецировать на ареал группы, то мы получим межвидовые ступенчатые клины (рис. 62): по характеристике частотной модуляции тарбаган ближе к серому сурку; у обоих видов восходящая ветвь характеристики занимает более широкий диапазон частот, чем нисходящая, у степного сурка — наоборот. Вместе с тем нельзя считать, что характеристики модуляции частоты тарбагана и серого сурка идентичны. Они различаются как по скорости модуляции, так и по ее глубине.

По временному интервалу между низко- и высокочастотной оставляющими серый сурок ближе к степному. В сигнале тарбагана временной интервал между компонентами всегда отсутствует. У серого сурка он обычно есть и во многих случаях вполне соизмерим с интервалом в сигнале байбака. Если этот признак описывать для группы в целом, то мы получим следующую картину: в сигнале тарбагана временной разрыв отсутствует, в сигнале серого сурка он есть, но меньше, чем в сигнале степного. Однако

изучение географической изменчивости дает менее определенную картину. Оказывается, что иногда сигналы серого и степного сурков «группы bobac» реализуются только в характеристике модуляции высокочастотной компоненты.

В целом по комплексу признаков сигнал серого сурка занимает промежуточное положение между сигналами байбака и тарбагана, что, скорее всего, отражает особенности формирования группового ареала. Так, Бибииков [1967], объединяя сурков «группы bobac» в один вид, считает, что становление большинства форм этой группы происходило где-то в горах Южной Сибири и Тянь-Шаня. Оттуда сурки расселились в северо-западном (зональные степи Европы) и северо-восточном (до Аляски) направлениях. Там же Бибииков пишет о том, что байбак расселился на запад не ранее середины плейстоцена, а возможно, и в конце его. Р. П. Зими́на и И. П. Герасимов [1970], выдвигая гипотезу о верхнеплейстоценовой экспансии сурков на территории СССР и в прилегающих районах, пришли к выводу, что расселение сурков в перигляциальных условиях верхнего плейстоцена шло с юга и востока на север и запад — из Южной Европы (Средней и Центральной Азии) до обширных перигляциальных лёссовых равнин и плато Русской равнины и далее в Германно-Польской и Венгерской низменностях. Зими́на и Герасимов не исключают существование остаточных очагов плиоценовых сурков на территории Европы, однако, по их мнению, только в более восточных и аридных районах Европы и в частности, в низкогорьях, существовавших в Средней и Центральной Азии, а также в Южной Сибири, общие условия обитания сурков в плиоцене, вероятно, более соответствовали их биологическим особенностям. С этим авторы связывают и более многочисленные находки древних сурков в азиатской части СССР по сравнению с европейской. Наиболее древние миграции сурков Зими́на и Герасимов допускают именно с востока на запад. И только на протяжении последних 9—10 тыс. лет из-за мощной трансгрессии хвойных и широколиственных лесов сурки были оттеснены в континентальные районы на востоке европейской части СССР и в Казахстане. Аналогичную концепцию Зими́на и Герасимов развивают и в другой работе [1971]. По их мнению, расселение сурков, по всей вероятности, шло с юга и востока на север и запад — из районов Южной Евразии (Центральной Азии). Знаменательно, что в своей последующей работе авторы ограничили район расселения сурков Центральной Азией. Таким образом, история ареала сурков, восстановленная Зиминой и Герасимовым и отчасти Бибииковым, говорит о том, что ареал «группы bobac», скорее всего, формировался с востока на запад, т. е. из ареала тарбагана через серого сурка к степному.

В связи с этим заслуживает внимания замечание Зиминой и Герасимова о том, что все современные виды сурков, за исключением тарбагана, ископаемый вид которого (*M. sibirica nekirelovi* Erbaeva) описан для нижнего плейстоцена [Ербаева, 1966], известны только из верхнего плейстоцена.

Принимая изложенную точку зрения, мы приходим к выводу, что межвидовые ступенчатые клины звуковых реакций сурков «группы bobac» вполне отражают историю группового ареала, Согласно которой расселение шло из Центральной Азии (из ареала тарбагана) на северо-запад (в ареал степного сурка) через ареал серого.

В целом для предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразии характерен высокий уровень видовой специфики, хотя Характеристика частотной модуляции и представляет у видов группы bobac» простые варианты \cap -образной кривой. Близость сигнала к исходному типу наиболее заметна в сигнале тарбагана, характеристика модуляции высокочастотной компоненты которого особенно близка к параболической кривой. Но у сурков близость характеристик частотной модуляции к исходному типу вовсе не снижает высокого уровня видовой специфики, чему в значительной степени способствует наличие низкочастотной компоненты. Отсутствие временного разрыва между спектральными составляющими в сигнале тарбагана делает его (сигнал) не менее уникальным, чем асимметрия характеристик частотной модуляции в сигналах серого и степного сурков. Межвидовое типологическое многообразие данной звуковой реакции в такой малочисленной группе, как сурки, удивительно. Это и соотношение спектральных составляющих, и особенности модуляции частоты, и глубокая амплитудная модуляция.

Пространственно-типологические особенности сигнала сурков, как и сусликов, подтверждают влияние географического видообразования на формирование видовых опознавательных признаков. Во-первых, среди сурков Евразии наиболее уникальны звуковые реакции красного сурка и сурка Мензбира — самых высокогорных

видов, находящихся в наибольшей изоляции от своих соседей по ареалу, а во-вторых, градиент межвидовой пространственной изменчивости в «группе bobac» носит характер ступенчатой клины и соответствует наиболее вероятному направлению расширения группового ареала. Изменчивость предупреждающего об опасности сигнала во всех рассмотренных группах позволяет предположить, что стадии его видовой специфики предшествует стадия параллелизмов, соответствующая некоторому уровню поведенческой специализации животных. Так, у менее специализированных хомякообразных, большой песчанки и полевки Брандта, длительность и частота сигнала функционально связаны между собой, исключая тем самым возможность варьирования характеристик частотной модуляции. У этих видов, вероятно, отсутствуют нервные механизмы регуляции, позволяющие формировать иную характеристику модуляции частоты в данном сигнале. У пищух функциональная связь между длительностью и частотой разрушена не полностью и не у всех видов.

С другой стороны, в высокоспециализированной группе наземных беличьих, у сурков и сусликов, видовой специфика сигнала

выражена вполне определенно, причем не только в особенностях частотной модуляции (у сусликов), но и в соотношении спектральных составляющих (у сурков). Это приводит к выводу о том, что видовая специфика признаков сигнала является одним из показателей специализации, характеризуя ее так же, как, например, особенности внешней морфологии. Но остается неясным, каковы эволюционные механизмы этого процесса. Факты говорят о том, что видовая специфика признаков звуковых сигналов связана, скорее всего, с географическим видообразованием, получая, возможно, в условиях симпатрии дальнейшее развитие.

Как было показано выше, ареалы всех видов сурков Евразии аллопатричны. Ареалы сусликов преимущественно аллопатричны. Исключение составляет лишь ареал малого суслика, перекрывающий частично область распространения еще трех видов. Во всех остальных случаях это узкие зоны вторичных контактов.

Пространственная межвидовая изменчивость сигналов некоторых видов носит характер ступенчатых клин, которые могут быть функцией двух взаимосвязанных процессов — процесса расширения ареала и длительной изоляции. Этот механизм вполне аналогичен географической изменчивости и, по всей вероятности, представляет то же явление, но на более высоком уровне таксономической дифференциации.

Примечателен и имеет принципиальное значение тот факт, что высокий уровень видовой спецификации обнаружен в сигнале, не имеющем прямого отношения к репродуктивному поведению (предупреждение об опасности). Традиционно видовую специфику поведенческих демонстраций связывают с этологической изоляцией, делая главный акцент на прекопуляторном поведении. На самом же деле (по крайней мере, у млекопитающих) все гораздо сложнее, поскольку судьба популяции и вида в целом не ограничена брачным периодом. Только совместное действие всей разнообразной и сложной системы внутривидовых коммуникативных процессов может обеспечить устойчивость популяций. Мечение территории, забота о потомстве, предупреждение об опасности для популяции не менее важные функции сигналов, чем прекопуляторные демонстрации. Из этого следует, что отбор, вероятно, направлен не только, а скорее не столько на межвидовую изоляцию, сколько на внутривидовую интеграцию. Это следует также из того, что динамика численности определяется двумя факторами — рождаемостью и смертностью (или выживаемостью, как обратная сторона того же явления). Если сигналы прекопуляторного поведения ответственны преимущественно за первый фактор, то все прочие демонстрации — за второй. Более того, в сигналах прекопуляторного поведения, призванных, казалось бы, увеличивать численность вида, скрыто противоречие, которое состоит в том, что эти сигналы сопровождаются агрессивными действиями, ведущими нередко к гибели части популяции. Причем далеко еще не доказано, что гибнет худший контингент производителей, хотя (тоже традиционно) считается что это так.

Имеющиеся в литературе данные подтверждают, что у различных видов млекопитающих сигналы, не относящиеся к прекопуляному поведению, отличаются высоким уровнем видовой специфики.

Так, Маршаллы [Marshall, Marshall, 1976] обнаружили устойчивую видовую специфику территориальной песни у 9 видов гиббонов (*Hylobates*), населяющих Яву. При этом они обратили внимание на то, что специфика криков хорошо скоррелирована с окраской животных и что отбор действует в большей степени на самцовую часть территориального дуэта.

В работе, посвященной таксономическим аспектам звуковой активности австралийских морских котиков (*Arctocephalus*), Штирлинг и Варнеке [Stirling, Warneke, 1971] показали, что как призывные крики самок и молодых, так и сигналы угрозы, применяемые при территориальных конфликтах, не всегда связанных с брачным поведением, видоспецифичны по ряду параметров.

Монтгомери и Санквист [Montgomery, Sunkuist, 1974] описали глубокие различия в признаках призывных криков детенышей двух видов ленивцев (*Choloepus hoffmanni*, *Bradypus infuscatus*), совместно населяющих о-в Барро Колорадо. Следует, правда, заметить, что эти виды относятся к разным родам, т. е. общий уровень дивергенции зашел у них очень далеко. Кроме того, как указывалось выше, авторы не исключают связь признаков призывных криков детенышей с акустическими свойствами определенных ярусов тропического леса, занимаемых каждым видом.

У девяти симпатрических видов древесных белок, населяющих леса Габона, Еммонс [Emmons, 1978] обнаружила высокий уровень видовой специфики территориальных и тревожных криков, способствующих внутривидовому опознаванию на большом расстоянии. Эти виды также принадлежат к разным родам (*Protoxerus*, *Epiexerus*, *Aethosciurus*, *Funisciurus*, *Myosciurus*), среди них род *Funisciurus* представлен четырьмя видами.

Список аналогичных примеров можно было бы продолжить, но и так совершенно очевидно, что видовая специфика присуща многим функционально различным акустическим демонстрациям млекопитающих. Сигналы брачного репертуара в этом отношении ничем принципиально не отличаются от остальных акустических демонстраций. Например, в цитированной выше работе Штирдинга и Варнеке [Stirling, Warneke, 1971] показано, что у близких видов южных морских котиков видоспецифичны не только призывные или территориальные крики, но и звуки, включаемые половозрелыми самцами в репертуар брачного поведения. Причем глубина различий тех и других одинакова.

На рис. 63 показаны сонограммы типичных вариантов брачных криков изюбря — *Cervus elaphus xanthopygus* и пятнистого оленя — *C. nippon* (сигналы обоих видов записаны в Приморском крае). Нетрудно заметить, как сильно различаются брачные крики у этих видов. Для криков изюбря характерна большая длительность, низкая частота и неглубокая частотная модуляция. Брачные крики

пятнистых оленей резко выделяются глубокой модуляцией частоты и высоким для такого крупного зверя началом крика, которым в конце переходит в низкий, насыщенный гармониками звук, что делает сигнал пятнистого оленя очень характерным. Ареалы изюбря и пятнистого оленя перекрываются на Дальнем Востоке нашей страны и в Китае. Причем оба вида встречаются в одних и тех же биотопах. Но из этого вовсе не следует, что для объяснения этологической дивергенции в данном случае обязательно привлекать

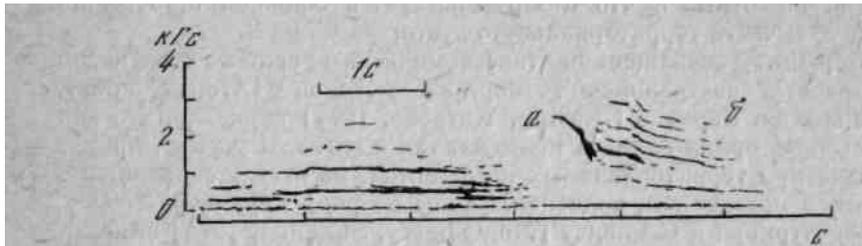


Рис. 63. Типичные сонограммы брачных криков изюбря (а) и пятнистого оленя (б)

поведенческие механизмы изоляции. Значительная часть ареалом изюбря и пятнистого оленей аллопатрична, и, кроме того, географическая изменчивость спектральных и временных характеристик брачных криков настоящего оленя, подвидом которого является изюбрь, вполне соизмерима с межвидовой дивергенцией. Но, как было показано в предыдущей главе, географическая изменчивость брачных криков настоящих оленей связана с историей и структурой ареала, а не с процессами, направленными на создание этологических механизмов изоляции. Более того, настоящие и пятнистые олени гибридизируют не только в искусственных условиях, но и в природе [Миролюбов, 1949; Bartos, Zirovnichy, 1981].

Итак, в процессе этологической дивергенции сигналы брачного репертуара не имеют, вероятно, селективных преимуществ перед другими сигналами, уровень видовой специфики которых может быть очень высок. Главной движущей силой, направляющей процесс формирования видовой специфики акустических демонстраций, является, скорее всего, внутривидовая интеграция, контролируемая стабилизирующим отбором, а не создание межвидовых барьеров. Вторичные контакты приводят, вероятно, в действие движущую форму отбора, лишь ускоряя и углубляя дивергенцию, но не являясь ее первой причиной. Наиболее общие выводы заключаются в том, что, во-первых, высокий уровень видовой специфики присущ многим, а не только прекопуляторным акустическим сигналам млекопитающих; во-вторых, видовую специфику звуковых сигналов можно обнаружить с равной вероятностью как в симпатрических, так и в аллопатрических ареалах.

Параллелизмы в групповом вое волков, шакалов и койотов

Анализ изменчивости предупреждающего об опасности сигнала грызунов и зайцеобразных позволил предположить, что стадии видовой специфики данной звуковой реакции предшествует стадия параллелизмов, соответствующая некоторому более низкому уровню морфоэкологической и поведенческой специализации, вызванной обитанием видов в открытых пространствах и дневным образом жизни. Таким образом, поведенческая специализация является предпосылкой к развитию видовой специфики звуковых реакций. Но поведенческая специализация не обязательно влечет за собой межвидовую дивергенцию. Например, для группового воя волков, шакалов и койотов, представляющего собой высоко-специализированную форму поведения, на межвидовом уровне более характерны параллелизмы, чем видовая специфика. Групповой вой состоит из сложной последовательности звуков закономерным чередованием элементов, каждый из которых отличается определенными спектральными и временными особенностями. В этот поведенческий комплекс вовлекаются семейные группы, состоящие из животных разного пола и возраста. Ему свойственна определенная пространственная, суточная и сезонная динамика. Семейный вой характеризует биологический облик представителей рода *Canis* так же ярко, как, например, предупреждающий об опасности сигнал наземных беличьих или брачные крики оленей.

Семейный вой, как было показано ранее [Никольский, Поярков, 1976, 1981], состоит из трех частей, которые мы назвали модификациями «А», «Б» и «В» (рис. 64).

Модификация «А» представляет собой длительные, протяжные крики. Таких криков обычно 3—5. Их длительность 4—12 с. Модификация «Б» короче, с глубокой, нередко периодической модуляцией частоты. Длительность криков, особенно составляющих модификацию «Б», сокращается от начала серии к ее концу, но в том же направлении увеличивается и глубина частотной модуляции. Число звуков на этой стадии воя тоже обычно 3—5. Эта модификация может быть как продолжением модификации «А», подаваемой инициатором воя, так и началом воя второго взрослого шакала. Но резкой границы между модификациями «А» и «Б» нет. Первая нередко переходит во вторую, как показано на рис. 64, *а*. От обеих модификаций сильно отличается модификация «В».

Ее короткие, глубоко и неопределенно модулированные по частоте звуки воспринимаются на слух как резкие взвизгивания. Их издают щенки и переярки. Спектр всех перечисленных звуков гармонический. Энергия сосредоточена преимущественно в основной частоте, равной 500 — 1000 Гц. Как правило, выделяется первая гармоника, редко — вторая.

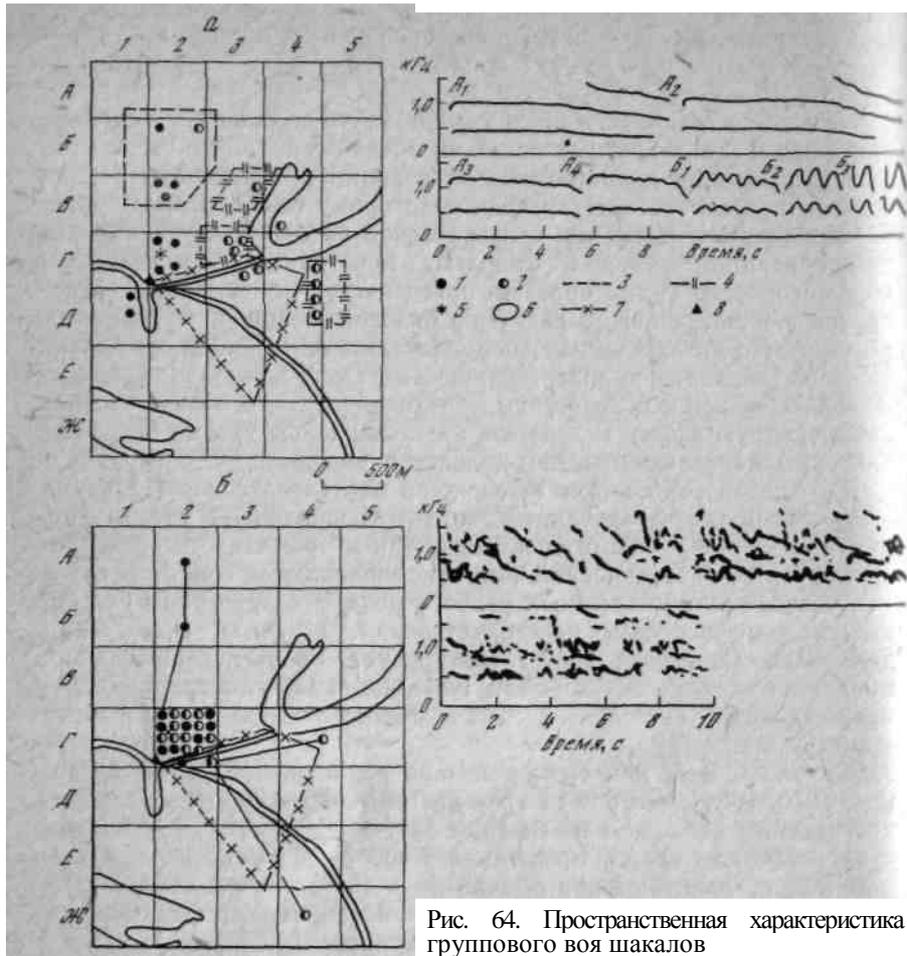


Рис. 64. Пространственная характеристика группового воя шакалов

а — первая часть — крик взрослых. Слева — локализация крика с 3 авг. по 3 сент. (1) и с 4 по 25 сент. (2); справа — сонограмма воя («А» и «Б» модификации); 3 — граница выкоса в августе; 4 — то же, в сентябре; 5 — логово; 6 — водоемы; 7 — граница загона; 8 — наблюдательная вышка
 б — вторая часть — ответ взрослого со щенками на первую часть. Слева — сонограмма воя («В» модификация); начало сонограммы соответствует крику взрослого шакала, продолжение — крику взрослого с молодыми. Прямыми линиями соединены точки, соответствующие одновременной локализации воя на разных участках территории

В семейном вое шакалов сочетается закономерная последовательность перечисленных элементов с определенным пространственным распределением членов группы. «А» и «Б» модификации издают взрослые шакалы, находящиеся чаще всего на большом расстоянии от дневки, «В» — представляет собой ответ молодых или взрослого с молодыми из ее ближайших окрестностей. На рис. 64, а показано пространственное распределение взрослых

животных во время воя («А» и «Б» модификации). На рис. 64, б — пространственное распределение молодых («В» модификация). Из рис. 64, а следует, что взрослые рассредоточены по территории («А» и «Б» модификации) на значительном удалении от дневки, а молодые («В» модификация) — сконцентрированы в ее ближайших окрестностях. В некоторых случаях вить начинают два пространственно разобщенных шакала. Но тогда первым, как правило, воет дальний, а продолжает находящийся ближе к дневке. В период гона (вторая половина февраля 1976 г.) основные закономерности семейного воя сохраняются, что подтверждает устойчивость семейных группировок и в этот период.

Как было показано выше, суточная динамика воя шакалов проста. Летом и в начале осени они кричат в любое темное время суток. От начала лета к осени активность воя усиливается. В июне 1975 г. в «Тигровой Балке» мы слышали 2 крика за 9 ночей, в июле — 3 крика за 5 ночей, в августе — 5 криков за 6 ночей и в сентябре — 10 криков за 6 ночей.

Итак, для шакалов характерно, что они воют с равной вероятностью почти все темное время суток. Инициатором воя всегда является взрослый зверь. Он начинает вить чаще всего в удалении от дневки, т. е. будучи пространственно изолированным от группы. На вой инициатора отвечают щенки и находящийся с ними взрослый. Будучи в ближайших окрестностях дневки, щенки обычно сбегаются к ней, услышав вой инициатора. Крики инициатора и хора звучат в определенной последовательности и сильно различаются по акустическим признакам. В хоре, особенно осенью, часто принимают участие переярки. И тогда, как было показано в главе, посвященной наследованию признаков звуковых сигналов, нередко происходит слияние индивидуальных признаков. Сезонная активность воя усиливается от начала лета к осени.

У других представителей рода *Canis* — волков и койотов акустические и пространственно-временные особенности группового воя мало отличаются от перечисленных выше.

Групповой вой койотов описали Макчарли и Ленер [McCarley, 1975; Lehner, 1978], хор американских красных волков (*Canis rufus*) — Макчарли [McCarley, 1978]. Все три работы иллюстрированы сонограммами. (В отечественной литературе не принята видовая самостоятельность американского красного волка, его считают подвидом волка, *Canis lupus rufus* [Гептнер, 1967]).

Макчарли [McCarley, 1975] в большинстве случаев провоцировал групповой вой (или «хор») койотов, имитируя их крики собственным голосом или звуками сирены, но, по наблюдению автора, спонтанный хор не сильно отличается от вызванного. Макчарли пишет (с. 854—855): «Рисунок последовательности вызванных ответов от более чем двух койотов вполне предсказуем (это очень важное вступительное замечание) подтверждает постоянство программы группового воя.— *А. Н.*) Сначала следует обычно протяжный вой одиночного зверя (модификация «А» у шакалов.— *А. Н.*). Если животные были близко, начальному протяжному вою пред-

шествует лай. Перед окончанием начального воя или после него следует протяжный вой второго животного. Этот рисунок обычно повторяется от двух до пяти последовательностей или от 7 до 10 с некоторыми паузами между воем. Протяжный вой сменяется затем трелью (глубокая, периодическая модуляция частоты, модификация «Б» у шакалов.— *А. Н.*), нерегулярным или комбинированным воем группы и каждого в отдельности с меньшей длительностью и амплитудой, чем в хоре. Нерегулярный и комбинированный вой был связан с серией визгов и короткого воя других животных (модификация «В» у шакалов.— *А. Н.*). Визг и короткий вой отдельных животных подавалась с интервалами от 0,1 до 0,3 с, но так как несколько животных кричали вместе, то временные интервалы отсутствовали. Эта дикая какофония звуков обычно продолжалась от 15 до 30 с и заканчивалась двояко (1) хор визгов и короткого воя просто затухал и прекращался или (2) до окончания хора одна или больше комбинаций воя заканчивались короткой трелью одиночного животного. После первой из этих конечных комбинаций воя понижалась интенсивность визгов и короткого воя, а затем все звуки прекращались одновременно. Конечным звуком хора был обычно комбинированный вой одиночного животного, кончающийся хриплым лаем. Полный вызванный хор длился обычно не более 60 с, а в среднем около 42 с».

Описание Ленером хора койотов [Lehner, 1978] мало отличается от приведенного выше.

Макчарли [McCarley, 1978] обнаружил сходство группового воя волков с хором койотов: за несколькими начальными звуками плавного воя одного или двух животных (модификация «А» у шакалов) следует комбинированный вой, который затем сочетается с визгом-воем (модификации «Б» и «В» у шакалов). Во всех случаях длительные звуки ближе к концу хора короче по длительности, чем предшествующие им (эта особенность полностью соответствует сокращению длительности к концу группового воя шакалов, см. рис. 64). Длительность вызванных хоров красного волка колеблется от 10 до 240 с и равна в среднем 75 с, т. е. более длительна, чем хор койотов при тех же условиях.

Из описаний и приведенных в данных работах сонограмм следует, что хор койотов и волков в деталях последовательности и признаков элементов (модификация) мало отличается от описанного выше семейного воя шакалов.

Сонограммы группового воя койотов и волков, заимствованные из цитированных выше работ Макчарли [McCarley, 1975, 1978], приведены на рис. 65, 66.

Харингтон и Меч [Harrington, Mech, 1978], ссылаясь на неопубликованную диссертацию Петерсона [Peterson, 1974], пишут, что «из воя, услышанного около логова, 45% принадлежит волкам, находящимся в удалении от логова. Вой дальних волков часто стимулирует ответ животных около логова. В некоторых случаях дальние животные вскоре возвращались к логову». Это наблюдение показывает, что и пространственные характеристики

воя волков в логовищный период вполне идентичны пространственным характеристикам группового воя шакалов.

То же можно сказать и о динамике воя. Так, Харингтон и Меч [Harrington, Mech, 1978] в полевых условиях исследовали суточную динамику воя двух семей волков. Наблюдения проводили в логовищный период, с 25 апреля по 3 августа. Удалось установить, что волки воют в любое темное время суток. И хотя в суточной динамике воя выделяются три пика звуковой активности (22.00—24.00, 1.00 и 3.00), первый пик существенно превышает два других только у одной семьи. Суточная динамика воя волков, таким образом, принципиально не отличается от динамики воя шакалов, а некоторые частные различия можно объяснить различиями в деталях методики. Сезонная активность воя волков, как шакалов, усиливается к концу логовищного периода. Более того, эта тенденция сохраняется и в дальнейшем, сопровождая переход прибылых к самостоятельной жизни.

Те же закономерности свойственны и временной динамике воя койотов. Используя телеметрические методы, Лондр [Laundre, 1981] установил, что койоты кричат примерно с равной вероятностью все темное время суток, но очень редко до захода или после восхода солнца. Их звуковая активность совпадает с другими формами активности. В течение сезона наиболее активно койоты воют в феврале-марте (период гона) и в августе и ноябре (выход щенков из логова и активное освоение ими территории).

Несколько существенных моментов указывают на общую для всех трех видов функцию семейного воя. Во-первых, инициатор воя начинает его в двух случаях: или когда он находится далеко от своей группы, или отвечая на вой соседей. Причем в обоих случаях сохраняется характерный стереотипный комплекс звуковой реакции группы. Во-вторых, в групповом вое принимают участие члены «большой семьи» — взрослые, переярки и прибылые. И, в-третьих, во многих случаях в процессе группового воя происходит слияние индивидуальных признаков. Все вместе позволяет предположить, что основная функция группового воя состоит в маркировании семьи, занимающей определенную территорию, или, как мы предположили ранее [Никольский, Поярков, 1979], в маркировании коммуникативно сплоченной группы. Групповому вою шакалов, койотов и волков функцию территориального маркирования приписывают и другие авторы [Joslin, 1967; Mech, 1970; Лавик-Гудолл, 1977; Harrington, Mech, 1978; Lehner, 1978]. Но в данном случае важно подчеркнуть, что маркируется не только территория, но и занимающая ее группа. Существует также мнение, что одна из функций семейного воя — сбор группы [Theberge, Falls, 1967; Theberge, Pimlot, 1969; Mech, 1970; Палваниязов, 1974]. Мы сами регулярно наблюдали, как щенки шакалов, услышав удаленный вой инициатора, сбегались поспешно на дневку. На основании этого мы предположили, что взрослый зверь, возвращаясь с кормом, предупреждает о своем приближении выводок, собирая его [Никольский; Поярков, 1976]. Аналогичное мнение высказывал и Н. Я. Динник [1914] в отно-

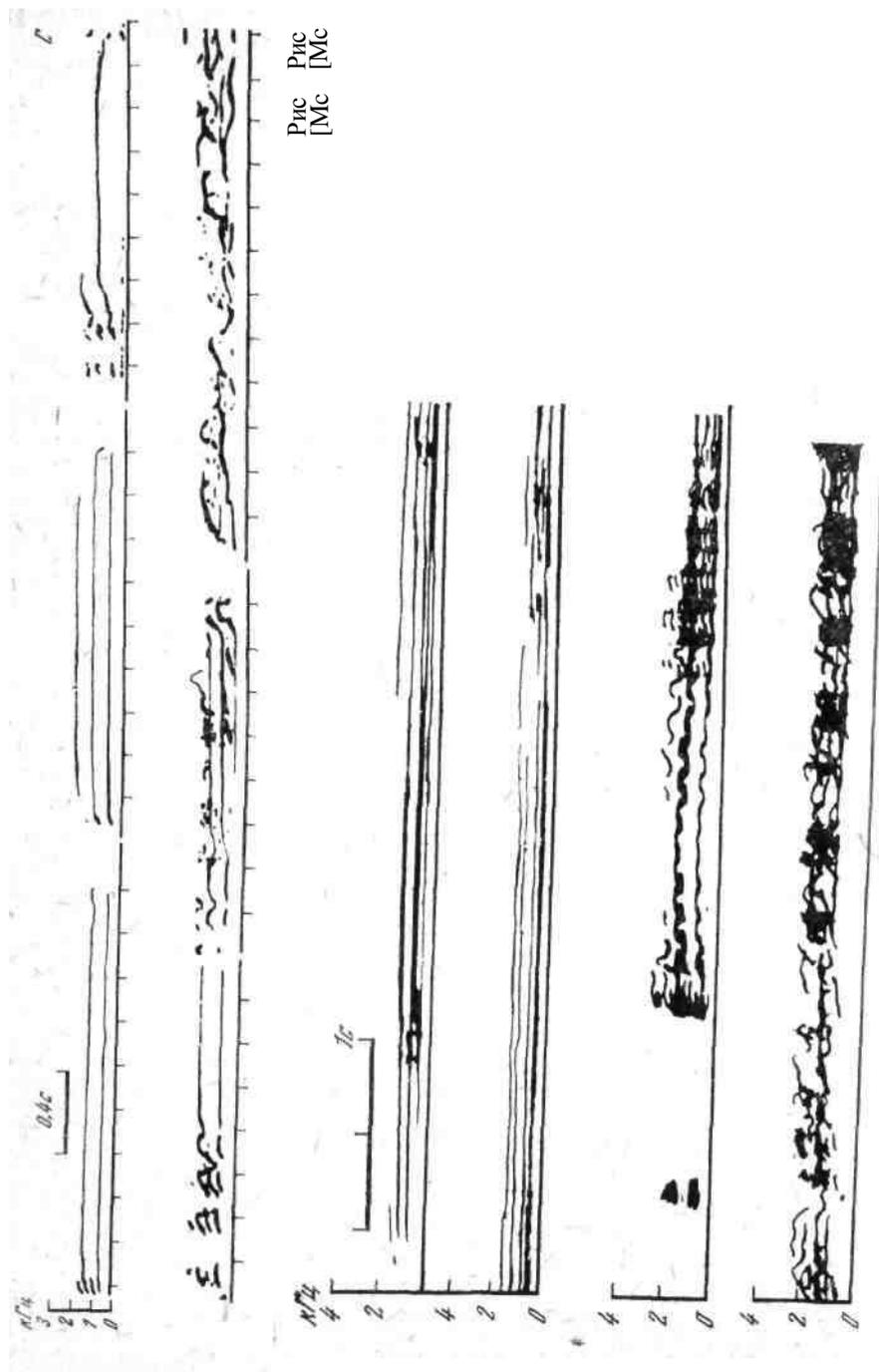


Рис [Mc]
 Рис [Mc]

шении поведения волков. Пока этот вопрос остается открытым, но весьма вероятно, что именно в логовищный период благодаря положительному пищевому и социальному (контакт с родителями после их отсутствия) подкреплению формируется условная связь на голос родственных особей.

Существенно, что общие закономерности в сложной картине семейного воя трех видов хищных млекопитающих свойственны группе, а не одиночному животному. Причем сложность данного комплекса усугубляется его тесной связью с пространственной, суточной и сезонной динамикой активности животных, во-первых, и с межсемейными взаимодействиями, во-вторых.

Возвращаясь к проблеме видовой специфики и сопоставляя значительную межвидовую дивергенцию предупреждающего об опасности сигнала у сурков и сусликов с параллелизмами группового воя внутри рода *Canis*, важно отметить следующее. Оба сигнала несомненно являются высокоспециализированными звуковыми реакциями. Но предупреждающий об опасности сигнал представляет собой гораздо более простую форму поведения, чем групповой вой. На основании этого можно предположить, что именно сложность группового воя, требующая, вероятно, длительного эволюционного времени для своего развития, препятствует межвидовой дивергенции. Не исключено также, что параллелизмы группового воя у всех трех видов являются следствием параллелизмов некоторых особенностей в их экологии. Прежде всего сюда входят структура популяций, подвижность, суточные и сезонные ритмы активности. Т. е. такие особенности экологии, с которыми групповой вой тесно связан.

Не располагая в настоящее время достаточными данными для окончательных выводов, можно констатировать, что поведенческая специализация влияет на развитие видовой специфики звуковых сигналов, но не является решающим фактором межвидовой дивергенции. Если же сформулировать задачу по-иному, поставив в центр внимания не проблему видовой специфики, а проблему параллелизмов, то можно сделать и более определенные выводы. А именно в тех случаях, когда звуковые сигналы развиваются у разных видов на общей мотивационно-типологической основе, ранние этапы поведенческой специализации сопровождаются параллелизмами, которые, вероятно, могут сохраняться длительное время.

Выводы

1. Одинаково высокий уровень межвидовой изменчивости звуковых сигналов млекопитающих можно обнаружить как в симпатрических, так и в аллопатрических ареалах.

2. Значительной межвидовой изменчивости достигают не только сигналы брачного репертуара, но и звуковые реакции, не имеющие к брачному поведению прямого отношения.

3. В исследованных нами случаях видовой специфика звуко-

вых сигналов млекопитающих развивается, скорее всего, в результате географического видообразования. Межвидовые ступенчатые клины признаков в аллопатрических ареалах указывают на то, что развитие видовой специфики сопровождается чередованием длительных периодов панмиксии с длительными периодами изоляции. В ряде примеров пространственно-типологическая картина меж видовой изменчивости принципиально не отличается от пространственно-типологической картины географической изменчивости. Градиент пространственной изменчивости звуковых сигналов и отдельных случаях соответствует направлению формирования ареала группы близких видов.

4. В предупреждающем об опасности сигнале стадии видовой специфики предшествует стадия параллелизмов; повышение поведенческой специализации видов сопровождается усложнением механизмов звукоизлучения: разрушается функциональная связь между частотой и длительностью, развиваются видоспецифические варианты частотной модуляции, усложняется спектральная картина сигналов.

5. Сама по себе поведенческая специализация не во всех случаях сопровождается видовой спецификой параметров звуковых сигналов. Обнаружено, в частности, что для группового воя волков, шакалов и койотов более характерны параллелизмы сложной последовательности элементов воя, чем видовая специфика отдельных параметров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты позволяют выделить два основных направления в эволюции звуковых сигналов млекопитающих. Первое направление связано с тем, что звуковые сигналы представляют собой реакции животных на внешние или внутренние раздражители, действующие в конкретных экологических условиях. Его главное содержание состоит в том, что предметом отбора является реактивность — способность животных производить определенные поведенческие реакции в ответ на воздействие определенных раздражителей. Это направление приводит к формированию экологических типов звуковых сигналов, так как особенности стимуляции зависят от экологических особенностей видов (или подвидов). Направленность данного процесса определяется характером ситуативных изменений акустических реакций. Параллелизмы характера ситуативных изменений подтверждают, что функционально идентичные сигналы развиваются у разных видов на общей мотивационно-типологической основе. В результате как на внутри-, так и на межвидовом уровне это эволюционное направление сопровождается параллелизмами и дивергенцией тех признаков, которые подвержены ситуативным изменениям и находятся под контролем экологических факторов.

Второе направление состоит в том, что на разных уровнях таксономической дифференциации (до вида включительно) полная

или частичная географическая изоляция приводит к дивергенции сигналов. В этих случаях непосредственной причиной этологической дивергенция является, вероятно, генетическая дивергенция.

В обоих направлениях на развитие звуковых сигналов действуют факторы, которые, строго говоря, не являются специфическими для системы звуковой сигнализации и по производимому ими эффекту в значительной степени генерализованы. Эти факторы параллельно оказывают влияние как на другие, помимо звуковой, проявления активности животных, так и на морфологические признаки, т.е. имеющие прямого отношения к системе звуковой связи.

Тесно взаимодействуя между собой, оба направления определяют сложный комплекс конкретных выражений тех или иных звуковых реакций. Наиболее существенным следствием взаимодействия двух направлений в эволюции звуковых реакций является то, что разные признаки сигналов в разной степени зависят от внешних воздействий. В итоге сочетание параллелизмов, вызванных влиянием экологических факторов, с генетической дивергенцией приводит к явлению, известному как «гомологические ряды изменчивости».

Развивая концепцию гомологических рядов в наследственной изменчивости, Н. И. Вавилов (цит. по: [Вавилов, 1967а, б]) выделил, как известно две группы признаков — «радикалы» и «варьирующие признаки». Если, например, радикалом является видоспецифический признак, то он будет устойчиво повторяться по всему ареалу вида. Варьирующие признаки — признаки, параллельно меняющиеся у того или иного таксона под влиянием сходных факторов среды. По мнению Вавилова, если параллельность в рядах изменчивости обусловлена гомологией варьирующих признаков, то, чем значительнее генетическая близость сравниваемых таксонов, тем полнее и определеннее будут проявляться ряды в наследственной изменчивости. В качестве примера на рис. 67 показаны гомологические ряды изменчивости предупреждающего об опасности сигнала сурков. Радикалы представлены видоспецифическими спектральными характеристиками сигнала; варьирующие признаки — временной организацией, выраженной через периоды следования ($T_{сл}$). Как было показано выше, временная организация связана в данном случае с вертикальным расчленением рельефа местности (на рис. 67 классификация рельефа соответствует принятой в геоморфологии классификации глубин вертикального расчленения [Леонтьев, Рычагов, 1979]). Как видно из рис. 67, параллельным изменениям экологических особенностей (параллельные «ниши» по Воронцову, [1967, с. 213]) вполне соответствуют параллелизмы временной организации сигнала.

В последние годы все отчетливее развивается тенденция использовать звуковые сигналы в целях систематики млекопитающих. Иногда эта тенденция принимает довольно категоричные формы. По мнению, например, Сомерса [Somers, 1973], звуковые

Динамические спектры-ваксы- ирический при- знак (р, радиация по вакууму)	Вертикальное распределение рельефа (h) и соответствующие классы периодов следе- вания (T _{ср}) — изменяющийся признак			
	Плоские и долинные равнины	Горные территории		
		h до 100м	100-250м	250-500м
	T _{ср} более 2,5с	1-2,5с	0,5-1с	менее 0,5с
<i>Marmota bobac</i> 	+	+	-	-
<i>M. baibacina</i> 	+	+	+	+
<i>M. sibirica</i> 	-	+	+	-
<i>M. caudata</i> 	-	-	-	+
<i>M. menzbieri</i> 	-	-	-	+

Рис. 67. Гомологические ряды изменчивости предупреждающего об опасности сигнала сурков

сигналы не подвержены сильному давлению отбора и поэтому в большей степени, чем морфологические признаки, являются «индикатором происхождения и родственных связей». Однако факт существования параллельных рядов в изменчивости звуков сигналов свидетельствует о том, что общие закономерности в их изменчивости принципиально не отличаются от закономерностей изменчивости морфологических признаков. Поэтому сомнительно, чтобы, применение звуковых сигналов в целях систематики имело преимущества перед традиционными методами. И хотя устойчивость отдельных звуков, издаваемых млекопитающими, поразительна, а их диагностические преимущества несомненны, тем не менее

вряд ли существуют специфические видовые маркеры— признаки, при любых условиях не подверженные влиянию экологических факторов.

Исходя из полученных нами результатов, следующий этап развития проблемы эволюции звуковых сигналов млекопитающих мы видим в решении следующих вопросов: 1) как происходит эволюция звуковых сигналов, когда стимулами, вызывающими акустические реакции, являются партнеры по виду, и какова в этом случае роль сопутствующих факторов, таких, как факторы среды, структура популяций и положение вида в биоценозе; 2) почему в пределах одной звуковой реакции одни признаки являются предметом отбора в большей степени, чем другие, и в чем состоят селективные преимущества отбираемых параметров.

Первый вопрос непосредственно связан с проблемой формирования акустических репертуаров у разных видов, а трудности в его решении усугубляются многообразием факторов, от которых зависят реакции животных, и во многих случаях неопределенностью понятия «стимул». В настоящее время хорошо известно, что одни и те же раздражители вызывают различные реакции и, напротив, идентичные реакции могут быть вызваны различными стимулами. В тех случаях, когда стимулами, вызывающими звуковые реакции, являются партнеры по виду, картина еще больше усложняется взаимным влиянием между животным-стимулом и перцепиентом.

Решение второго вопроса встречает значительные трудности из-за почти полного отсутствия критериев адаптивности в отношении параметров звуковых сигналов. Исключение составляют лишь установленная многими авторами корреляция между голосом и слухом и довольно редкие случаи адаптивности дистантных звуковых сигналов к акустическим особенностям среды. Селективные преимущества конкретных выражений звуковых сигналов неясны даже тогда, когда связь акустических реакций с экологическими факторами очевидна и мы имеем достаточно оснований, чтобы принять действие отбора в качестве главного фактора эволюции звуков, издаваемых млекопитающими.

Приведенный пример (см. рис. 67) показывает, что существуют не просто глубокие различия в изменчивости разных признаков акустических реакций, а глубокие различия в изменчивости разных признаков одного сигнала. В то время как спектральные характеристики (в данном примере) устойчиво сохраняют видовую специфику, временная организация сигнала широко варьирует. Последнее приводит к внутривидовой дивергенции и межвидовым параллелизмам периодов следования. Основным моментом в этой пестрой картине изменчивости является то, что наибольшая географическая изменчивость свойственна тем особенностям сигнала, которые в наибольшей степени подвержены ситуативным изменениям. В данном конкретном случае это временная организация, которая в наибольшей степени подвержена и ситуативным изменениям, и географической изменчивости. Преемственность

между этими двумя формами variability признаков (географической изменчивости и ситуативных изменений) не случайна. Она основана на том, что обе они отражают одно и то же явление — влияние стимула на реактивность животных.

Различия в изменчивости разных признаков одного сигнала косвенно подтверждают, что звуковые реакции контролируются разными генами. Вероятно, именно этим можно объяснить, что, несмотря на значительную внутривидовую изменчивость одних признаков, другие устойчиво сохраняют видовую специфику. Существенно, что нескоррелированность в изменчивости различных параметров в пределах одного сигнала оставляет широкие возможности для комбинирования признаков, расширяя разнообразие конкретных выражений звуковых реакций.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А. П.* Геологическое строение площади Чаткальского горно-лесного заповедника (участок Майдантал).—Тр. Чаткальского горно-лесного заповедника, 1972, вып. 3, с. 8—21
- Агаханянц О. К.* Основные проблемы физической географии Памира. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1965. Ч. 1. 240 с.
- Алексеева Л. И.* Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 212 с.
- Алиев З. А., Исаев Д. И.* Таласская впадина.—Изв. АН КиргССР. Сер. естеств. и техн. наук, 1964, т. 6, вып. 1, с. 29—41.
- Антипин В. М.* Млекопитающие Казахстана: Копытные. Алма-Ата: КазОГИЗ, 1941. Т. 3. 106 с.
- Арабаджи В. И.* Звук в природе и акустический климат.—Природа, 1965, № 11, с. 41—49.
- Арав В. И., Плюснина И. З.* О роли запечатлевания в формировании материнских отношений у овец.—Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1974, т. 10, № 4, с. 381—385
- Аргиропуло А. И.* Обзор рецентных видов сем. Lagomyidae (Lagomorpha, Mammalia).—Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. 7, вып. 3, с. 124—128
- Арсеньев В. К.* В делях Уссурийского края. Владивосток: Промиз-дат, 1949. 398 с. (Собр. соч.: В 6-ти т. Т. 1).
- Атлас Забайкалья. Москва; Иркутск: Гл. упр. геодезии и картографии Сов. Мин. СССР, 1967, с. 26—27.
- Атлас литолого-палеографических карт СССР: Т. 4: Палеогеновый, неогеновый и четвертичный периоды. М.: Недра, 1967.
- Бадюков Д. Д., Каплин П. А.* Изменения уровня на побережьях дальневосточных и арктических морей СССР за последние 15 000 лет.—Океанология, 1979, т. 19, вып. 4, с. 674—679.
- Байков П. А.* Охота на реву.—Охотник, 1928, № 10, с. 33.
- Банников А. Г.* Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 669 с.
- Банников А. Г.* Сайгак, биология.—В кн.: Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 776 с.
- Бару А. В.* О роли височных отделов коры больших полушарий в обнаружении звуковых сигналов различной длительности.—ЖВНД, 1966, т. 16, вып. 4, с. 655.
- Баскин Л. М.* Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 296 с.
- Бибиков Д. И.* Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 198 с.
- Благоволин Н. С., Леонтьев О. К., Муратов В. М.* и др. Морские бассейны и положение береговых линий Восточной Европы в плейстоцене и голоцене.—В кн.: Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет: (Атлас-монография). М.: Наука, 1982, с. 9—15.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П.* Определитель млекопитающих СССР. М.: Сов. наука, 1944. 368 с.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П.* Определитель млекопитающих СССР. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
- Боголюбовский С. Н.* Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Сов. наука, 1959. 593 с.
- Божинский А. П., Гудилин И. С., Думитрашко Н. В.* и др. Горы Южной Сибири.—Тр. Комис. по ес-

- теств.-ист. районированию СССР, 1947, т. 11, вып. 1, с. 119—132.
- Бычков В. А.* Наблюдения за самками морского котика на о-ве Тюленьем.— Изв. ТИНРО, 1964, т. 54, с. 91—97.
- Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— Избр. произведения: В 2-х т. Л.: Наука, 1967а, т. 1, с. 7—61.
- Вавилов Н. И.* Линнеевский вид как система.— Избр. произведения: В 2-х т. Л.: Наука, 1967б, т. 1, с. 62-87.
- Васенко Е. П.* Экология и распространение сайги.— Тр. Гос. заповедника Барса-Кельмес, 1950, вып. 1, с. 38-116.
- Васильев В. Д.* Акустическая сигнализация у амфибий и рептилий.— В кн.: Звуковая сигнализация животных. Пушино: Науч. центр биол. исслед. АН СССР, 1974, с. 42-51.
- Васильев В. Д.* Акустическая ориентация амфибий и рептилий.— В кн.: Биоакустика. М.: Высш. шк., 1975, с. 85—107.
- Васильев В. Д., Жантиев Р. Д., Ильичев В. Д.* и др. Акустическая сигнализация и внутривидовое общение.— В кн.: Биоакустика. М.: Высш. шк., 1975, с. 185—213.
- Васильева М. В.* Систематическое положение палеарктических сусликов рода *Citellus* Oken, 1816.— В кн.: Первая годовичная отчетная конференция, 9—12 марта 1964 г.: Реф. докл. биол.-почв. фак. МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1964, с. 125—127.
- Велижанин А. Г.* Познание абсолютного времени изоляции фаун материковых островов.— В кн.: Островные фауны Мирового океана. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 8—11.
- Велижанин А. Г.* Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана.— Докл. АН СССР, 1976, т. 231, № 1, с. 205—207.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф.* Ареалы копытных фауны СССР в антропогене.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 93, с. 3—20.
- Виноградов Б. С.* Грызуны. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. 87 с. (Фауна СССР: Млекопитающие; Вып. 10).
- Виноградов Б. С., Громов И. М.* Грызуны фауны СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 397 с. (Фауна СССР: Млекопитающие; Вып. 48).
- Владимиров В. А.* Опознавание сам-кой котика своего детеныша.— В кн.: Шестое Всесоюз. совещ. по мор. млекопитающим, Окт. 1975 г.: Материалы. Киев: Наук. думка, 1975, с. 86-87.
- Воложенинов Н. Н.* К поведению бухарского оленя в заповеднике «Арал - Пайгамбар».— Узб. биол. журн., 1973, № 6, с. 40—42.
- Воронцов Н. Н.* Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука, 1967. 239 с.
- Воронцов Н. Н., Иваницкая Е. Ю.* Сравнительная кариология шести видов палеарктических пищух (*Ochotona*, *Ochotonidae*, *Lagomorpha*).— В кн.: Всесоюз. совещ. по млекопитающим: (Млекопитающие. Эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск: Наука, 1969, с. 26—30.
- Воронцов Н. В., Иваницкая Е. Ю.* Сравнительная кариология пищух (*Lagomorpha*, *Ochotonidae*) Северной Палеарктики.— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 4, с. 584—588.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А.* Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, *Marmotinae* *Sciuridae*, *Rodentia*).— В кн.: Всесоюз. совещ. по млекопитающим: (Млекопитающие. Эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск: Наука, 1969, с. 41—47.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А.* Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих.— В кн.: Берингия в кайнозое: (Материалы Всесоюз. симпоз. «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое», Хабаровск, 10—15 мая 1973 г.). Владивосток, 1976, с. 337-353.
- Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Загоруйко Н. Г.* Сравнительная кариология и становление изолирующих механизмов в роде *Marmota*.— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 3, с. 317—334.
- Воскресенский С. С.* Геоморфология СССР. М.: Высш. шк., 1968. 367 с.
- Воскресенский С. С.* Динамическая геоморфология: Формирование склонов. М.: Изд-во МГУ, 1971. 229 с. *Гептнер В. Г.* Настоящий олень: Геогр. распространение.— В кн.: Гептнер В. Г., Насимович А. А.,

- Банников А. Г.* Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1.
- Гептнер В. Г.* Волк: географическая изменчивость.— В кн.: Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсов П. В. и др. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967, т. 2. Ч. 1.
- Гептнер В. Г., Цалкин В. И.* Олени СССР: (Систематика и зоогеография). М.: МОИП, 1947. 119 с.
- Гольцман М. Е., Наумов Н. П., Никольский А. А.* и др. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus*).— В кн.: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977, с. 5—69.
- Громов И. М., Бибииков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н.* Наземные беличьи (Marmotinae). Л.: Наука, 1965. 468 с. (Фауна СССР: Млекопитающие; Т. 3. Вып. 2. Н. С. №92).
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А.* и др. Млекопитающие фауны СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 1. 638 с.
- Гуреев А. А.* Зайцеобразные (Lagomorpha). Л.: Наука, 1964. 275 с. (Фауна СССР: Млекопитающие. Т. 3. Вып. 10. Н. С. № 87).
- Давыдов Г. С.* Зайцеобразные. Суслики. Сурки. Душанбе: Дониш, 1974. 257 с. (Фауна ТаджССР; Т. 20. Ч. 1).
- Данилкин А. А.* Звуковая сигнализация сибирских косуль.— В кн.: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977, с. 239-243.
- Данилкин А. А.* Внутрипопуляционная структура и поведение сибирской косули (*Capreolus capreolus rugarus* Pall.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1978. 24 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение человека и половой подбор.— Сочинения. СПб.: Изд. Поповой, 1896. Т. 2. 421 с.
- Дарвин Ч.* О выражении душевных движений у человека и животных.— В кн.: Иллюстрированное собрание сочинений Ч. Дарвина. М.: Изд. Лепковского, 1908. Т. 3. 221 с.
- Денисов В. П.* Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 7, с. 1079—1085.
- Денисов В. Ф.* Домашние яки и их гибриды. М.: Сельхозгиз, 1958. 116 с.
- Джанпейсов Р., Калмынкина Е. М.* Морфометрические особенности рельефа северного склона Заилийского Алатау.— В кн.: Географические проблемы освоения пустынных и горных территорий Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1965, с. 24-26.
- Динник Н. Я.* Звери Кавказа.— Зап. Кавк. отд-ния Рус. геогр. о-ва, 1914, т. 27, № 1, с. 247—536.
- Дорофеев С. В.* Северные морские котики.— Изв. ТИНРО, 1964, т. 54, с. 23-51.
- Дуламцэрэн С.* Богд Уулын Буга.— Тр. Ин-та биологии АН МНР, 1967, № 2, с. 53-75.
- Ербаева М. А.* История формирования зайцеобразных и грызунов Селенгинского среднегорья со среднего эоплейстоцена до современности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1966. 17 с.
- Жантиев Р. Д.* Акустическая ориентация беспозвоночных.— В кн.: Биоакустика. М.: Высш. шк., 1975, с. 37—62.
- Жаров В. Р.* Семья и территориальная структура поселений черношапочных сурков (*Marmota sibirica*) на Баргузинском хребте.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 9, с. 1387—1394.
- Жолнеровская Е. И.* Иммуногенетический анализ систематических взаимоотношений беличьих фауны СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР АН СССР, 1979. 16 с.
- Жолнеровская Е. П., Воронцов Н. Н.* Некоторые аспекты иммуносистематики беличьих.— В кн.: Второй съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 25—26.
- Жутеев С. А.* Рельеф.— В кн.: Природа Саратовской области. Саратов: Кн. изд-во, 1956, с. 24—38.
- Забиров Р. Д.* Оледенение Памира. М.: Географиздат, 1955. 372 с.
- Занин Г. В.* Геоморфология Алтайского края - В кн.: Природное районирование Алтайского края. М., 1958, с. 62-98.
- Зенкевич В. П.* Основы учения о развитии морских берегов. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 710 с.

- Зими́на Р. П., Герасимов И. П.* Сурки (*Marmota*) как типичные обитатели перигляциальной зоны ледникового периода.— Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1970, № 4, с. 24—35.
- Зими́на Р. П., Герасимов И. П.* Перигляциальная экспансия сурков в Средней Европе в течение верхнего плейстоцена.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971, т. 76, вып. 1, с. 37—59.
- Зими́на Р. П., Герасимов И. П.* История рода сурков (*Marmota*) и роль перигляциальных условий ледникового периода в его формировании и распространении.— В кн.: Сурки: Биocenот. и практ. значение. М.: Наука, 1980, с. 5—24.
- Илларионов А. Г.* Геоморфология.— В кн.: Геология СССР. М.: Недра, 1971, т. 34, кн. 2, с. 252—253.
- Ильичев В. Д.* Лекции по биоакустике. М.: Изд-во МГУ, 1971. 90 с.
- Ильичев В. Д.* Биоакустика птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972. 286 с.
- Капитонов В. И.* Распространение сурков в Центральном Казахстане и перспективы их промысла.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1966, т. 26, с. 94—134.
- Капитонов В. И., Лобачев Ю. С.* Экологические наблюдения за сурком Мензбира (*Marmota menzbieri*) в горах Каржантау (Западный Тянь-Шань).— Зоол. журн., 1964, т. 43, № 8, с. 1211—1220.
- Капланов Л. Г.* Тигр. Изюбрь. Лось.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Н. С., Отд. зоол., 1948, вып. 14(29), с. 18—128.
- Каплин П. А.* Некоторые общие черты развития береговой зоны Тихого океана.— В кн.: Тихий океан: Берега Тихого океана. М.: Наука, 1967, с. 337—357.
- Карпинский А. П.* Очерки геологического прошлого Европейской России. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 206 с.
- Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен — современность. Л.: Наука, 1981. 456 с.
- Кауламбаев Ш. З.* Геоморфология каркаралинского низкогорно-мелкосопочного района (Центральный Казахстан): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: АН КазССР, 1972. 31 с.
- Кибальчич А. А.* О времени спаривания и полигамии тихоокеанско-го моржа.— В кн.: Второй Всесоюз. съезд океанологов, 10—17 дек. 1982 г.: Тез. докл. Севастополь, 1982, вып. 6. Биология океана, с. 91—92.
- Кибальчич А. А., Лисицына Т. Ю.* Некоторые звуковые сигналы детенышей тихоокеанских моржей.— Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 8, с. 1247—1249.
- Климатические характеристики земного шара: Азия (без СССР), Африка, Австралия, Океания, Южная Америка: Справ. для синоптиков. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 317 с.
- Козаровицкий Л. Б.* Некоторые данные о звукоподражании у обезьян в связи с проблемой антропогенеза.— В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.: Наука, 1965, с. 43—47.
- Константинов А. И., Мовчан В. Н.* Частотные настройки слуховой системы млекопитающих (насекомоядные, рукокрылые, грызуны).— В кн.: Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980, с. 107—121.
- Конюхов А. Г., Турбин Л. И.* Геоморфология.— В кн.: Геология СССР. М.: Недра, 1972, т. 25, кн. 2, с. 281—291.
- Красильников В. А.* Звуковые и ультразвуковые волны в воздухе, воде и твердых телах. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Физматгиз, 1960. 560 с.
- Крушинская Н. Л., Лисицына Т. Ю.* Поведение морских млекопитающих. М.: Наука, 1983.
- Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Гуго ван.* Невинные убийцы. М.: Мир, 1977. 175 с.
- Ладыгина-Котс И. Н.* Подражательная деятельность высших обезьян (шимпанзе) в условиях «свободного» общения с человеком и в эксперименте.— В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.: Наука, 1965, с. 49—57.
- Ламарк Ж.-Б.* Философия зоологии. М.: Кн. изд-во «Наука», 1911. 313 с.
- Ланкин В. С., Науменко Е. В.* Эмоциональный стресс у овец, вызванный видоспецифическими звуковыми сигналами.— ЖВНД, 1978, т. 23, вып. 5, с. 994—997.

- Леонтьев О. К., Рычагов Г. И. Общая геоморфология. М.: Высш. шк., 1972.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические особенности гипотезы. Л.: Наука, 1972.
- Лисицына Т. Ю. Поведение и звуковая сигнализация северного морского котика (*Callorclinius ursinus*) на лежбищах.— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 8, с. 1220-1228.
- Лисицына Т. Ю. Звуковая сигнализация и поведение самцов сивучей на лежбищах.— Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 10, с. 1552-1557.
- Лисицына Т. Ю. Звуковая сигнализация в поведении самок и молодых сивучей на лежбищах.— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 1, с. 120-129.
- Лисицына Т. Ю. Структура лежбищ и социальное поведение ушастых тюленей.— В кн.: Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981, с. 99—150.
- Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность.— В кн.: Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961, т. 1, с. 3—11.
- Лобашев М. Е. Генетика. 2-е изд. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 751 с.
- Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н. Новые данные о хромосомах евра-зийских сурков (*Marmota*, *Marmotinae*, *Sciuridae*).— В кн.: Всесоюз. совещ. по млекопитающим: (Млекопитающие: Эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск: Наука 1969, с. 36—40.
- Ляпунова Е. А., Гинатулин А. А., Гинатулина Л. К. и др. Сравнение геномов и эволюция сусликов.— В кн.: Второй съезд, Всесоюз. те-риол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 29-30.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 504 с.
- Макаров П. О. Три формы зависимости слухового порога от его длительности.— Биофизика, 1963, т. 8, вып. 1, с. 69.
- Марков К. К., Лазуков Г. И., Николаев В. А. Четверичный период: (Ледниковый период — антропоген). М.: Изд-во МГУ, 1965а, Т. 1. 371 с.
- Марков К. К., Лазуков Г. И., Николаев В. А. Четверичный период: (Ледниковый период — антропогенный период). М.: Изд-во МГУ, 1965б. Т. 2. 435 с.
- Марков К. К., Величко А. А., Лазуков Г. И., Николаев В. А. Плейстоцен. М.: Высш. шк., 1968. 304 с.
- Мекленбурцев Р. Н. Памирский архар *Ovis polii polii* Blyth.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1948, т. 53, вып. 5, с. 63—84.
- Миленко А. В. К геоморфологии бассейна рек Айдара, Деркула и верхнего течения Богучарки.— В кн.: Третья конф. молодых геологов Ин-та геол. наук АН УССР: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1964.
- Минеев А. И. Остров Врангеля. М.; Л.: Главсевморпуть, 1946. 431 с.
- Миролубов И. И. Гибрид пятнистого оленя с изюбром.— Каракулеводство и звероводство, 1949, № 1, с. 74—75.
- Мовчан В. Н. Функциональные особенности слуховой системы экологически различных видов грызунов (электрофизиологические и биоакустические исследования).— Нервная система, 1978, № 20, с. 68—73.
- Мовчан В. Н., Коробкова А. М. Исследование звуковых реакций арктических сусликов.— Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 12, с. 1829—1839.
- Мовчан В. Н., Шибкое А. А. Данные по функциональным характеристикам слухового анализатора и акустической сигнализации землеройковых (отряд насекомых).— Нервная система, 1978, № 20, с. 78—81.
- Мокроусов В. П. Геоморфология Камчатского полуострова.— В кн.: Геология СССР. М.: Недра, 1964, т. 31, ч. 1, с. 467—487.
- Мориц Л. Копетдагский баран в Туркмении.— Охотник, 1931, № 5/6, с. 27.
- Морозов В. П. Тайны вокальной речи. Л.: Наука, 1967. 204 с.
- Морозов В. П. Биофизические основы вокальной речи. Л.: Наука, 1977. 231 с.
- Надлер Ч. Ф., Хоффман Р. С., Воронцов Н. Н., Сукерник Р. И. Эволюционные связи некоторых берингийских млекопитающих.— В кн.: Берингия в кайнозое: Ма-

- териалы Всесоюз. симпози. «Берингская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозой», Хабаровск, 10—15 мая 1973 г. Владивосток, 1976, с. 325—336.
- Нансен Ф.* «Фрам» в полярном море. М.: Географгиз, 1956. Ч. 1. 368 с.
- Насимович А. А.* Динамика запасов благородного оленя в Кавказском заповеднике.—Тр. Показат. Кавк. заповедника, 1936, вып. 1, с. 3—33.
- Насимович А. А.* Горный баран, биология.— В кн.: Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 776 с.
- Наумов Н. П.* Экология животных. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.
- Наумов Н. П.* Уровни организации живой материи и популяционная биология.— Журн. общ. биологии, 1971, т. 32, № 6, с. 651—666.
- Наумов Н. П.* Бионика и надорганизменные системы.— В кн.: Проблемы бионики. М.: Наука, 1973, с. 7—14.
- Наумов Н. П.* Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 93—110.
- Наумов Н. П.* Вопросы эволюционной экологии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, в. 6, с. 15—26.
- Никольский А. А.* Фенотипы наземных беличьих (Marmotinae) Палеарктики.— В кн.: Всесоюз. совещ. по млекопитающим: (Млекопитающие: Эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск: Наука, 1969, с. 32—36.
- Никольский А. А.* Об акустическом поведении дневных грызунов открытых пространств.— Вестн. МГУ. Биология, почвоведение, 1970, № 5, с. 16—19.
- Никольский А. А.* Дистантная звуковая сигнализация дневных грызунов открытых пространств: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1971. 20 с.
- Никольский А. А.* Групповое защитное поведение дневных грызунов открытых пространств.— В кн.: Первое Всесоюз. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных: Реф. докл. М.: Наука, 1972, с. 189.
- Никольский А. А.* Адаптивная изменчивость параметров звуковых сигналов млекопитающих как объект моделирования.— В кн.: Бионика, 1973. М.: Изд-во АН СССР, 1973, т. 4, с. 88—94.
- Никольский А. А.* Географическая изменчивость ритмической организации звукового сигнала сурков группы bobac (Rodentia, Sciuridae).— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 3, с. 436—444.
- Никольский А. А.* Основные модификации брачных криков самцов бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*).— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 12, с. 1897—1900.
- Никольский А. А.* Звуковой, предупреждающий об опасности сигнал сурков (*Marmota*) как видовой признак.— Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 8, с. 1214—1224.
- Никольский А. А.* Проблемы видовой специфики признаков звуковых сигналов млекопитающих.— В кн.: Второй съезд Всесоюз. те-риол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978а, с. 228—229.
- Никольский А. А.* О подражании тигром криков оленей.— Докл. МОИП. Зоология, ботаника, 1978б, I полугодие, с. 25—29.
- Никольский А. А.* Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии.— Зоол. журн., 1979а, т. 58, вып. 8, с. 1183—1193.
- Никольский А. А.* Влияние географической среды и структуры ареала на признаки звуковых сигналов млекопитающих.— В кн.: Седьмая Всесоюз. зоогеогр. конф.: Тез. докл. М.: Наука, 1979б, с. 296—298.
- Никольский А. А.* Параллелизмы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки *Rhombomys opimus* и полевки Брандта *Microtus brandti* (Cricetidae).— Зоол. журн., 1979в, т. 58, вып. 7, с. 1047—1054.
- Никольский А. А.* Вокализация и звуковая сигнализация грызунов.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1980а, вып. 14, с. 5—43.
- Никольский А. А.* Локальные диалекты, географическая изменчивость и наследование признаков звуковых сигналов потомством млекопитающих.— В кн.: Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука, 1980б, с. 158—167.

- Никольский А. А.* Начальная стадия эволюционной дивергенции в изолированных популяциях арктического суслика.— Журн. общ. биологии, 1981, т. 42, № 2, с. 192-198.
- Никольский А. А., Новикова О. Б., Наумов Н. П.* Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля (на примере рева бухарского оленя, *Cervus elaphus bactrianus* Lyd.).— Экология, 1975, № 1, с. 100—102.
- Никольский А. А., Орленев Д. П.* Специфика звукового сигнала красных сурков (*Marmota caudata*) восточноазиатской популяции.— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 6, с. 892—898.
- Никольский А. А., Переладова О. Б., Рutowская М. В., Формозов Н. А.* Географическая изменчивость признаков брачного крика самцов настоящих оленей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, вып. 6, с. 46—55.
- Никольский А. А., Поярко А. Д.* Пространственные координаты звуковой сигнализации шакалов (*Canis aureus* L., Canidae).— Вести. МГУ. Сер. 16, Биология, 1976, № 2, с. 3—6.
- Никольский А. А., Поярко А. Д.* Слияние индивидуальных признаков в групповом вое шакалов.— Журн. общ. биологии, 1979а, т. 40, № 5, с. 785—789.
- Никольский А. А., Поярко А. Д.* Коммуникативное сплочение группы шакалов.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979б, с. 149—
- Никольский А. А., Поярко А. Д.* Групповой вой шакалов.— В кн.: Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981, с. 76-98.
- Никольский А. А., Рutowская М. В., Формозов Н. А., Янина И. Ю.* Гибридизация степного и серого сурков в зоне контакта: (Биоакуст. анализ).— В кн.: Третий съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1982, с. 128—129.
- Никольский А. А., Семихатова С. Н., Мокеева М. Л., Кулаков С. С.* Наследование признаков звукового сигнала гибридами малого и крапчатого сусликов.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1976, вып. 4(6), с. 25—32.
- Никольский А. А., Формозов Н. А.* Видовая специфика признаков звукового сигнала алтайской и северной пищух.— В кн.: Второй съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 35—36.
- Огнев С. И.* Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 4. Грызуны. 615 с.
- Огнев С. И.* Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Т. 5. Грызуны. 810 с.
- Орленев Д. П., Никольский А. А.* Изменчивость признаков звукового, предупреждающего об опасности сигнала красного сурка — *Marmota caudata* Geoffr.— В кн.: Вторая Всесоюз. конф. молодых ученых по вопр. сравн. морфологии и экологии животных: Тез. докл. М.: Наука, 1975, с. 152—153.
- Орлов В. Н., Даваа И. О.* О систематическом положении алашанского суслика.— В кн.: Систематика и цитогенетика млекопитающих: Материалы Всесоюз. симпозиума, Москва, 17—19 дек. 1975 г. М.: Наука, 1975, с. 8—9.
- Палваниязов М.* Хищные звери пустынь Средней Азии. Нукус: Каракалпакстан, 1974. 320 с.
- Панов Е. Н.* Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1978. 304 с.
- Переладова О. Б.* Звуковая сигнализация настоящих оленей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979. 22 с.
- Переладова О. Б.* Изменение состава и размеров группировок крымских оленей в связи с гоном.— В кн.: Копытные фауны СССР: Экология, морфология, использование и охрана: Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 305—306.
- Переладова О. Б., Никольский А. А.* Динамика рева бухарского оленя.— В кн.: Копытные фауны СССР: Экология. Морфология. Использование. Охрана. М.: Наука, 1975, с. 330—331.
- Попов М. В.* Определитель млекопитающих Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 424 с.

- Раков Н. В.* Сайгак в Западном Казахстане.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1956, т. 4, с. 28—61.
- Рашик В. Л.* Биология сайгаков острова Барса-Кельмес: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 21 с.
- Романенко Е. В.* Физические основы биоакустики. М.: Наука, 1974. 178 с.
- Рудик К. И.* К вопросу об акустике леса.—Изв. вузов. Лесн. журн., 1964, № 2, с. 26—29.
- Саблина Т. Б.* Копытные Беловежской Пуши.—Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, 1955, вып. 15, с. 3—191.
- Сапожников Г. Н.* Дикие бараны (род *Ovis*) Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1976. 199 с.
- Сатунин К. А.* Млекопитающие Кавказского края. Тифлис, 1915. 410 с. (Зап. Кавк. музея. Сер. А; № 1).
- Сахарова О. Д.* Основные черты рельефа Алайской долины.— В кн.: Географические исследования высокогорных впадин Киргизии в связи с их освоением. Фрунзе, 1965, с. 19—31.
- Сваричевская З. А.* Геоморфология Казахстана и Средней Азии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 296 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И.* Северный олень. М.: Наука, 1977. 91 с.
- Симкин Г. Н.* Акустический сигнал и системы сигнализации мелких млекопитающих.— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 4, с. 579—586.
- Симкин Г. Н.* Акустическая ориентация млекопитающих.— В кн.: Биоакустика. М.: Высш. шк., 1975, о. 141-184.
- Симкин Г. И., Ильичев В. Д.* Географическая изменчивость голоса животных как экологическая и эволюционная проблема.— Зоол. журн., 1965, т. 43, вып. 4, с. 483—493.
- Симкин Г. Н., Ильичев В. Д.* Сигнализация и механизмы ее осуществления в общении животных.— В кн.: Вопросы физиологии сенсорных систем: (Обзоры). М.; Л.: Наука, 1966, с. 98—133.
- Слудский А. А., Варшавский С. Я., Исмаилов М. И.* и др. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1969. Т. 1. Ч. 1. Грызуны: (Сурки и суслики). 453 с.
- Смирин В. М., Орлов О. Ю.* Особенности внешнего облика и поведения некоторых грызунов, связанные со зрением.— В кн.: Второе Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 204-208
- Смирнов М. Н.* Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978. 188 с.
- Соколов В. Е.* Химическая коммуникация млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии М.: Наука, 1977а, с. 229—255.
- Соколов В. Е.* Систематика млекопитающих: Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высш. шк., 1977б. 493 с.
- Соколов В. Е., Орлов В. Н.* Определитель млекопитающих Монгольская Народной Республики. М.: Наука, 1980. 350 с.
- Соколов И. И.* Копытные звери (отряды *Perissodactyla*, *Artiodactyla*). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 639 с. (Фауна СССР: Млекопитающие; Т. 1. Вып. 3. Н. С. № 71).
- Спиридонов А. И.* Основы общей методики полевых геоморфологических исследований и геоморфологического картографирования. М.: Высш. шк., 1970. 456 с.
- Справочник по климату СССР / Урал, упр. гидрометеорол. службы. М.: Гидрометеиздат, 1966. Вып. 9. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР / При-велж. упр. гидрометеорол. службы. М.: Гидрометеиздат, 1966. Вып. 12. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР / Упр. гидрометеорол. службы. УзССР. М.: Гидрометеиздат, 1966. Вып. 19. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР / Зап.-Сиб упр. гидрометеорол. службы. М.: Гидрометеиздат, 1966. Вып. 20. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР/Упр. гидрометеорол. службы. Центр.-Чернозем. обл. М.: Гидрометеиздат, 1966. Вып. 28. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР / Упр. гидрометеорол. службы УССР. М.: Гидрометеиздат, 1967. Вып. 10. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР / Сев.-Кавк. упр. гидрометеорол. службы. М.: Гидрометеиздат, 1967. Вып. 13. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по Климату СССР/Упр. гидрометеорол. службы Омской и Тюменской обл. М.: Гидрометеиздат, 1967. Вып. 17. Ч. 3. Ветер.

- Справочник по климату СССР/Упр. гидрометеорол. службы КазССР. М.: Гидрометеоиздат, 1967. Вып. 18. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР/Упр. гидрометеорол. службы УзССР. М.: Гидрометеоиздат, 1967. Вып. 19. Ч. 4. Влажность.
- Справочник по климату СССР / Упр. гидрометеорол. службы ТССР. М.: Гидрометеоиздат, 1968. Вып. 30. Ч. 3. Ветер.
- Справочник по климату СССР / Упр. гидрометеорол. службы КазССР. М.: Гидрометеоиздат, 1968. Вып. 18. Ч. 4. Влажность.
- Справочник по климату СССР / Упр. гидрометеорол. службы ТССР. М.: Гидрометеоиздат, 1939. Вып. 30. Ч. 4. Влажность.
- Строганова А. С.* Чжу Динь. Систематическое положение реликтового суслика и материалы по его экологии в горах Куулул-Тау (Центральный Тянь-Шань).— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1961, т. 29. с. 81—100.
- Тавровский В. А., Егоров О. А., Кривошеев В. Г.* и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Тих Н. А.* Предыстория общества. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 307 с.
- Трофимов А. К.* О возрасте и истории развития древних оледенений Западного и Юго-Восточного Памира.— В кн.: Новейший этап геологического развития территории Таджикистана. Душанбе: Тадж. ун-т, 1962, с. 275.
- Фабри К. 9.* О подражании у животных.— *Вопр. психологии*, 1974, № 2, с. 104-115.
- Фандеев А. А.* Окоп сайги на правом берегу Волги.— *Зоол. журн.*, 1960, т. 39, вып. 6, с. 909—912.
- Фант Г.* Акустическая теория речеобразования. М.: Наука, 1964. 284 с.
- Федоров П. В.* Плейстоцен Понто-Каспия. М.: Наука, 1978. 165 с.
- Федосенко А. К.* Поведение маралов (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) во время гона в Джунгарском Алатау.— В кн.: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977, с. 124—135.
- Федосенко А. К.* Марал. Алма-Ата: Наука, 1980. 198 с.
- Физико-географическое районирование СССР. М.: Изд-во МГУ, 1968. 574 с.
- Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1972. 701 с.
- Финько Е. А.* Геоморфологическое строение и новейшая тектоника северо-восточной окраины Казахского мелкосопочника.— *Изв. АН СССР. Сер. геогр.*, 1961, № 1, с. 117—123.
- Фирсов Л. А.* Память у антропоидов. М.: Наука, 1972. 229 с.
- Флеров К. К.* Морфология и экология оленеобразных в процессе эволюции.— В кн.: Материалы по четвертичному периоду СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1950, вып. 2, с. 50—69.
- Флеров К. К.* Кабарги и олени. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 256 с. (Фауна СССР: Млекопитающие; Т. 1. Вып. 2).
- Флеров К. К.* Основные черты формирования фауны млекопитающих четвертичного периода в северном полушарии.— В кн.: Тр. Комиссии по четвертичному периоду. М.: Изд-во АН СССР, 1955, т. 12, с. 121—128.
- Флеров К. К., Трофимов Б. А., Яновская Н. М.* История фауны млекопитающих в четвертичном периоде. М.: Изд-во МГУ, 1955. 35 с.
- Формозов А. Н.* Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Н. С. Отд. зоол. М.: МОИП, 1946, вып. 5(20). 152 с.
- Формозов Н. А.* Адаптивность поведения пищух к жизни в каменистых биотопах.— В кн.: Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981, с. 245-263.
- Формозов Н. А., Никольский А. А.* Положение уральской пищухи в группе «alpina» (биоакустический анализ).— В кн.: Млекопитающие Уральских гор: Информ. материалы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 80—82.
- Хоффман Р. С.* Экологический и зоогеографический анализ миграций животных через Берингийский мост суши в четвертичном периоде.— В кн.: Берингия в кайнозое: (Материалы Всесоюз. симпоз. «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических

- флор и фаун в кайнозое». Хабаровск, 10—15 мая 1973 г.). Владивосток, 1976, с. 354—357.
- Цалкин В. И.* К биологии размножения настоящих оленей.— Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 6, с. 369—377.
- Цвикер д., Фельдкеллер Р.* Ухо как приемник информации. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Связь, 1971. 256 с.
- Чедия О. К.* История геологического развития Таджикистана в кайнозое.— В кн.: Новейший этап геологического развития территории Таджикистана. Душанбе: Тадж. ун-т, 1962. 310 с.
- Чернявский Ф. Б.* Систематические взаимоотношения некоторых наземных млекопитающих Старого и Нового Света в связи с проблемой Берингии.— В кн.: Берингия в кайнозое: (Материалы Всесоюз. симпоз. «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое», Хабаровск, 10—15 мая 1973 г.). Владивосток, 1976, с. 383—390.
- Шевырева В. С.* Изменение ареала благородного оленя (*Cervus elaphus* L.) в антропогене на территории СССР.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1960, т. 65, вып. 4, с. 152—153.
- Шер А. В.* Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.
- Шилов И. А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1976. 261 с.
- Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Яковлев Е. П., Дерлятко К. И.* О пространственной структуре поселений красного сурка в Таджикистане.— В кн.: Ресурсы фауны сурков в СССР: Материалы со-вещ. М.: Наука, 1967, с. 27—28.
- Allen G. M.* The mammals of China and Mongolia.— In: Natural history of Central Asia. N. Y.: Amer. Mus. Natur. Hist., 1940, vol. 11, pt 2, p. 621—1349.
- Anderson J. W.* The production of ultrasonic by laboratory rats and other mammals.— Science, 1954, vol. 119, N 4, p. 808.
- Andrew R. J.* The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates.— Behaviour, 1963, vol. 20, N 1, p. 1—109.
- Arvola A., Ilmen M., Koponen T.* On the aggressive behaviour of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) with special reference to the sounds produced.— Arch. Soc. «Vana-mo», 1962, vol. 17, p. 30—101.
- Aylor D.* Noise reduction by vegetation and ground.— J. Acoust. Soc. Amer., 1972, vol. 51, N 1, p. 197—205.
- Baldwin J. D., Baldwin J. I.* Vocalization of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama.— Folia primatol., 1976, vol. 26, N 2, p. 81—108.
- Balph D. M., Balph D. F.* Sound communication of Uinta ground squirrels.— J. Mammal., 1966, vol. 47, N 3, p. 440—450.
- Barnett S. A., Stewart A. P.* Audible signals during intolerant behaviour of *Rattus fuscipes*.— Austral. J. Zool., 1975, vol. 23, N 1, p. 103-112.
- Bartos L., Zirovnický J.* Hybridization between red and sika deer. 2. Phenotype analysis.— Zool. Anz., 1981, Bd. 207, N 5/6, S. 271—287.
- Blair A. P.* Variation, isolation mechanism and hybridization in certain toads.— Genetics, 1941, vol. 26, N 4, p. 398—417.
- Boeuf B. J., Lewis F.* Dialects of northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*: origin and reliability.— Anim. Behav., 1974, vol. 22, N 3, p. 656—663.
- Boeuf B. J., Peterson R.* Dialects in elephant seals.— Science, 1969, vol. 166, N 3913, p. 1654—1656.
- Brooks R. J., Banks E. M.* Behavioral biology of the collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill): An analysis of acoustic communication.— Anim. Behav. Monogr., 1973, vol. 6, pt 1, p. 3—83.
- Brown A. N.* High frequency peaks in cochlear microphonic response of rodents.— J. Comp. Physiol., 1973, vol. 83, N 4, p. 377—392.
- Brown C. H., Beecher M. D., Moody D. B., Stebbins W. C.* Localizations of primate calls by Old World Monkeys.— Science, 1978, vol. 201, N 25, p. 753—754.

- Carl E. A.* Population control in arctic ground squirrel.— *Ecology*, 1971, vol. 52, N 3, p. 395—413.
- Chamming A., Rowe-Rowe D. T.* Vocalizations of South African mustelids.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1977, Bd. 44, H. 3, S. 283-293.
- Chivers D. J., McKinnon J.* On the behaviour of siamang after playback of their calls.— *Primates*, 1977, vol. 18, N 4, p. 943—948.
- Cleveland J., Snowdon Ch. T.* The complex vocal repertoire of the adult cotton-top Tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*).— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1981, Bd. 58, H. 3, S. 231—270.
- Clutton-Brock T. H., Albon S. D.* The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement.— *Behaviour*, 1979, vol. 69, N 3/4, p. 145—170.
- Colvin M. A.* Analysis of acoustic structure and function in ultrasounds of neonatal *Microtus*.— *Behaviour*, 1973, vol. 44, N 3/4, p. 234-263.
- Conner D. A.* Dialects versus geographic variation in mammalian vocalizations.— *Anim. Behav.*, 1982a, vol. 30, N 1, p. 297—298.
- Conner D. A.* Geographic variation in short of pikas (*Ochotona prin-ceps*).— *J. Mammal*, 1982b, vol. 63, N 1, p. 48—52.
- Coulon J.* Le repertoire sonore du co-baye domestique et sa signification comportementale.— *Rec. comport. anim.*, 1973, vol. 7, N 2, p. 121—132.
- Darling F.* A herd of red deer: A study of animal behaviour. L.: Oxford Univ. press, 1937. 215 p.
- Daschbach N. J., Schein M. W., Haines D. E.* Vocalizations of the slow loris, *Nycticebus coucang* (Primates, Lorisidae).— *Intern. J. Primatol.*, 1981, vol. 2, N 1, p. 71—80.
- Eisenberg J. F.* The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations.— In: *The biology of hystricomorph rodents* / Ed. J. W. Rowlands. N. Y.: Acad. press, 1974, p. 211—247. (Symp. Zool. Soc. London; N 34).
- Eisenberg J. F., Collins L. R., Wem-mer C.* Communication in the Tas-manian Devil (*Sarcophilus harri-sii*) and survey of auditory communication in the marsupialia.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1975, Bd. 37, H. 4, S. 379—399.
- Eisenberg J. F., Gould E.* The behavior of *Solenodon paradoxus* in captivity with comments on the behavior of other insectivora.— *Zoologi-ca (US)*, 1966, vol. 51, N 1, p. 49—58.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S.* Checklist of Palearctic and Indian mammals, 1758—1946. L.: Brit. mus. natur. hist., 1951. 810 p.
- Elwood R. W.* Ultrasounds and maternal behavior in the Mongolian Ger-bil.— *Develop. Psychobiol.*, 1979, vol. 12, N 4, p. 281-284.
- Emmons L. H.* Sound communication among African Rainforest Squirrels.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1978, Bd. 47, H. 1, S. 1-49.
- Epple G.* Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (*Hapalidae*).— *Folia primatol.*, 1968, vol. 8, N 1, p. 1—40.
- Espmark Y.* Individual characteristics in the calls of reindeer calves.— *Behaviour*, 1975, vol. 54, N 1/ 2, p. 50—59.
- Eyring C. F.* Jungle acoustics.— *J. Acoust. Soc. Amer.*, 1946, vol. 18, N 2, p. 257—270.
- Farentinos R. C.* Social communication of the Tassel-eared Squirrel (*Sciurus aberti*): A descriptive analysis.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1974, Bd. 34, H. 5, S. 441-458.
- Fay F. H.* Ecology and biology of the pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger.— *North Amer. Fauna*, 1982, N 74, p. 279.
- Fitch H. S.* Ecology of the California ground squirrel on grazing land.— *Amer. Midland Natur.*, 1948, vol. 39, N 3, p. 513-596.
- Floody O. R., Pfaff D. W.* Communication among hamsters by frequency acoustic signals. 1. Physical characteristics of hamster calls.— *J. Comp. and Physiol. Psychol.*, 1977a, vol. 91, N 4, p. 794—806.
- Floody O. R., Pfaff D. W.* Communication among hamsters by frequency acoustic signals. 3. Responses evoked by natural and synthetic ultrasounds.— *J. Corp. and Physiol. Psychol.*, 1977b, vol. 91, N 4, p. 820—829.
- Fourie P. B.* Acoustic communication in the rock hyrax, *Procavia capen-sis*.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1977, Bd. 44, H. 2, S. 194—212.

- Frank F.* Twittering — a voice mutation in *Microtus*.— *Heredity*, 1967, vol. 22, N 4, p. 607—610.
- Gautier J.-P.* Field and laboratory studies of the vocalizations of ta-lopoin monkeys (*Miopithecus tala-poin*).— *Behaviour*, 1974, vol. 51, N 3/4, p. 209-273.
- George W.* Species-typical calls in the Ctenodactylidae (Rodentia).— *J. Zool.*, 1981, vol. 195, N 1, p. 39—52.
- Gittins P.* Hark: The beautiful song of the Gibbons.— *New Sci.*, 1978, vol. 80, N 1133, p. 832—834.
- Gould E.* Communication in three genera of shrews (Soricidae): *Suncus*, *Blarina*, and *Cryptotys*.— *Communs Anim.*, 1969, vol. 3A, N 1, p. 11—31.
- Gould F. W.* *Canis latrans* and *C. ru-fus* vocalization: a continuum.— *Southwest. Natur.*, 1976, vol. 21, N 3, p. 399—403.
- Goustard M.* The vocalizations of *hylobates*.— In: *Gibbon and Siamang*. Basel: Karger, 1976, vol. 4, p. 135—166.
- Green S.* Dialects in Japanese monkeys: vocal learning and cultural transmission of locale-specific vocal behavior? — *Ztschr. Tierpsychol.*, 1975, Bd. 38, H. 3, S. 304—314.
- Guthrie R. D.* The extinct wapiti of Alaska and Yukon Territory.— *Canad. J. Zool.*, 1966, vol. 4, N 1, p. 47—57.
- Guthrie R. D.* Paleocology of a late Pleistocene small mammal community from interior Alaska.— *Arctic*, 1968, vol. 21, N 4, p. 224—243.
- Harrington F. H., Mech L. D.* Howling at two Minnesota wolf pack summer homesites.— *Canad. J. Zool.*, 1978, vol. 56, N 9, p. 2024—2028.
- Hart F. M., King J. A.* Distress vocalizations of young in two subspecies of *Peromyscus maniculatus*.— *J. Mammal.*, 1966, vol. 47, N 2, p. 287—293.
- Hayes K. J., Hayes C.* Imitation in a home-raised chimpanzee.— *J. Comp. and Physiol. Psychol.*, 1952, vol. 45, N 5, p. 450—459.
- Henderson D.* Temporal summation of acoustic signals by *Chinchilla*.— *J. Acoust. Soc. Amer.*, 1969, vol. 46, N 2, pt 2, p. 474.
- Henwood K., Fabrick A. A.* A quantitative analysis of the dawn chorus: Temporal selection for communicatory optimization.— *Amer. Natur.*, 1979, vol. 114, N 2, p. 260—274.
- Hibbard C W., Ray C E., Savaga D. E.* et al. Quaternary Mammals of North America.— In: *The quaternary of the United States*. Princeton (N. J.): Princeton Univ. press. 1965, p. 509-526.
- Hodun A., Snowdon C. T., Soini P.* Subspecific variation in the long calls of the Tamarin, *Saguinus fuscicollis*.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1981, Bd. 57, H. 1, S. 97-110.
- Hoffmann R. S., Koepl J. W., Nadler Ch. F.* The relationships of the amphiberian marmots (Mammalia; Sciuridae).— *Occas.-Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kans.*, 1979, N 83, p. 1-56.
- Hoffmann R. S., Nadler C. F., Lapu-nova E. A., Voroncov N. N.* Evolutionary relationships of Holarctic-ground squirrels (Tribe marmoti-ni).— In: *Proc. Intern. Symp. Species Zoo Geogr. Europea Mammals, Brno, Czechoslovakia, 22—26 Nov. 1971*. Pr.: Acad. Publ. house Cze-choslov. Acad. Sci., 1974, p. 11—18.
- Hoffmeyer J., Sales G. D.* Ultrasonic behaviour of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*.— *Oikos*, 1977, vol. 29, N 1, p. 67—77.
- Hopkins D. M.* The Cenozoic history of Beringia — a synthesis.— In: *The Bering Land Bridge*. Stanford, 1967, p. 451—484.
- Harwich R. H.* The ontogeny of social behaviour in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*).— *Forschrit-te der Verhaltensforschung. Beihefte zur Ztschr. Tierpsychol.*, 1972, H. 8, S. 1—103.
- Hutterer R.* Paarungsrufe der Wasser-spitzmaus (*Neomys fodiens*) und verwandte Laute weiterer Soricidae.— *Ztschr. Säugetierk.*, 1978a, Bd. 43, S. 330—336.
- Hutterer R.* Systematic value of shrew vocalization.— In: *2nd Congr. theoriol. intern.*, 20—27 June, 1978, Brno, Czechoslovakia: Abstrs pap. Brno, 1978b, p. 26.
- Hutterer R., Vogel P., Frey H., Ge-noud M.* Vocalization of the Shrews *Suncus etruscus* and *Crocidura rus-sula* during Normothermia and Torpor.— *Acta theriol.*, 1979, vol. 24, N 21, p. 271-276.
- Hutton An. F.* Notes on the snakes and mammals of the High wavy Mountains, Madura district, South

- India. Pt 2. Mammals.— J. Bombay Natur. Hist. Soc., 1949, vol. 48, N 4, p. 680—685.
- Ingard U.* A review of the influence of meteorological conditions on sound propagation.— I. Acoust. Soc. Amer., 1953, vol. 25, N 3, p. 405—411.
- Johnson C. S.* Relation between absolute threshold and duration-of-tone pulses in the bottle-nosed porpoise.— J. Acoust. Soc. Amer., 1967, vol. 43, N 4, p. 757—763.
- Jopling A. V., Irving W. N., Beebe B. F.* Stratigraphic, sedimentological and faunal evidence for the occurrence of presangamonian artefact in Northern Yukon.— Arctic, 1981, vol. 34, N 1, p. 3—33.
- Joslin P. W.* Movements and homesites of timber wolves in Algonquin Park.— Amer. Zool., 1967, vol. 7, N 2, p. 279—288.
- Johst V.* Structure and function of acoustic signals of the water vole *Arvicola terrestris* (L.).— Forma et functio, 1973, N 4, p. 305—321.
- Jurgens U.* Vocalization as an emotional indicator: A neuroethological study in the Squirrel monkey.— Behaviour, 1979, vol. 69, N 1/2, p. 88—117.
- Kiley M.* The vocalization of ungulates, their causation and function.— Ztschr. Tierpsychol., 1972, Bd. 31, H. 2. S. 171-222.
- King A.* Social behaviour, social organization, and population dynamics in a blackmailed prairie dog in the Black Hills of South Dakota.— Contrib. Lab. Yertebr. Biol. Univ. Mich., 1955, vol. 67, N 1., p. 1-123.
- Kleese D., Hull E.* Adult responsiveness to ultrasonic signals from gerbils of varying ages: parity, gender, and housing effects.— Develop. Psychobiol., 1980, vol. 13, N 3. p. 233—241.
- Klingholz F., Meynhardt H.* Lautinventare der Säugetiere — diskret oder kontinuierlich? — Ztschr. Tierpsychol., 1979, Bd. 50, H. 3, S. 250-264.
- Klingholz F., Siegert C., Meynhardt H.* Die akustische Kommunikation des Europäischen Wildschweines (*Sus scrofa* L.).— Zool. Garten Jena N. F., 1979, Bd. 49, H. 4/5, S. 277—303.
- Koeppl J. W., Hoffmann R. S., Nadler C F.* Pattern analysis of acoustical behaviour in four species of Ground squirrels.— J. Mammal., 1978, vol. 59, N 4, p. 677—696.
- Lamprecht J.* Duettgesang beim Siemang *Symphalangus syndactylus* (Hominoidea, Hylobatinae).— Ztschr. Tierpsychol., 1970, Bd. 27, S. 186-204.
- Laundre J.* Temporal variation in coyote vocalization rates.— J. Wildlife Manag., 1981, vol. 45, N 3, p. 767—769.
- Lay D. M.* The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents.— J. Morphol., 1972, vol. 138, N 1, p. 41—118.
- Leger D., Owings H.* Responses to alarm calls by California ground squirrels: Effects of call structure and maternal status.— Behav. Ecol. and Sociobiol., 1978, vol. 3, N 2, p. 177—186.
- Leger D. W., Owings D. H., Boal L. M.* Contextual information and differential to alarm whistles in California ground squirrels.— Ztschr. Tierpsychol., 1979, Bd. 49, H. 2, S. 142—155.
- Leger D. W., Owings D. H., Gelfand D. L.* Single-note vocalizations of California ground squirrels: Graded signals and situation specificity of predator and socially evoked calls.— Ztschr. Tierpsychol., 1980, Bd. 52. H. 3, S. 227-246
- Legoux J. P., Petter F., Wisner A.* Étude de l'audition chez des mammifères, a bulles tympaniques hypertrophiques, Mammalia, 1954, vol. 18, N 3, p. 262-271.
- Lehner P.* Coyote vocalizations: a lexicon and comparisons with other canids. - J. Anim. Bihav., 1978, vol. 26, N 3, p. 712—722.
- Lenk A., Lotze E.* Schallausbreitung über Rasenflächen.— Hochfrequenztechn. und Elektroakust., 1964, Bd. 73, H. 2, S. 73—77.
- Levick J. P.* Maternal response to neonate vocalizations in Ord's kangaroo rat (*Dipodomys ordii*).— Southwest. Natur., 1982, vol. 27, N 1, p. 122-123.
- Lincoln G. A., Guinness F. E., Shokr R. V.* The way in which testosterone controls the social and sexual behaviour of the red deer stag (*Cervus elaphus*).— Hormones and Behav., 1972, vol. 3, N 4, p. 375—396.
- Manville R. H., Richard H.* The Columbian ground squirrel in northe-

- western Montana.— *J. Mammal.*, 1959, vol. 40, N 1, p. 26—45.
- Marler P.* Developments in the study of animal communication.— In: Darwin's biological work. Cambridge: Univ. press, 1959, p. 150—208.
- Marler P.* Aggregation and dispersal: two functions in primate communication.— In: Primates studies in adaptation and variability. N. Y.: I. Holt and Co, 1968, p. 420—438.
- Marler P.* Comparison of vocalizations of red-tailed monkeys and Blue monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*, in Uganda.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1973, Bd. 33, H. 3/4, S. 223—247.
- Marshall J. T., Marshall E. R.* Gibbons and their territorial songs.— *Science*, 1976, vol. 193, N 4249, p. 235—237.
- Mayer W. V.* A preliminary study of the Barrow ground squerrel *C. par-ryi barrowensis*.— *J. Mammal.*, 1953, vol. 34, N 3, p. 334—345.
- McCarley H.* Long-distance vocalizations of coyotes (*Canis latrans*).— *J. Mammal.*, 1975, vol. 56, N 4, p. 847—856.
- McCarley H.* Vocalizations of red wolves (*Canis rufus*).— *J. Mammal.*, 1978, vol. 59, N 1, p. 27—38.
- Mcintosh T. K., Barfield R. J., Geyer L. A.* Ultrasonic vocalizations facilitate sexual behaviour of female rates.— *Nature*, 1978, vol. 272, N 5649, p. 163—164.
- Mech L. D.* The wolf: the ecology and behaviour of an endangered species. N. Y.: Natur. Hist. press, Double-day, 1970. 389 p.
- Melchior H. R.* Characteristics of Arctic ground squirrel alarm calls.— *Oecologia*, 1971, vol. 7, N 2, p. 184—190.
- Montgomery G. G., Sunquist M. E.* Contact-distress calls of young sloth.— *J. Mammal.*, 1974, vol. 55, N 1, p. 211—213.
- Moody M. J., Menzel E. W.* Vocalizations and their behavioral contexts in the Tamarin *Saguinus fascicol-lis*.— *Folia primatol.*, 1976, vol. 25, N 2/3, p. 73—94.
- Morton C. S.* On the occurrence and significance of motivation structural rules in some bird and mammals sounds.— *Amer. Natur.*, 1977, vol. 111, N 981, p. 855—869.
- Nadler C F., Sukernik R. J., Hoffmann R. S.* et al. Evolution in Gro- und squirrel. 1. Transferrins in holarctic populations of Spermophilus.— *Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1974, vol. 47, N 2, p. 663—681.
- Nikolski A. A., Wallschlagel D.* On the specific status of holarctic long-tailed squirrels; a bioacustical study.— *Experientia*, 1982, vol. 38, N 7, p. 808—809.
- Noirot E.* Ultrasounds and maternal behaviour in small rodents.— *Develop. Psychobiol.*, 1972, vol. 5, N 4, p. 371—387.
- Osborn H. F.* The age of Mammals in Europe, Asia and North America. N. Y., 1910. 636 p.
- Owings D. H., Virginia R. A.* Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*).— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1978, Bd. 46, H. 1, S. 58—70.
- Parkin P. H., Scholes W. E.* Air to ground sound propagation.— *J. Aco-ust. Soc. Amer.*, 1954, vol. 26, N 6, p. 1021—1023.
- Parkin P. H., Scholes W. E.* The horizontal propagation of sound from a jet engine close to the ground, at Radlett.— *J. Sound and Vibr.*, 1964, vol. 1, N 1, p. 1—13.
- Parkin P. H., Scholes W. E.* The horizontal propagation of sound from a jet engine to the ground, at Hatfield.— *J. Sound and Vibr.*, 1965, vol. 2, N 4, p. 353—374.
- Peeke H. V. S., Zeiner A. R.* Habituation to environment and specific auditory stimuli in the rat.— *Commune. Behav. Biol. A*, 1970, vol. 5, N 1, p. 23—29.
- Perry R.* The world of the tiger. L., 1964.
- Peters G.* Vergleichende Untersuchung zur Lautgebund (Mammalia, Felidae).— *Spixiana*, 1978, N 1, suppl., p. 283.
- Peterson R. S., Bartholomew G. A.* Airbone vocal communication in the California sea lion, *Zalophus californianus*.— *Anim. Behav.*, 1969, vol. 17, N 1, p. 17—24.
- Peterson R. S., Hubbs C L., Gentry R. L., DeLong R. L.* The Guadalupe fur seal: Habitat, behaviour, population size, and field identification.— *J. Mammal.*, 1968, vol. 49, N 4, p. 665—675.
- Petter F.* Repartition géographique et ecologie des rongeurs desertiques de la region palearctique.— *Mammalia*, 1961, vol. 25, suppl., p. 219.

- Pěwě T. L.* Quaternary geology of Alaska.—*Geol. Surv. Profess. Pap.*, 1975, N 835, p. 145.
- Pewe T. L., Hopkins D. M., Giddings J. L.* The quaternary geology and archeology of Alaska.— In: *The quaternary of the United States*. Princeton (N. J.): Princeton Univ. press, 1965, p. 355—374.
- Pfeffer P.* Le Mouflon de Corse (*Ovis amnion musomon* Schreber, 1782). Position systematique: Ecologie et ethologie comparees.— *Mammalia*, 1967, vol. 31, suppl.
- Pocock R. J.* The mammals of British India including Ceylon. L., 1939. Vol. 1.
- Poindron P., Carrick M. J.* Hearing recognition of the lamb by its mother.— *Anim. Behav.*, 1976, vol. 24, p. 600—602.
- Pola Y. V., Snowdon C. T.* The vocalization of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*).— *Anim. Behav.*, 1975, vol. 23, N 4, p. 826-842.
- Powell A.* Call of the tiger. L., 1957. 202 p.
- Raush R. L.* On the status of some arctic mammals.— *Arctic*, 1953, vol. 6, N 2, p. 91—148.
- Raush R. L., Raush V. R.* Cytogenetic evidence for the specific distinction of on Alaskan marmot, *Marmota broweri* Hall and Gilmore (*Mammalia: Sciuridae*).— *Ghromosoma*, 1965, vol. 16, N 5, p. 618—623.
- Raush R. L., Raush V. R.* The somatic chromosomes of some North American marmots (*Sciuridae*), with remarks on the relationships of *M. broweri* Hall and Gilmore.— *Mammalia*, 1971, vol. 35, N 1, p. 85—101.
- Repenning C. A.* Palearctic — Nearctic mammalian dispersal in the Late Cenozoic.— In: *The Bering Land Bridge*. Stanford, 1967, p. 289—311.
- Richards D. G., Haven W. R.* Reverberation and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication.— *Amer. Natur.*, 1980, vol. 115, N 3, p. 381-399.
- Richman B.* The synchronization of voices by Gelada monkeys.— *Primates*, 1978, vol. 19, N 3, p. 569—581.
- Robinson J. G.* An analysis of the organization of vocal communication in the Titi monkey *Callicebus moloch*.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1979. Bd. 49, H. 4, S. 381—405.
- Robinson J. W., Hoffmann R. S.* Geographical and interspecific cranial variation in big-eared ground squirrels (*Spermophilus*) a multivariate study.— *Syst. Zool.*, 1975, vol. 24, N 1, p. 79-88.
- Sales G. D.* Ultrasound and mating behaviour in with some observation on other behavioural situations.— *J. Zool.*, 1972, vol. 168, N 2, p. 149—164.
- Sales G. D., Smith J. C.* Comparative studies of the ultrasonic calls of infant murid rodents.— *Develop. Psychobiol.*, 1978, vol. 11, N 6, p. 595—619.
- Schaller G. B.* The deer and the tiger: A study of wildlife in India. Chicago; London: Univ. Chicago press, 1967. 370 p.
- Scholes W. S., Parkin P. H.* The effect of small changes in source height on the propagation of sound over grassland.— *J. Sound and Vibr.*, 1967, vol. 6, N 3, p. 424—442.
- Schott D.* Quantitative analysis of the vocal repertoire of squirrel monkey (*Saimiri sciureus*).— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1975, Bd. 38, H. 3, S. 225—250.
- Schusterman R. J., Dawson R. G.* Barking, dominance and territoriality in male sea lions.— *Science*, 1968, vol. 160, N 3826, p. 434—436.
- Searing G. F.* The function of the bark call of the red squirrel.— *Canad. Field-Natur.*, 1977, vol. 91, N 2, p. 187—189.
- Serpell J. A.* Duetting in birds and primates: a question of function.— *Anim. Behav.*, 1981, vol. 29, N 3, p. 963-965.
- Sewell G. D.* Ultrasonic in adult rodents.— *Nature*. 1967, vol. 215, N 5100, p. 512.
- Sewell G. D.* Ultrasound in rodents.— *Nature*, 1968, vol. 217. N 5129, p. 682—683.
- Sewell G. D.* Ultrasonic communication in rodents.— *Nature*, 1970a, vol. 227, N 5256, p. 410.
- Sewell G. D.* Ultrasonic signals from rodents.— *Ultrasonics*, 1970b, vol. 8, N 1, p. 26—30.
- Sherman P. W.* Nepotism and the evolution of alarm calls: Alarm calls of Belding's ground squirrels warn relations and thus are expressions

- of nepotism.— *Science*, 1977, vol. 197, N 4310, p. 1246—1253.
- Simpson G. G.* The principles of classification and a classification of mammals.— *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1945, vol. 85, p. 350.
- Slobodchikoff C N., Coast R.* Dialects in the calls of prairie dogs.— *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1980, vol. 7, N 1, p. 49—53.
- Smith J. C.* Sound production by infant *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Myomorpha).— *J. Zool.*, 1972, vol. 168, N 3, p. 369—379.
- Smith J. C.* Factors affecting the transmission of rodent ultrasounds in natural environments.— *Amer. Zool.*, 1979, vol. 19, N 2, p. 432—442.
- Smith W. J.* The study of ultrasonic communication.— *Amer. Zool.*, 1979, vol. 19, N 2, p. 534—538.
- Smith W. I., Smith S. L., Oppenheimer E. C., Devilla J. G.* Vocalizations of the black-tailed prairie dog, *Cynomys ludovicianus*.— *Anim. Behav.*, 1977, vol. 25, N 1, p. 152—164.
- Smith M.* Behaviour of the Koala, *Phascolarctos cinereus* (Goldfuss), in Captivity. 3. Vocalizations.— *Austral. Wildlife Res.*, 1980, vol. 7, N 1, p. 13—34.
- Solmsen E., Apfelbach R.* Brutpflegewirksame Komponenten im Weinen neonater Frettchen (*Mustela putorius f. furo* L.) — *Ztschr. Tierpsychol.*, 1979, Bd. 50, N 4, S. 337—347.
- Somers P.* Dialects in Southern rocky mountain pikas, *Ochotona princeps* (Lagomorpha).— *Anim. Behav.*, 1973, vol. 21, N 1, p. 124—137.
- Somers P.* Basis of dialects in pikas (*Ochotona princeps*).— *J. Ariz. Acad. Sci.*, 1976, vol. 11, N 4, p. 435.
- Steiner A.-L.* Etude descriptive de quelques activités et comportements de base de *Spermophilus columbianus columbianus* (Ord). 1. Locomotion, soins du corps, alimentation, fouissage, curiosité et alarme, reproduction.— *Rev. comport. anim.*, 1970, vol. 4, N 1, p. 3—21.
- Stirling J.* Studies on the behaviour of the South Australian fur seal, *Arctocephalus forsteri* (Lesson). 1. Annual cycle, postures and calls, and adult males during the breeding season.— *Austral. J. Zool.*, 1971, vol. 19, N 3, p. 243—266.
- Stirling J., Warneke R. M.* Implication of a comparison of the airborne vocalizations and some aspects of the behaviour of the two Australian fur seals, *Arctocephalus* spp., on the evolution and present taxonomy of the genus.— *Austral. J. Zool.*, 1971, vol. 19, N 3, p. 227—241.
- Struhsaker T. T.* Behaviour of elk (*Cervus canadensis*) during the rut.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1967, Bd. 24, N 1, S. 80—114.
- Stubbe M., Chotolchu N.* Zur Säugetierfauna der Mongolei.— *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 1968, Bd. 44, H. 1, S. 5—121.
- Taubman J. F.* Vocalizations of the hoary marmot, *Marmota caligata*.— *J. Mammal.*, 1977, vol. 58, N 4, p. 681—683.
- Tembrock G.* Acoustic behaviour of mammals.— In: *Acoustic behaviour of animal*. Amsterdam etc., 1963, p. 751—783.
- Tembrock G.* Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität von Lautausserungen bei Säugetieren.— *Ztschr. Säugetierk.*, 1965, Bd. 30, H. 5, S. 257—273.
- Tembrock G.* Ritualisation und akustische Informationsübertragung bei Säugetieren.— *Biol. Zentr.-Bl.*, 1967, Bd. 86, Festschrift zum 65, S. 529—548.
- Tembrock G.* Land Mammals.— In: *Animal communication*. Bloomington, London, 1968, p. 338—404.
- Tembrock G.* Die Lautgebung der Caniden. Eine vergleichende Untersuchung.— *Milv.*, 1976, Bd. 4, H. 1, S. 1—44.
- Tenaza R. R.* Songs, choruses and countersinging of Kloss'gibbons (*Hyllobates klossi*) in Siberut Island, Indonesia.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1976, Bd. 40, H. 1, S. 37—52.
- Terkel J., Damassa D. A., Sawyer Ch. H.* Ultrasonic cries from infant rats stimulate prolactin release in lactating mothers.— *Hormones and Behav.*, 1979, vol. 12, N 1, p. 95—102.
- Theberge J. B., Falls J. B.* Howling as a means of communication in timber wolves.— *Amer. Zool.*, 1967, vol. 7, N 2, p. 331—338.
- Theberge J. B., Pimlot D. H.* Observations of wolves at a rendezvous site in Algonquin Park.— *Canad. Field-Natur.*, 1969, vol. 83, p. 122—128.
- Trillmich F.* Mutual mother-pup recognition in Galapagos fur seals and sea lions: cues used and functional

- significanes.— Behaviour, 1981, vol. 78, N 1/2, p. 21—42.
- Turner L. W. Vocal and escape responses of *Spermophilus beldingi* to predators.— J. Mammal., 1973, vol. 54, N 4, p. 990—993.
- Vaz Ferreira R. Etologia de *Arctcephalus australis* / Zimmermann / («lobo fino») en las islas Uruguay-as.— Trab. sobre islas lobos y lo-bos mar., 1956, N 2, p. 3—22.
- Vend F. A case of convergence in vocal signals between marmosets and birds.— Amer. Natur., 1977, vol. 111, N 980, p. 777—782.
- Vogel C. Acoustical communication among free ranging common Indian langurs (*Presbytis entellus*) in two different habitats of North India.— Amer. J. Phys. Anthropol., 1973, vol. 38, N 2, p. 469—480.
- Walek M. L. Vocalizations of the Black and White Colobus monkey (*Colobus polycomos* Zimmerman 1780).—Amer. J. Phys. Anthropol., 1978, vol. 49, N 2, p. 227—240.
- Walser E. S., Hague P., Walters E. Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breeds of sheep.— Behaviour, 1981, vol. 78, N 3/4, p. 260-272.
- Waring G. H. Sounds and communications of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*).— Anim. Behav., 1966, vol. 14, N 1, p. 177-183.
- Waring G. The blow sound of prong-horns (*Antilocapra americana*). J. Mammal., 1969, vol. 60, N 8, p. 647—648
- Waring G. H. Sound communications of Black-tailed, White-tailed and Gunnison's prairie dogs.— Amer. Midland Natur., 1970, vol. 83, N 1, p. 167—186.
- Watts C. H. S. Vocalizations of nine species of rat (*Rattus*; Muridae).— J. Zool., 1980, vol. 191, N 4, p. 531—555.
- Whitten A. I. The ecology of singing in Kloss gibbons (*Hylobates klossii*) on Siberut Island, Indonesia.— Intern. J. Primatol., 1982, vol. 3, N 1, p. 33-51.
- Wiener F. M., Keast D. N. Experimental study of the propagation of sound over ground.— J. Acoust. Soc. Amer., 1959, vol. 31, N 6, p. 724—733.
- Williams H. W., Sorenson M. W., Thompson P. Antiphonal calling of the tree shrew *Tupaia palovanensis*.— Folia primatol., 1969, vol. 11, p. 200—205.
- Winter P., Handley P., Ploog L., Schott D. Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation.— Behaviour, 1973, vol. 47, N 3/4, p. 230-239.
- Winter M., Rothe H. Darstellung des Lautrepertoires Landaufgezogener Weibbuschelaffchen (*Callithrix jacchus jacchus*) unter besonderer Berücksichtigung der fieBenden ubergange zwischen den einzelnen Lautgruppen.— Primates, 1979 Bd. 20, H. 2, S. 259 - 276.
- Wynne-Edwards C. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh. L.: Oliver and Boyd 1962. 653 p.
- Yerkes R.M., Yerkes F.M. The great apes. New Haven, 1929. 652 p.
- Zeiner A. R., Peeke H.V.S. Habituation of response to distress cries in the rat: Measurement by an in nate suppression technique. Commun Behav. Biol, A, 1969, vol. 3, p. 249—252.
- Zippelius H.-M., Schleidt W. M. Ultraschall-Laute bei jungen Mausen.— Naturwissenschaften, 1956, Bd. 43, H. 21, S. 502.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Материал и методика.....	6
Глава I	
Характер ситуативных изменений акустических реакций и экологические особенности стимуляции как факторы эволюции звуковых сигналов млекопитающих	10
Мотивационно-типологические градиенты звуковых реакций млекопитающих	11
Характер ситуативных изменений предупреждающего об опасности сигнала	15
Экологические особенности стимуляции как фактор эволюции предупреждающего об опасности сигнала	26
Характер ситуативных изменений призывных криков.....	36
Экологические особенности стимуляции как фактор эволюции призывных криков	41
Ситуативные изменения брачных криков настоящих оленей как реакция на комплекс стимулов.....	46
Происхождение двух типов предупреждающего об опасности сигнала из единого мотивационно-типологического ряда звуковых реакций.....	55
Выводы.....	67
Глава II	
Наследование млекопитающими звуковых сигналов	68
Генетическое наследование млекопитающими звуковых сигналов	69
Способность млекопитающих имитировать звуки	73
Выводы	82
Глава III	
Влияние акустических особенностей среды на звуковые сигналы млекопитающих	82
Влияние акустических особенностей биотопов на звуковые сигналы млекопитающих	83
Влияние акустических особенностей атмосферы на звуковые сигналы млекопитающих	85
Выводы	96
Глава IV	
Влияние истории и структуры ареалов на звуковые сигналы млекопитающих	96
Дивергенция сигнала арктических сусликов под влиянием островной изоляции.....	97

Влияние ледниковой изоляции на дивергенцию сигнала красных сурков	103
Влияние истории видового ареала на географическую изменчивость брачных криков настоящих оленей	107
Звуковые сигналы степного и серого сурков в зоне вторичного контакта.....	121
Выводы.....	128
Глава V	
Видовая специфика звуковых сигналов млекопитающих	129
Параллелизмы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки и полевки Брандта	133
Параллелизмы и видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала пищух.....	136
Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразии	145
Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразии	156
Параллелизмы в групповом воле волков, шакалов и койотов . . .	169
Выводы.....	175
Заключение	176
Литература.....	181

Александр Александрович
Никольский

ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
В ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Утверждено к печати
Московским обществом
испытателей природы

Редактор издательства Г. М. Орлова
Художественный редактор Н. Н. Власик
Технический редактор Т. А. Калинина
Корректоры Г. Н. Джиева, В. С. Федечкина

ИБ № 27786

Сдано в набор 20.01.84
Подписано к печати 23.03.84
Т-05634. Формат 60х90 1/16
Бумага типографская № 2
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 12,5 Уч.-изд. л. 14,9 Усл. кр. отт. 12,625
Тираж 1100 экз. Тип. зак. 3661
Цена 2 р. 20 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стр,	Строка	Напечатано	Должно быть
65	26 сн.	знаков	звуков
69	24 сн.	длинная	данная
71	6 сн.	22	23 районы
104	20 св.	работы	

А. А. Никольский