

М.В. РУТОВСКАЯ

# ЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ ПОЛЕВОК ПОДСЕМЕЙСТВА ARVICOLINAE



Москва  
2018

ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ  
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

М.В. Рутовская

ЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ  
ПОЛЕВОК ПОДСЕМЕЙСТВА  
ARVICOLINAE

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2018

УДК 57.026; 591.582; 599.323.5

**М.В. Рутовская.** Звуковая коммуникация полевок подсемейства Arvicolinae. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. 160 с.

Монография посвящена описанию звуковой коммуникации полевок подсемейства Arvicolinae, вокальный репертуар которых включает несколько типов звуковых сигналов, ультразвуковые сигналы детенышей и взрослых особей и не голосовые звуки. Видоспецифичность вокального репертуара заключается как в наборе акустических сигналов, так и в их характеристиках. В книге обсуждаются вопросы формирования вокальных репертуаров отдельных видов и возможные пути эволюции звуковой коммуникации подсемейства.

Книга предназначена для зоологов, интересующихся поведением животных.

Рецензенты:

д.б.н. *Володин И.А.*, вед.н.с. каф. зоологии позвоночных Биофака МГУ  
им. М.В.Ломоносова

проф., д. б. н. *Титов С.В.*, декан фак. физико-математических  
и естественных наук Пензенского ГУ

профессор, д. б. н. *Жигарев И. А.*, зав. каф. зоологии и экологии МПГУ

Научный редактор:

д.б.н. *Котенкова Е.В.*, вед.н.с. лаб. Поведения и поведенческой экологии  
ИПЭЭ РАН

*Монография изготовлена и выпущена при финансовой поддержке гранта  
Российского научного фонда (проект №16-14-10269)*

ISBN 978-5-907099-50-0

© Рутовская М.В., 2018.  
© ИПЭЭ РАН, 2018.  
© ООО “КМК”, издание, 2018.

## ВВЕДЕНИЕ

Природная популяция обладает сложной внутренней структурой (Наумов, 1963; Шилов, 1977), формирование и поддержание которой основано на коммуникативном поведении (Никольский, 1984; Bradbury, Vehrencamp, 1998). Эволюция видов, в том числе их социальность, неразрывно связана с эволюцией внутривидовых коммуникативных процессов, о чем писал еще Ч. Дарвин (1953). Э. Майр (1974) в своей работе «Популяция виды и эволюция» также отмечает роль поведения, в частности коммуникаций, в видообразовании.

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

Первоначально млекопитающие были ночными животными, и их эволюция сильно зависела от обонятельных сигналов (Walker, 1998). Химическая связь остается ведущей сенсорной способностью для получения информации у большинства видов мелких млекопитающих (Doty, 2010; Wyatt, 2014; Kotenkova et al., 2017). По сравнению с хемокоммуникацией звуковая сигнализация – это более молодая сигнальная система, но имеет свою собственную эволюционную историю (Brudzynski, 2010). Исходно основной функцией звуковых сигналов являлась передача информации о состоянии источника сигнала, например, эмоционального или мотивационного состояния (Никольский, 1984). Звуковая коммуникация возникла у наземных позвоночных на основе системы дыхания: звук возникает при

прохождении струи воздуха из легких через осциллирующие клапаны с давлением от 100 до 2000 Па, что зависит от силы дыхательной мускулатуры и объема легких, которые, в свою очередь, зависят от линейного размера животного (Fletcher, 2007). Этот клапан – ларинкс (гортань) исходно возник еще у дышащих воздухом рыб для предохранения нежных мембран и эпителия от повреждений и попадания воды и инородных частиц при глотании в легкие (Negus, 1929). Гортань состоит из хрящей и парных смыкающихся мышц. Последние имеют складки из рыхлой соединительной ткани и называются вокальными связками. Звук образуется за счет модуляции потока воздуха из легких (Berke, Long, 2010). У млекопитающих они управляются 5 мышцами, которые контролируют смыкание связок для защиты бронх и управлением дыхания. При вокализациях в работу вовлекаются дыхательные мышцы и мышцы гортани, с помощью которых регулируется давление воздушного потока, масса и эластичность связок, что необходимо для управления частотой и амплитудой звука (Нох, 2010).

Колебания голосовых связок млекопитающих определяют основную частоту звука, которой обычно соответствует самая нижняя полоса спектра, и кратные ей гармоники, соответствующие частотам колебания их частей. Образовавшийся звук при прохождении через вокальный тракт (глотку, ротовую и носовую полости и дополнительно трахею у птиц), меняется: на выходе мы имеем максимальные частоты (форманты), которые определяются длиной вокального тракта:  $\omega L/c = (2n-1)\pi/2$  в последовательности 1,3,5..., где  $c$  – скорость звука,  $\omega$  – угловая скорость,  $L$  – длина вокального тракта (Fletcher, 2007). Несинхронные колебания голосовых связок приводят к появлению шумовой составляющей в сигнале (Fitch et al., 2002), амплитудная модуляция – к появлению плотноупакованных боковых частот, образующих практически равномерное заполнение спектра (Никольский, 2007а, 2011).

Важной составляющей процесса вокализации является его нервная регуляция. У млекопитающих в производстве звуков участвует ограниченное число участков мозга. Это в первую очередь лимбическая система, особенно поясная извилина нижней поверхности полушария и гипоталамус. Лимбическая система отвечает за эмоции и память. Средний мозг осуществляет иннервацию ларинкса, а каудальный ствол мозга осуществляет координацию дыхания и звукопродукцию (Newman, 2010).

Ч. Дарвин (1953), в дополнение к различным выражениям эмоций у животных и человека, описал эмоциональные вокализации животных как способ передать свой эмоциональный статус. Возможно, что самый первый звуковой сигнал был крик боли, который стал основой для развития различных вокальных адаптаций предупреждения других особей об опас-

ности (Panksepp, 2010). Эмоциональные сигналы имеют широкую изменчивость, подчиняющуюся определенным закономерностям.

М. Кили (Kiley, 1972) показала, что большинство звуков, издаваемых домашними копытными, представляют собой типологические континуумы, выражающие «уровни возбуждения» животных или «основные мотивационные состояния». М. Кили 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 М. Кили, 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».

Другой подход к определению коммуникации – «Коммуникация животных имеет место в тех случаях, если показано, что одно животное оказало влияние на поведение другого. Как правило, влияние, подпадающее под категорию “коммуникации”, опосредуется сигналами, которые животное получает от органов чувств». (Корсини, Ауэрбах, 2006). Этот регуляторный подход был предложен Р. Даукинзом и Дж. Кребсом (Dawkins, Krebs, 1978), которые считали, что естественный отбор должен поддерживать поведение наиболее выгодное для выживания и репродуктивного успеха отдельной особи в большей степени, чем кооперативное поведение. Поэтому они предложили заменить кооперативную концепцию коммуникации (основанной на групповом отборе) на концепцию манипулирования поведением реципиента (поддерживающую отбор на индивидуальном уровне). Суть концепции в том, что особь - источник сигнала с его помощью изменяет поведение реципиента к своей пользе. Согласно этому подходу сигнал содержит информацию, которая не обязательно правдива, а может быть ложной. Однако, в этом случае, если сигнал не принесит пользу реципиенту, то последний на него вообще перестанет реагировать. А тогда коммуникации как таковая не состоится.

Мы будем придерживаться информационного подхода, при котором коммуникация существует тогда, когда животные начинают обмениваться информацией. Обмен информацией предполагает, что сигнал должен быть воспринят реципиентом, а, следовательно, диапазон принимаемого сигнала должен соответствовать чувствительности слухового аппарата реципиента, возможности воспринимать и дифференцировать частотный спектр, а также ритмическую структуру звука (Ehret, Kurt, 2010). Кроме того, акусу-

тические особенности среды, такие, как влажность, сильный ветер, температурные градиенты, а также акустические свойства биотопов, могут накладывать значительные ограничения на распространение звуковых сигналов, особенно, передаваемых на большие расстояния. Так затухание звука максимально при низкой влажности менее 20% и чем выше частота, тем оно больше (Ingard, 1953). Поэтому в аридных зонах в дневное время лучше распространяются более низкие частоты. Так, например, с условиями обитания в пустынях связывают более низкую, чем можно было бы ожидать исходя из размера животного, частоту звуковых сигналов большой песчанки *Rhombomys opimus* (Никольский, 1973; Гольцман и др., 1977). На распространение звука в естественной среде может оказывать влияние ветер, со скоростью превышающий 4 м/с, при которой развивается турбулентность, и среда становится неоднородной. Снизить вероятность потери сигнала в такой ситуации можно путем многократного повторения: при прохождении сигнала, состоящего из серии импульсов, повышается вероятность попадания сигнала в моменты времени с наименьшим затуханием. Таким «ветрозащитным» сигналом, например, обладают два полупустынных вида сусликов — малый *Spermophilus pygmaeus* и желтый *S. fulvus* (Никольский, 1984).

Общность закономерностей, лежащих в основе формирования вокальных реакций у млекопитающих, позволила Е. Мортону (Morton, 1977) сформулировать «мотивационно-структурные правила»: в «поведенческом спектре» Е. Мортон выделил «конечные точки» — «враждебность» и «дружелюбие». Первые выражаются резкими широкополосными звуками, вторые — звуками чистыми и относительно более высокочастотными. При этом Е. Мортон замечает, что эти правила работают при близких контактах. При увеличении дальности передачи акустической информации возникает необходимость повышения помехозащищенности, что приводит к исключению из правил. По мнению Е. Мортон (Morton, 1977), низкие звуки обладают репеллентным действием, так как исходно свойственны крупным животным. Высокие, напротив, привлекающим, поскольку они типичны для детенышей. Г. Ерет (Ehret, 2006) сформулировал правила восприятия звуковых сигналов, в том числе восприятия биологического смысла издаваемых сигналов. Они почти полностью совпадают с обобщениями Е. Мортон (Morton, 1977): (1) относительно высокочастотные тональные звуки, выражающие умиротворение или эмоциональный страх, и вызывают интерес, воспринимаются как “привлекательные”; (2) мягкие, низкочастотные ритмические звуки, выражающие “дружественные” эмоции, которые обычно сопровождают мирные взаимодействия животных в группах, — воспринимаются как знак “сплоченности”; (3) резкие, громкие и шумо-

вые звуки, выражающие агрессивность, вызывают поведение избегания, таким образом, воспринимаются как “отталкивание”.

Существенную деталь в представлении о мотивационно-типологических градиентах внес Дж. Айзенберг (Eisenberg, 1974), на примере звуковой сигнализации представителей подотряда дикобразообразных он показал, что репертуар звуковых сигналов у них представлен двумя системами. Одна отражает три основных «настроения». Вторая, является «индикатором возбуждения», отражая мотивационные уровни источника. Таким образом, признаки сигнала отражают уровень возбуждения источника, но при этом типологический континуум может быть разорван на «функциональные классы», имеющие свои характерные признаки, а уже внутри них признаки континуально варьируют, отражая уровень возбуждения животного.

Появление коммуникации ранние этологи объясняют происхождением сигналов от неспецифического поведения, которое в процессе взаимодействия животных получает информационное и коммуникативное значение (Tinbergen, 1952; Smith, 1977). Это сопровождается процессом *ритуализации*, в результате чего образовавшийся сигнал имеет ряд характеристик, позволяющих реципиенту его точно опознать и адекватно оценить.

Термин «ритуализация» был предложен Дж. Хаксли (Huxley, 1914), который первый заметил, что некоторые действия в процессе филогенеза утрачивают свою собственную, первоначальную функцию и превращаются в чисто символические церемонии, несущие коммуникативную функцию. Его идеи развил Н. Тинберген (Tinbergen, 1952), разработав теорию ритуализации. Он считал, что коммуникативные сигналы могли произойти от, так называемых, движений намерения, смещенной активности или переадресованного поведения.

Чтобы выполнить свою коммуникативную функцию, сигнал должен привлечь внимание реципиента, быть адекватно воспринят им и при переносе через среду, разделяющую партнеров, быть минимально искаженным. Поэтому под давлением естественного отбора в процессе ритуализации те комплексы поведения, которые начинают нести коммуникативную функцию, претерпевают существенные модификации. Во-первых, ритуализованное поведение становится более выразительным и преувеличенным, чем исходная форма активности. Во-вторых, ритуализованные движения становятся строго регламентированными по скорости и амплитуде, то есть приобретают фиксированную интенсивность. За счет этого создается инвариантность сигналов, что увеличивает эффективность передачи информации. В-третьих, ритуализованные движения становятся часто стереотипными, неполными и многократно повторяемыми (Tinbergen, 1952).

Таким образом, параметры сигнала определяются возможностями источника звука и могут модифицироваться под действием направленного отбора, чтобы оптимизировать прохождение его через среду и восприятие его реципиентом. Направленный отбор возможен, в первую очередь, потому, что признаки звуковых сигналов у большинства наземных млекопитающих наследуются генетически. Наследование признаков звуковых сигналов было показано в ряде работ. Первая была Ф. Франк (Frank, 1967), которая обнаружила в гибридных линиях обыкновенной полевки *Microtus arvalis* мутацию, изменяющую крики в агрессивных ситуациях. Полевки издавали трель, либо совсем не издавали звуков, в то время как нормальные зверьки издавали одиночные сигналы. Ф. Франк также показала, что наследование акустического поведения подчиняется законам Менделя. Другой вариант доказательства наследования признаков звукового сигнала предложил П. Винтер с соавторами (Winter et al., 1973). В его эксперименте детеныши белых саймири *Saimiri sciureus* воспитывались самками, оперативным путем лишенными голоса. У детенышей во взрослом состоянии формировался нормальный вокальный репертуар, характерный для данного вида. Способность млекопитающих (мы не рассматриваем такие специализированные группы, как морские млекопитающие и летучие мыши) к обучению и подражанию звуковым сигналам развита плохо, даже у близких родственников человека — обезьян (Козаровицкий, 1965; Ладыгина-Котс, 1965). Однако существуют серьезные различия между способностью животных имитировать новые, а тем более речеподобные звуки, и звуки, мало отличающиеся от тех, которые входят в акустический репертуар вида (Ладыгина-Котс, 1965). По ее наблюдениям, шимпанзе *Pan troglodytes* легко солидаризуется с человеком при воспроизведении последних звуков, заимствованных из обихода самого шимпанзе. Для некоторых видов имитирование звуков сородичей — характерная черта их поведения. Прежде всего, это феномен слияния индивидуальных признаков, при котором звуковые сигналы исполняются синхронно группой особей одного вида. Такая синхронизация была описана в группе палаванских туапай *Tupaia palovanensis* (Williams et al., 1969), в дуетах сиамангов *Symphalangus syndactylus* (Lamprecht, 1970), в групповом воле шакалов *Canis aureus* (Никольский, Поярков, 1979) и у ряда других социальных млекопитающих.

Генетическое наследование признаков звуковых сигналов предполагает, что в процессе эволюции на них может действовать направленный отбор, если эволюционирующая система коммуникации повышает эффективность выживания и репродуктивного успеха вида. И это вопреки тому, что при любой коммуникации животное расходует энергию на производство сигнала, тратит время (вместо, например, кормового поведения или

груминга), во время издавания и восприятия сигнала возрастает риск быть пойманным хищником (Бурлак, 2011).

Однако, объединение особей позволяет оптимизировать использование кормовых ресурсов или убежищ; в группе легче обнаружить опасность и защищаться от хищников и конкурентов по ресурсам, партнеров и потомство; обитание в общем гнезде способствует экономии энергии при коллективной терморегуляции и др. Плата за объединение особей связана с потерями в результате усиления конкуренции за ресурсы или партнеров, риском паразитарных болезней и привлекательностью для хищников (Чабовский, 2006). Коммуникативная система эволюционирует сопряженно с социальной системой вида. Так, Е. Шелли и Д. Блумштейн (Shelley, Blumstein, 2005) для 209 видов грызунов показали, что появление тревожной сигнализации и степень ее сложности коррелируют с дневным образом жизни и степенью социальности вида.

Акустическая коммуникация млекопитающих, также, как и ольфакторная, формирует и поддерживает структуру популяций. При этом сигналы могут работать как консолидирующие и регулирующие внутривидовую интеграцию. Например, акустическая активность волка *Canis lupus* синхронизирует мотивационное состояние объединения в стайный период, регулирует пространственные внутригрупповые отношения (Никольский, Фроммольт, 1989). Другой пример: лежбище морских котиков *Callorhinus ursinus*, структура популяции которых в значительной степени определяется звуковой коммуникацией – набор звуков самцов поддерживает территориальную структуру лежбища (Лисицына, 1981), крики контакта позволяют поддерживать материнско-детские взаимоотношения и находить друг друга после вынужденного разделения, например, если мать уходит на кормление в море (Лисицына, 1980).

С помощью информационного подхода к изучению коммуникации нелегко объяснить случаи, когда коммуникативные сигналы не являются «честными». Например, используя общую закономерность: чем больше животное, тем ниже формантная и основная частоты, – можно виртуально увеличить свой размер, понизив частоту сигнала. Например, у самцов коала обнаружена пара неописанных больших связок внутри плоточного устья, позволяющая им издавать частоту в 20 раз ниже, предсказанной для животного 8 кг веса. Это, по мнению авторов, облегчает идентификацию размера особи, что может служить показателем качества самца (Charlton et al., 2007). Изучая роль сигналов в половом выборе, А. Захави (Zahavi, 1975) пытался решить дилемму честной коммуникации: самка выбирает самца высокого качества по его сигналам, но самец низкого качества тоже может дать сигнал «нечестный», говорящий о его высоком качестве, и будет выбран самкой. Тогда

сигнал перестает нести информацию о высоком качестве самца и не будет поддержан отбором. А. Захави (Zahavi, 1975) предложил теорию гандикапа, в которой только самец высокого класса может позволить себе давать гипертрофированную информацию о своем качестве, поскольку это затратно и увеличивает риски гибели от хищника. Однако, в этом случае его сигнал уже становится «честным». В настоящее время существует уже несколько теорий, рассматривающих эволюцию коммуникативных сигналов с точки зрения их «честности» и цены, и условий естественного группового или индивидуального отбора (Searcy, Nowicki, 2005).

Все перечисленные теории рассматривают эволюцию сигнала, в котором определяющую роль играет направленный естественный отбор, приводящий к специализации коммуникативных сигналов. Отдельный интерес представляют предупреждающие об опасности сигналы, модельной группой исследования которых оказались наземные белычьи (Никольский, 1980; Blumstein, 2007). Интереснейшей моделью роли филогенетической истории вида в эволюции коммуникации оказались подвиды благородного оленя *Cervus elaphus*, у которых признаки акустических сигналов (рева) отражают историю распространения (Никольский и др., 1979). Этот пример говорит о том, что изменчивость параметров звукового сигнала не обязательно является следствием направленного отбора их признаков. П. Камбелл с соавторами (Campbell et al., 2010) доказали на примере поющей мыши (*Scotinomys teguina* и *S. xerampelinus*), что географическая изменчивость рекламной песни (advertisement song) является результатом дрейфа генов, а не адаптацией к условиям обитания. Таким образом, географическая изменчивость, видовая специфика вокального репертуара вида может быть, как результатом направленного отбора, так и побочным результатом эволюции вида, прямо не связанной с коммуникационным процессом (например, объясняться дрейфом генов или изменениями, сцепленными с морфологическими адаптациями вида).

Традиционно эволюционные построения строятся на результатах сравнительной анатомии и морфологии, а теперь и молекулярно-генетических методов, рассматривающих животных разной степени родства. После того, как филогенетические связи между таксономическими группами установлены, сравнение поведенческих признаков может дать сведения об их эволюции (Хайнд, 1975). Для попытки описания процесса эволюции коммуникативной системы идеально подходит подсемейство Arvicolinae – большая группа видов полевок, с разной степенью родства.

Полевки подсемейства Arvicolinae – мелкие грызуны Палеарктики, большая часть видов которого представлена на территории бывшего Советского Союза. Все виды полевок растительноядные, активны в течение кругло-

го года. Большая часть видов приспособлена к норному образу жизни. В связи с этим полевки имеют вальковатую форму тела с укороченными хвостом, конечностями и наружным ухом, и более слабой дифференцировкой мехового покрова (Громов, Поляков, 1977). Схожее строение тела определяет достаточно близкий репертуар двигательных реакций и элементов социальных взаимодействий (Johst, 1967). Однако широкое распространение повсеместно в северном полушарии в пределах Голарктики (Громов, Поляков, 1977) определяет большое разнообразие условий обитания, и как следствие большое разнообразие пространственного распределения и социальной структуры популяций (Громов, 2008) от одиночно-территориальных, до семейно-групповых, при высокой плотности скопления которых их поселения можно назвать колониями.

Непосредственными предками микротин были полевкозубые хомяки из трех вымерших родов, жившие в Европе в мио-плиоцене. В позднем плиоцене-голоцене были сформированы современные ареалы ныне живущих видов. В плейстоцене мы наблюдаем быструю эволюцию и родовую дифференциацию микротин, особенно в Старом Свете (Громов, Поляков, 1977). Широкое распространение, и как следствие большая географическая изменчивость многих видов, продолжающийся процесс эволюции и радиации этой группы являются причиной того, что в таксономии этой группы млекопитающих остается много спорных вопросов. Разные авторы многие спорные виды относят к разным под родам, а иногда и родам. Так в современной систематике (Павлинов, 2006; Carleton, Musser, 2005), в подсемейство Arvicolinae включили слепушонок (род *Ellobius*), который И.М. Громов и И.Я. Поляков (1977) рассматривали в качестве отдельного подсемейства. И.М. Громов и И.Я. Поляков выделяли ныне существующих 7 триб: Prometheomyni (прометеевы полевки), Ondatrini (ондатры), Clethrionomyni (лесные полевки), Lagurini (пеструшки), Dicrostonyxini (копытные лемминги), Lemmini (настоящие лемминги) и Microtini (серые полевки). И.Я. Павлинов (2006) уменьшил число триб. Неизменной осталась триба настоящих леммингов. Из трибы Microtini он выделил отдельную трибу Phenacomys (Североамериканские полевки). Остальные серые полевки объединены с трибой Ondatrini в трибу Arvicolini. А все остальные трибы объединены с прометеевыми полевками в трибе Prometheomyni. Вместе со слепушонками (триба Ellobiusini) получается 5 триб. Дж. Карлетон и М. Мюссер (Carleton, Musser, 2005) наоборот увеличили число триб до 12, выделив в самостоятельные трибы немногочисленные группы: Neofibrini, Pliomyni, Phenacomyni и Phenacomys. Всего подсемейство объединяет около 150 видов полевок, относящихся к 30–33 родам, группируемых в 10–11 триб (Павлинов, Лисовский, 2012)

Различия в систематике группы у разных авторов является следствием отсутствия четкого представления о филогенетических отношениях в этой группе. Новые молекулярные данные, рассмотренные в палеонтологическом контексте (Абрамсон и др., 2009а), позволяют выделить следующие основные этапы диверсификации группы. Первая радиация подсемейства: базальная имеет позднемиоценовый возраст, что согласуется с палеонтологическими данными, согласно которым наиболее примитивные бесспорные представители группы появились около 7.0 млн. лет назад в понтических отложениях Восточной Европы. Вторая радиация соответствует обособлению предков современных *Clethrionomys*, время которого по молекулярным данным соответствует самому концу миоцена – началу плиоцена. Дивергенция клетриномиин от общего ствола полевок была после первого (базального) этапа радиации, но перед радиацией микротин–лагурин–слепушонок. Исходя из распространения современных представителей и палеонтологических данных, можно предположить, что центром происхождения группы была Восточная Азия, а исходным типом местообитаний – равнинные и горные леса. Третья радиация полевок включает дивергенцию *Lagurini/Ellobiusini/Arvicolini*, время которой предположительно относится к раннему плиоцену. Из этого следует, что общим предком этой группы могли быть палеарктические полевки примимомисного уровня организации. *Lagurini* и *Arvicolini* развивались по магистральному пути эволюции подсемейства, все более приспосабливаясь к питанию вегетативными частями травянистых растений и осваивая преимущественно луговые (*Arvicolini*) и степные (*Lagurini*) ландшафты. *Ellobiusini* демонстрирует замечательный пример быстрых эволюционных адаптивных преобразований, обусловленных приспособлением к иному, подземному образу жизни и включающих, в частности, упрощение строения коренных зубов, перестройку черепа и конечностей. Быстрая адаптивная эволюция явилась причиной объективных трудностей в определении филогенетического положения слепушонок по классическим морфологическим данным. Не разрешен пока порядок филиации для базальной, или “первой” радиации (*Ondatrini*, *Prometheomyini*, *Dicrostonychini*, *Lemmini*) (Абрамсон и др., 2009б).

Цель работы – сравнить анализ звуковой сигнализации видов полевок разных систематических таксонов, имеющих разную экологию, социальную структуру, что позволит оценить роль разных факторов на формирование их вокального репертуара в эволюционном процессе.

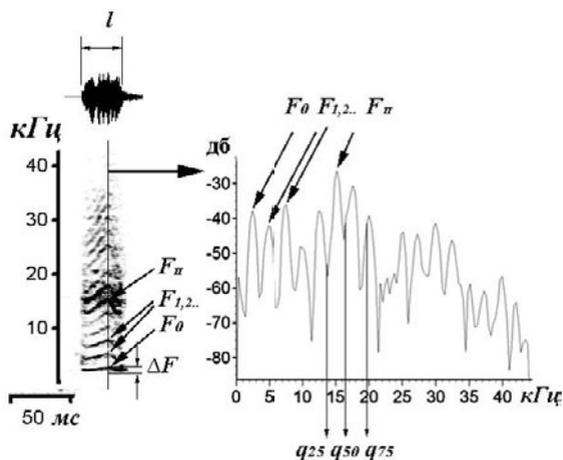
## ГЛАВА 1.

### МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Звуковая сигнализация млекопитающих является разделом относительно молодой науки – биоакустики, которая стала бурно развиваться с появлением методов регистрации и анализа звуков. Свое признание эта отрасль науки получила в 1956 году на I Биоакустическом конгрессе в Пенсильвании (США). Область биоакустики – изучение роли звука как средства передачи информации в мире живых существ, изучение способов звуковой связи между животными в природе, механизмы образования и восприятия звуков, а также принципы кодирования и декодирования передаваемой информации. В нашей работе мы будем сфокусированы на звуковых сигналах, их физических характеристиках и их роли в жизни полевок, не касаясь морфологии излучающих и принимающих сигнал систем. Описание звуковых сигналов требует использования ряда терминов физической акустики.

Звук – это колебание частиц упругой среды, которые распространяются в пространстве в виде звуковых волн. Основными характеристиками звуковой волны является частота колебаний и их амплитуда (Романенко, 1974). Вокализация, в большинстве случаев, представляет собой сложный сигнал. Согласно теореме Фурье, любое сложное колебание может быть представлено как сумма простых (гармонических) колебаний (гармоник), периоды или частоты которых кратны основному периоду или частоте сложного колебания. Совокупность простых колебаний, на которые можно разложить данное сложное колебание, называется его гармоническим спектром. Для измерения параметров сигнала проводят спектральный анализ, результатом которого бывает получены сонограммы – визуализированное трехмерное представление звука, в котором вертикальная ось представляет собой ось частот, горизонтальная – ось времени, а энергия сигнала, пропорциональная амплитуде колебания волны соответствующей частоты, выражена в плотности зачернения (Романенко, 1974).

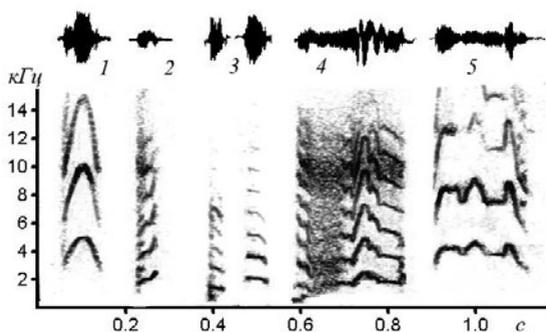
Спектр гармонического сигнала включает основную частоту ( $F_0$ ) и его гармоники ( $F_1$ ,  $F_2$  и так далее), кратные по своему значению основной частоте (рис.1).



**Рис. 1.** Сонограмма и осциллограмма дистресс-сигнала рыжей полевки *Myodes glareolus* (слева) и график его энергетического спектра по линии максимальной частоты модуляции (справа). Изменяемые параметры:  $l$  – длительность сигнала, с;  $F_0$  – максимальная основная частота, кГц;  $F_{1,2..}$  – первая, вторая и т.д. гармоники, кГц;  $F_n$  – пиковая частота, кГц;  $\Delta F$  – глубина модуляции, кГц;  $q_{25}$  – квартиль 25%, кГц;  $q_{50}$  – квартиль 50%, кГц;  $q_{75}$  – квартиль 75%, кГц.

Согласно теории источника-фильтра (Фант, 1964; Taylor, Reby, 2010) основная частота в вокализациях млекопитающих генерируется вибрацией голосовых связок в гортани (источнике). Впоследствии, при прохождении через вокальный тракт (включающего полость глотки, ротовую и иногда носовую полость), звук подвергается процессу акустической фильтрации, ведущей к образованию резонансов вокального тракта (формант). Формантные частоты связаны обратной зависимостью с длиной вокального тракта (Fitch, Reby, 2001; Taylor, Reby, 2010). В гармоническом сигнале в результате резонанса выделяются отдельные гармоники, имеющие максимальную амплитуду, соответственно частоту, имеющую максимальную амплитуду, будем называть пиковой (доминантной) частотой ( $F_n$ ) (рис. 1).

Характер натяжения, масса, размеры и форма голосовых связок может приводить к изменению основной частоты во времени, то есть к модуляции частоты (Fletcher, 2007). В простых случаях модуляция частоты может не быть выражена или характеристика частотной модуляции имеет  $\cap$ -образную форму. Такая характеристика модуляции основной частоты сигналов у млекопитающих встречается часто и может рассматриваться как примитивный признак, при котором существует функциональная связь между частотой и длительностью. Она препятствует у этих видов формированию



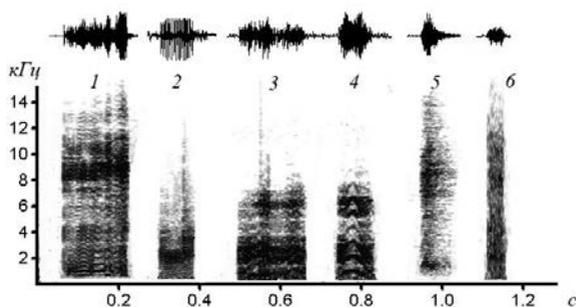
**Рис. 2.** Примеры вариантов модуляции основной частоты дистресс-сигналов полевок. 1 –  $\cup$ -образной (подковообразная) характеристика, степная пеструшка *Lagurus lagurus*, 2 – повышение основной частоты, обыкновенная полевка *Microtus arvalis*, 3 – понижение основной частоты, дальневосточная полевка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

иной характеристики частотной модуляции, чем параболическая (или близкая к ней) кривая, что было показано для предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки и полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* (Никольский, 1979). При нарушении такой связи, частотная модуляция может иметь более сложные формы модуляции (рис.2) (Никольский, 1984).

Для оценки степени модуляции сигнала мы вводим понятия глубины частотной модуляции, которая определяется как разница между максимальным и минимальным значениями основной частоты сигнала ( $\Delta F$ ) (рис. 1).

Звуки имеющие широкий диапазон частот являются шумовыми. Шумовой компонент может образовываться при несинхронной работе связок, при этом гармонические составляющие выделяются и их можно измерить (Fitch et al., 2002) (рис. 3.4), и в результате появления амплитудной модуляции сигнала, в результате которой образуется много плотноупакованных боковых частот, образующих практически равномерное заполнение спектра (рис. 3.1) (Никольский, 2007а, 2011; Никольский, Рутовская, 2011). Сходные шумовые сигналы образуются в результате турбулентности при прохождении голосового тракта (Володина, Володин, 2001).

К смешанным по структуре сигналам мы относили звуки, включающие как гармонические, так и шумовые компоненты. Другой тип смешанных сигналов образуется, если гармонические и шумовые звуки чередуются, переходя из одного в другой (рис. 2.4 и 3.3-4). Спектр шумовых сигналов неоднороден по амплитуде: более темные участки на сонограммах отража-



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

ют форманты – диапазон частот, усиленных в процессе прохождения голового тракта в результате резонанса (Фант, 1964; Taylor, Reby, 2010).

Для оценки распределения энергии по частотному спектру измеряют квартили, которые делят спектр на 4 части: три квартиля спектра (нижняя, средняя и верхняя) – это частоты ниже которых находится 25, 50 и 75% всей энергии спектра соответственно. Неравномерность распределения энергии по частотному спектру отражает параметр «энтропия»: соотношение шумовой и гармонической энергии в энергетическом спектре. Он вычисляется как отношение геометрического среднего к арифметической средней энергии спектра. «Энтропия» является количественным выражением того, насколько преобладает гармоническая или шумовая составляющая. Теоретически «энтропия» тонального сигнала  $e = 0$ , широкополосного с равномерным заполнением спектра –  $e = 1$ .

Совокупность разных звуков, характерных для конкретного вида, мы называем *вокальным репертуаром* этого вида. Выделение отдельных звуковых сигналов в некоторых случаях представляет определенную трудность. Существует два подхода к выделению конкретных сигналов – структурный и функциональный. При структурном подходе критерием для выделения сигналов являются особенности структуры и параметров сигналов, напри-

мер, форма модуляции сигнала, наличие или отсутствие шумовой составляющей. В такой ситуации авторы выделяют целый ряд звуков, издающихся в сходных ситуациях. Так у монгольской песчанки *Meriones unguiculatus* были выделены три звука, отражающие уровень возбуждения особи (Ter-Mikaelian et al., 2012), или 4 слога (Kobayasi, Riquimaroux, 2012), два из которых демонстрировали песчанки при конкуренции за пищу (Nishiyama, et al., 2011). В природной колонии эти слоги часто встречались в разных комбинациях друг с другом и с ультразвуковым сигналом (Kobayasi, Riquimaroux, 2012). У большой песчанки при агрессивных взаимодействиях И.А. Володин с соавт. (1994) выделил 5 сигналов, различающихся по длительности и частотным характеристикам, причем кричит проигравший зверек при прямой агрессии и реже при угрозе без взаимодействия с партнером (Володин, Гольцман, 2000). Напротив, светлая песчанка *Gerbillus perpallidus* акустически в 4 раза активнее при угрозе, чем при прямой агрессии (Володин, Гольцман, 2000). У флоридского лесного хомяка *Neotoma floridana smalli* выделено три сигнала при стрессовых ситуациях высокий писк, писк и широкополосный «скрип», примерно одинаковые по длительности, но разные по пиковой частоте и структуре (Soltis et al., 2012). Именно наличие таких структурных различий дает основание некоторым авторам описывать целый ряд сигналов как самостоятельные, хотя особь издает их в сходных ситуациях. Характер изменчивости (Володина, Володин, 2001; Briefer, 2012) этих звуков позволяет говорить, что эти сигналы отражают эмоциональное состояние при разной степени дискомфорта особи (Рутовская, 1998, 2015; Brudzynski, 2007; Portfors, 2007). Такие сигналы могут встречаться в агрессивных взаимодействиях при половых и дружелюбных контактах. Однако в последнем случае они, как правило, низкоамплитудные (Giannoni et al., 1997; Рутовская, 2015). Низкоамплитудные звуки короче и ниже по пиковой, но не по основной частоте, чем средние по интенсивности и высокоамплитудные сигналы (Gustison, Townsend, 2015). Эти закономерности могут быть результатом структурных ограничений, связанных с увеличением внутриглоточного давления (Taylor et al., 2015).

Другой подход – разделение звуков по ситуативной привязке, которая, с определенной долей вероятности, может дать нам возможность оценить функциональное значение сигнала. Такой подход дает больше возможности оценить биологический смысл коммуникации, хотя отдельные сигналы могут иметь мультифункциональное значение (Brennan et al., 1999; Musolf et al., 2010; Kalcounis-Rueppell, Petric, 2013). При этом подходе можно объединять звуки, имеющие иногда разную структуру, но сходное функциональное значение. Характерным примером являются сигналы, отражающие эмоциональное состояние животного: с увеличением напряженности ситу-

ации (сокращение дистанции, концентрация внимания на партнере), увеличивается глубина модуляции (Володин и др., 1994, Voinilowitch et al., 2004; Рutowская, 2015), появляются такие нелинейные характеристики, как субгармоники и шумовые компоненты (Soltis et al., 2012), возникающие как в результате несинхронной работы голосовых связок – детерминированный хаос (Fitch et al., 2002), так и в результате амплитудной модуляции, при которой образуются боковые частоты, заполняющие полностью весь спектр сигнала (Никольский, 2011; Никольский, Рutowская, 2011). Мы будем придерживаться второго подхода.

Для выявления функционального значения звуков мы проводили наблюдения за особями некоторых видов в экспериментальных группах, сформированных по стандартизированной методике (Соколов и др., 1987, 1988). Всего было проанализировано около 7 тысяч часов наблюдений за 117 группами 14 видов полевок, в том числе были использованы необработанные материалы М.А. Сербенюка, Т.М. Галаниной, Л.Н. Сулеймановой и Е.Э. Логвеновой. Группы формировали из 2–3 самок и 3–4 самцов (в начале эксперимента группа всегда состояла из 6 особей). Зверьки были индивидуально мечены выстриганием шерсти. До помещения в экспериментальный полигон лесных полевок держали изолировано, серых полевок держали однополовыми группами с возраста около 3 недель. За поведением зверьков визуально наблюдали в вольерах площадью 1, 6 или 36 м<sup>2</sup> в период наибольшей активности особей, как правило, в темное время суток. В вольеры помещали 7 убежищ, поилку, кормушку, и ветки деревьев для усложнения пространства. Расположение элементов в вольере обеспечивало возможность визуального наблюдения и распознавания меток. В процессе наблюдений регистрировали двигательную активность зверьков с точностью до 1 минуты методом сплошного протоколирования (Попов, Ильченко, 2008), все их взаимодействия и фиксировали контакты, при которых полевки издавали звуковые сигналы. Длительность каждого эксперимента продолжалась не менее месяца, за это время проводили от 8 наблюдений продолжительностью от 3 до 10 часов. В конце серии наблюдений в группу подсаживали «чужака» самку или «чужака» самца и регистрировали реакцию на них особей-резидентов.

Выделяли следующие типы взаимодействий между полевками:

- а) жесткие агрессивные контакты – преследования, нападения (выпады), клубки, укусы и боксирования;
- б) мягкие агрессивные контакты – выпады лапами при подходе другой особи, вставания, отталкивания;
- в) опознавательные – назо-назальные, назо-анальные и обнюхивания других частей тела. Это взаимодействие считалось самостоятельным взаи-

модействием, если после обнюхиваний зверьки расходились, не демонстрируя ни агрессивного, ни дружелюбного поведения. Однако часто взаимное обнюхивание предшествовало другому поведению, в таком случае контакт относили к тому типу поведения, который следовал за обнюхиванием;

г) дружелюбное поведение – сидение рядом, груминг, следование;

д) избегание контакта;

е) половое поведение – садки, следование в половом контексте, спаривание;

ж) оборона убежища – взаимодействие, при котором один зверек пытается войти в убежище, а другой его не пускает. Этот тип контактов часто сопровождается звуками. Причем под этот тип попадают контакты, взаимодействующие зверьки в которых имеют разную мотивацию: агрессивную, исследовательскую и половую. В первом случае чаще всего преследуемый зверек укрывается в убежище и пытается не пустить туда агрессора. Если ему это не удается, в убежище происходит драка и преследуемый зверек убегает. Во втором случае, как правило, особь обследует вход в убежище, а зверек, находящийся внутри, начинает гнездо защищать. В последнем случае, самец пытается проникнуть в убежище к самке, особенно настойчиво этот тип взаимодействия встречается, если самка в эструсе. За основу типологизация взаимодействий взято описание поведения зверьков рода *Clethrionomys* (ныне *Myodes*), сделанное В. Джостом (Johst, 1967).

Социальное положение зверьков в группе определяли по соотношению инициированных ими и направленных на них агрессивных взаимодействий (Гольцман, 1983). Доминантом считали зверька, атаковавшего всех членов группы, но на которого не было направлено агрессивных взаимодействий со стороны других особей. Субдоминантами считали особь, которая подвергалась нападению, главным образом, со стороны доминанта, но в свою очередь атаковала остальных членов группы. Подчиненные самцы крайне редко инициировали агрессивные контакты. Самки могли вести себя агрессивно друг к другу, и тогда выделяли агрессивную и неагрессивную самку, или практически не взаимодействовать или взаимодействовать дружелюбно. Статус таких самок определяли, как нейтральный. То же относилось и к особям ряда видов серых полевков, у которых во взаимоотношениях в группах агрессивных взаимодействий не наблюдали, и доминирующую особь выделить было невозможно. В этом случае доминантам считали особь, которая выделялась наибольшей агрессией по отношению к «чу-жаку».

Для оценки акустического поведения полевков мы вводим понятие «акустическая активность», которую рассчитывали по следующей формуле:

$$AA = Na/No * 100\%$$

где  $N_a$  – число взаимодействий, сопровождающихся звуковыми сигналами,  $N_o$  – общее число всех взаимодействий между особями за один период наблюдений.

Кроме общей акустической активности, рассчитывали частные значения АА, характеризующие отдельные типы или элементы поведения.

Для описания звуковых сигналов полевок использовали коллекцию голосов, собранную нами в период с 1981 по 2009 год на разной аппаратуре: до 2001 года на катушечных и кассетных магнитофонах, с 2001 года на цифровом магнитофоне Tascam NoDA-P1 с микрофоном SENNHEISER МКН 416 Р48 с частотой дискретизации 48 кГц. Звуковые сигналы полевок были записаны в двух контекстах: при взятии в руки, что имитировало агрессивные взаимодействия или нападение хищника, и при попарном ссаживании самца с самкой для записи сигналов ухаживания. Магнитные записи были оцифрованы на персональном компьютере Pentium IV с профессиональной звуковой картой DMX 6 Fire и проанализированы с помощью профессиональной программы Avisoft SASLab pro версии 4.2. Частота дискретизации при оцифровке 44.1 кГц. При построении спектрограмм использовали окно Хэмминга, длину Быстрого Преобразования Фурье, равную 512 точкам, величину перекрытия по частотной оси – 100%, а по временной оси – 87.5%. Измеряли длительность сигнала с помощью экранного курсора в окне спектрограммы. Ряд параметров измеряли в автоматическом режиме: средние по сигналу значения пиковой частоты, трех квартилей (25%, 50% и 75%) и «энтропии». Максимальную основную частоту модулированного по частоте сигнала (далее по тексту – основная частота) мерили гармоническим курсором по графику энергетического спектра (логарифмическому, в координатах частота (кГц) – амплитуда (Дб)) на срезе, построенном в точке максимального значения модулированного сигнала. Глубину частотной модуляции измеряли, как разницу между максимальным и минимальным значением основной частоты (рис.1). Минимальную основную частоту измеряли на срезе, построенном в точке минимального значения модулированного сигнала, которая обычно являлась началом или концом звука.

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

или ключи для распознавания, которые тестировали на второй половине выборки.

Содержание полевок, наблюдения за группами и сбор коллекций головок полевок проводили на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН в ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» с 1981 года используя коллекции лесных полевок к.б.н. М.А. Сербенюка и к.б.н. О.В. Осиповой и живой коллекции серых полевок Ю.М. Ковальской. Записи некоторых видов серых полевок были сделаны в виварии Биологического факультета Латвийского университета по любезному приглашению д.б.н. Т.А. Зоренко. Отдельные виды полевок были предоставлены для работы к.б.н. Г.Н. Тихоновой, д.б.н. С.В. Найденко, к.б.н. А.В. Сморгачевой. Запись сигналов лемминга Виноградова была сделана к.б.н. Н.Г. Овсяниковым на о. Врангеля. Записи предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта и узкочерепной полевки любезно предоставлены из своей коллекции звуков млекопитающих, записанных в природе, д.б.н. А.А. Никольским.

В данной книге мы придерживаемся систематики, принятой в последней сводке млекопитающих России И.Я. Павлинова и А.А. Лисовского (2012). За время моей работы с полевками подсемейства Arvicolinae для многих видов систематики не только меняли родовые-подродовые статусы, но и меняли видовые названия. Поэтому в публикациях разных годов латинские названия некоторых видов не совпадают. Так род лесных полевок *Clethrionomys* сейчас обозначается латынью *Myodes*, хотя старое название остается валидным. Однако, из этого рода сейчас выделяют в качестве самостоятельного род *Craseomys*, к которому относятся красносерые и шикотанские полевки. В свою очередь вид шикотанских полевок, который в ранних работах обозначался латынью *Clethrionomys sikotanensis*, в последней систематике объединяют с японской полевкой, и она имеет латинское название *Craseomys rex*. Самостоятельный родовой статус сейчас получили бывшие подроды рода *Microtus*: *Terricola* и *Alexandromys*. Причем полевку-экономку (бывшую *Microtus oeconomus*), ранее выделяемую в самостоятельный подрод *Pallasiiinus* (Павлинов, 2006), И.Я. Павлинов и А.А. Лисовский (2012) сейчас относят к роду *Alexandromys*. Поменяла свое родовое название и узкочерепная полевка (*Microtus (Stenocranium) gregalis*) – в том же подродовом статусе сейчас ее относят к роду *Lasiopodomys*. Восточноевропейская полевка *Microtus rossiaemeridionalis* некоторое время по латыни называлась *Microtus levis* (Павлинов, 2006), но сейчас ей вернули исходное название. Полевка Гюнтера *Microtus (Sumeriomys) guentheri* была разделена на два вида *Microtus guentheri* (восточная Анатолия) и *Microtus hartingi* (западная Анатолия и Балканы). В статье Pandourski, 2011 речь идет о *Microtus hartingi*, как и тот вид, с которым мы работаем.

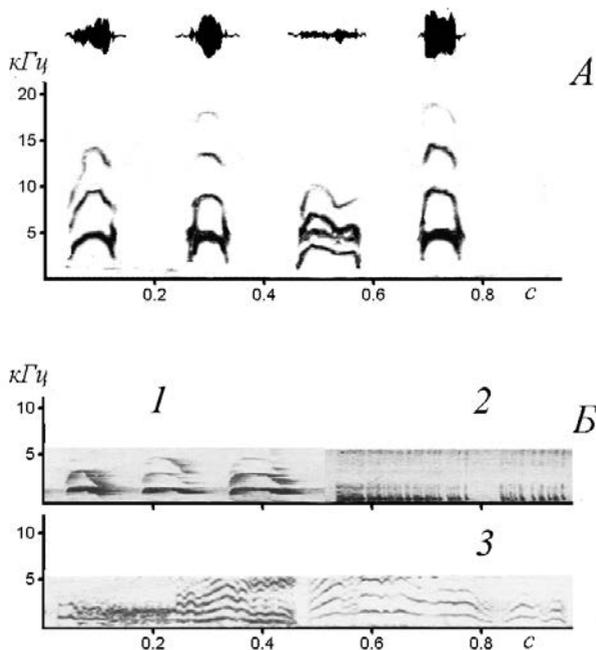
## ГЛАВА 2.

### ВОКАЛЬНАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ ПОЛЕВОК В ЗВУКОВОМ ДИАПАЗОНЕ

Мышевидные грызуны активно используют акустический канал коммуникации. Акустическая составляющая есть в обязательном порядке при материнско-детских взаимоотношениях, что способствует материнской заботе и большей вероятности выживания детенышей. Эмоциональный сигнал, наиболее часто встречающийся при агрессивных взаимодействиях, может играть регулируемую роль для эмоциональной синхронизации в группе. Практически у всех видов звуковая сигнализация при половом поведении помогает успешному спариванию и синхронизации половых партнеров, хотя она и не является необходимой для успешного спаривания. Среди мышевидных грызунов полевки относительно молчаливые животные, хотя отдельные виды издают звуки в разных поведенческих ситуациях: при агрессивном и дружелюбном поведении, половом, территориальном и при наличии опасности. Звуковая сигнализация взрослых полевок практически не привлекала внимание исследователей. С. Гианони с соавторами (Giannoni et al., 1997) дали полное описание звуковой коммуникации двух видов полевок подрода *Terricola*: средиземноморской *Microtus (T.) duodecimcostatus* и пиренейской *M. (T.) gerbei* полевок. Такое же полное описание дано и для копытного лемминга Ричардсона *Dicrostonyx groenlandicus richardsoni* (Brooks, Banks, 1973). Абсолютно для всех изученных видов мы регистрировали один сигнал – писк (дистресс-сигнал), который сопровождал разную степень дискомфорта у животных и наиболее часто встречался при агрессивных взаимодействиях со стороны атакованной особи.

#### Дистресс-сигнал (писк) у представителей 10 родов полевок подсемейства Arvicolinae

Род копытные лемминги *Dicrostonyx* Gloger, 1841, включает до 8 видов, обитающих в открытых пространствах тундры и лесотундры Голарктики и многих полярных островов (Павлинов, 2006). Дистресс-сигналы (писки)



**Рис. 4.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок рода *Dicrostonyx*: *A* – лемминг Виноградова *D. vinogradovi*; *B* – лемминг Ричардсона *D. groenlandicus richardsoni*, 1 – визги, 2 – скрипы, 3 – пронзительные крики (*B* – модифицированный рисунок из статьи Brooks, Banks, 1973).

описаны для лемминга Виноградова *Dicrostonyx vinogradovi* Ognev, 1948 по записи 1981 года, сделанной Н.Г. Овсяниковым в природных условиях на о. Врангель, всего 5 сигналов, пол зверька неизвестен. Звуки издавал лемминг при приближении атакующего зверька. Это короткие гармонические сигналы, у которых можно выделить 3–4 гармоники (табл. 1, рис. 4), с большой глубиной модуляции  $2.4 \pm 0.3$  кГц. Пиковая частота расположена на основной частоте или 1-й гармонике. Звук не имеет шумового компонента и среднее значение «энтропии» небольшое:  $0.214 \pm 0.015$ .

Более полно описаны звуковые сигналы для гренландского копытного лемминга Ричардсона (Brooks, Banks, 1973). При агрессивном поведении был выделен комплекс из визгов, криков, скрипов, которые были связаны со страхом зверьков во время агрессивного поведения. Визги и крики также представляют собой гармонические сигналы с модуляцией основной частоты (табл. 1, рис. 4). Однако, по сравнению с леммингом Виноградова, сигналы более длительные, и с более низкой основной частотой. Скрипы имеют

**Таблица 1.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Dicrostonyx*

Вид	Подвид, место отлова (записи)	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Dicrostonyx vinogradovi</i> <sup>1</sup>	о. Врангеля	?	1	5	0.09 ± 0.01	4.5 ± 0.1	4.4
<i>Dicrostonyx groenlandicus richardsoni</i> <sup>2</sup>	Manitoba, Churchill	сц		69	0.15 ± 0.01	1.1 ± 0.1	
		ск		38	0.25 ± 0.02	0.8 ± 0.1	

Источник: <sup>1</sup> Рutowская, 2015; <sup>2</sup> Brooks, Banks, 1973.

широкополосную структуру с основной частотой около 200 Гц и пиковой частотой 0.5–1.4 кГц. Все перечисленные сигналы авторы объединяют в комплексе, так как они встречаются попеременно в сходных ситуациях.

Род лесные полевки *Myodes (Clethrionomys)* Pallas, 1811 включает 5 видов, обитающих в смешанных и таежных лесах Евразии и Северной Америки, а также населяют горные леса Джунгарского Алатау и северного Тянь-Шаня (Павлинов, Лисовский, 2012). Нам было доступно для описания звуковой сигнализации 4 вида этого рода. Причем два вида: рыжая *Myodes glareolus* Schreber, 1780 и красная полевки *Myodes rutilus* Pallas, 1779 являются видами с широким ареалом и наличием ряда подвидовых форм. Для рыжей полевки мы анализировали дистресс-сигналы двух подвидов из трех популяций, для красной полевки – 3-х подвидов из 4-х популяций. Тяньшанская полевка *Myodes centralis* Miller, 1906 была отловлена в двух географических точках. Полевки Гаппера *Myodes gapperi* Vigors, 1830 были любезно присланы Ф. Джаннетом в 1984–1985 годах из штата Миннесота, США.

Дистресс-сигналы лесных полевок – короткие звуки 0.03–0.07 с, с низкой основной частотой от 0.8 до 1.5 кГц и большим числом выраженных гармоник с неглубокой частотной модуляцией (табл. 2, рис. 5). Для дистресс-сигналов лесных полевок характерно наличие шумовой составляющей и довольно высокой пиковой частоты. Так пиковая частота дистресс-сигналов рыжих и красных полевок составляет 7–8 кГц, полевки Гаппера 5–6 кГц. Исключением являются характеристики дистресс-сигналов тяньшанской полевки, у которой звуки более короткие, основная частота расположена в районе 3–4 кГц, напротив пиковая частота может быть даже ниже 2.4–3.5 кГц. Шумовая составляющая выражена в меньшей степени, что отражается в самых низких значениях энтропии: 0.499–0.520 по сравнению с таковой рыжих и красных – 0.620–0.710 (Рutowская, 2015).

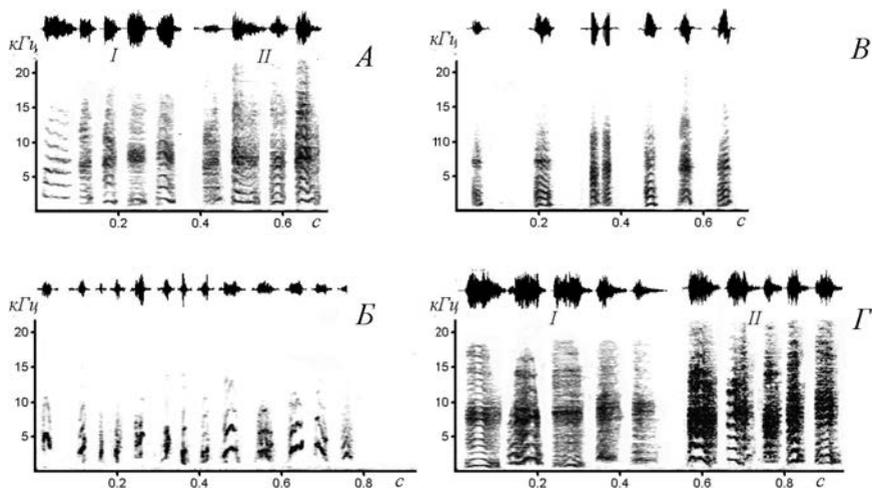
Подвидовые различия дистресс-сигналов рыжих полевок проявляются в более высокой пиковой частоте: подвид *M. g. suecicus* имеет более высо-

**Таблица 2.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Myodes*

Вид	Подвид, место отлова	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Myodes glareolus</i>	<i>M. g. suecicus</i> <sup>1</sup> Урал, зап. «Дежкин камень»	сц	3	62	0.04 ± 0.01	1.8 ± 0.1	8.1
		ск	2	78	0.05 ± 0.01	1.8 ± 0.1	7.6
	<i>M. g. suecicus</i> <sup>2</sup> Тверская обл.	ск	9+7	78	0.05 ± 0.01	1.5 ± 0.1	7.6
	<i>M. g. saianicus</i> <sup>1</sup> Томская обл., Кривошеинский район, Першинский заказник	сц	10	200	0.04 ± 0.01	1.7 ± 0.1	7.2
ск		10	200	0.04 ± 0.01	1.7 ± 0.1	7.5	
<i>Myodes centralis</i>	Киргизия, <sup>1</sup> Окрестности г. Прежевальска (ныне Каракол)	сц	5	91	0.02 ± 0.01	3.2 ± 0.1	2.4
		ск	7	118	0.03 ± 0.01	3.8 ± 0.1	2.8
	Заилийский <sup>3</sup> Алатау (Казахстан)	сц+ск	10+7	914	0.03 ± 0.01		2.5–3.15
<i>Myodes gapperi</i>	Миннесота, <sup>1</sup> США	сц	10	189	0.03 ± 0.01	1.4 ± 0.1	5.1
		ск	10	222	0.03 ± 0.01	1.6 ± 0.2	5.5
<i>Myodes rutilus</i>	<i>M. r. rossicus</i> <sup>1</sup> Урал, зап. «Дежкин камень»	сц	2	31	0.07 ± 0.01	1.1 ± 0.1	8.5
		ск	3	56	0.05 ± 0.01	1.4 ± 0.1	8.0
	<i>M. r. rossicus</i> <sup>3</sup> Коми АССР	сц+ск	8+9	680	0.03 ± 0.01	0.8–1.2	8.0
		<i>M. r. rutilus</i> <sup>1</sup> Томская обл., Кривошеинский район, Першинский заказник	сц	10	200	0.05 ± 0.01	1.5 ± 0.1
	ск		10	200	0.05 ± 0.01	1.3 ± 0.1	7.8
<i>M. r. amurensis</i> <sup>3</sup> о. Сахалин,	сц+ск	7+7	941	0.03 ± 0.01	0.8–1.2	10.0	

Источник:<sup>1</sup> Рутовская, 2015; <sup>2</sup> Rutovskaya, 2018; <sup>3</sup> Рутовская, 1988а.

кую пиковую частоту по сравнению с подвидом *M. g. saianicus* (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 43.09$ ,  $p = 0.001$ ), а также в более выраженной шумовой составляющей, что выражается в более высоком значении энтропии звука ( $0.694 \pm 0.008$ ,  $n = 82$ ) у *M. g. suecicus* по сравнению с *M. g. saianicus* ( $0.627 \pm 0.005$ ,  $n = 400$ ) у (гнездовая ANOVA  $F_{1,196} = 7.28$ ,  $p = 0.008$ ). Различия между дистресс-сигналами самцов и самок заключаются в том, что у самок сигналы обычно более длительные (гнездовая



**Рис. 5.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок рода *Myodes*: AI – рыжая полевка *M. glareolus suecicus* (Урал); AII – рыжая полевка *M. g. saianicus* (Томская обл.); Б – тяньшанская полевка *M. centralis*; В – полевка Гаппера *M. gapperi*; ГI – красная полевка *M. rutilus rossicus* (Урал); ГII – красная полевка *M. r. rutilus* (Томская обл.)

ANOVA  $F_{2,477} = 8.67, p = 0.001$ ), у самок подвида *M. g. saianicus* пиковая частота несколько выше, чем таковая у самцов (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 10.24, p = 0.014$ ), а у самцов подвида *M. g. suecicus* сильнее выражена шумовая составляющая, что отражается в более высоком значении энтропии ( $0.710 \pm 0.006$  по сравнению с  $0.651 \pm 0.017$ , гнездовая ANOVA  $F_{2,477} = 6.6, p = 0.002$ ).

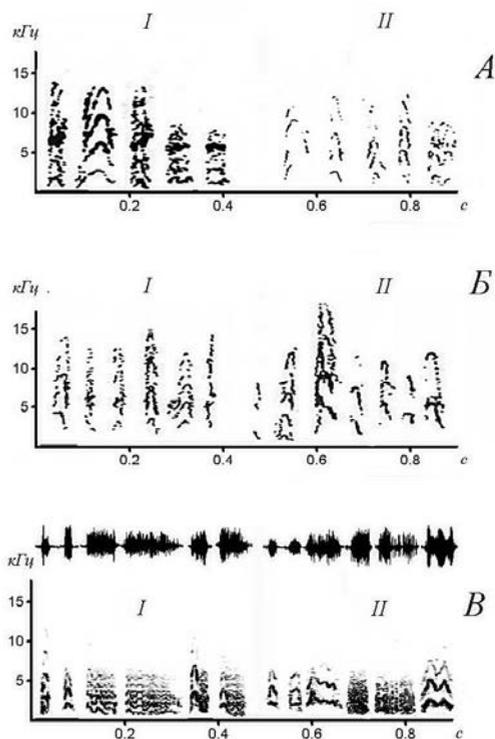
Популяционные различия в дистресс-сигналах тяньшанской полевки мы не выявили, однако в Киргизской популяции дистресс-сигналы самок более длительные (однофакторная ANOVA  $F_{1,208} = 8.33, p = 0.004$ ), имеют более высокую основную частоту (однофакторная ANOVA  $F_{1,208} = 15.24, p = 0.001$ ). Самки полевки Гаппера также издают более длительные сигналы (однофакторная ANOVA  $F_{1,369} = 4.37, p = 0.038$ ), в остальном дистресс-сигналы самцов и самок не отличаются.

Различия в характеристиках дистресс-сигналов красной полевки между подвидами выражены в большей длительности звуков подвида *M. r. rossicus* (гнездовая ANOVA  $F_{2,483} = 4.4, p = 0.038$ ), более низкой основной частоте (гнездовая ANOVA  $F_{2,483} = 11.2, p = 0.001$ ), но более высокой пиковой частоте (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 34.68, p = 0.001$ ) по сравнению с подвидом *M. r. rutilus*. Островной подвид *M. r. amurensis* издает короткие сигналы, но с более высокой пиковой частотой. Различия в дистресс-сигна-

лах самцов и самок выражены только у подвида *M. r. rossicus*, причем самки демонстрируют звуки с более высокой основной (гнездовая ANOVA  $F_{2,483} = 12.6, p = 0.001$ ), но при этом с более низкой пиковой частотой (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 7.31, p = 0.007$ ).

Род красносерых полевков *Craseomys* Miller, 1900 включает 4–5 видов, распространенных в таежной зоне от Скандинавии до Камчатки, западном побережье Тихого океана, Японских, Курильских островах и на о. Сахалин (Павлинов, Лисовский, 2012). Мы записывали дистресс-сигналы красносерых полевков *C. rufocanus* Sundervall, 1846–1847 от особей, отловленных в природе, из 4-х популяций, относящихся к 2 подвидам: *C. r. rufocanus* Sunderwall, 1846-1847 из Мурманской обл. и бассейна реки Енисей (пос. Бахта) Красноярского края и *C. r. bedfordiae* с о. Сахалин и с о. Шикотан. Кроме того, мы работали с шикотанской полевкой *Craseomys sikotanensis* Tokuda, 1935, отловленный на о. Сахалин и о. Шикотан, которую в последнее время относят к японской лесной полевке *C. rex* Imaizumi, 1971 (Iwasa, 2001; Abramson et al, 2009).

Дистресс-сигналы полевков этого рода – короткие звуки, большей частью имеющие гармоническую структуру, с 2–8 хорошо выраженными гармониками и глубокой модуляцией основной частоты, достигающей 4.6 кГц (рис. 6). Основная частота также сильно колеблется в пределах 1.8–



**Рис. 6.** Сонограммы и осциллограмма дистресс-сигналов полевков рода *Craseomys*: *AI* – красносерая полевка *C. rufocanus rufocanus* (Мурманская обл.); *AII* – красносерая полевка *C. r. rufocanus* (Красноярский край); *BI* – красносерая полевка *C. r. bedfordiae* (о. Сахалин); *BII* – красносерая полевка *C. r. bedfordiae* (о. Шикотан); *VI* – шикотанская полевка *C. rex* (о. Сахалин); *VII* – шикотанская полевка *C. rex* (о. Шикотан). *A, B* – модифицированный рисунок из статьи Соколов и др., 1991.

**Таблица 3.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Craseomys*

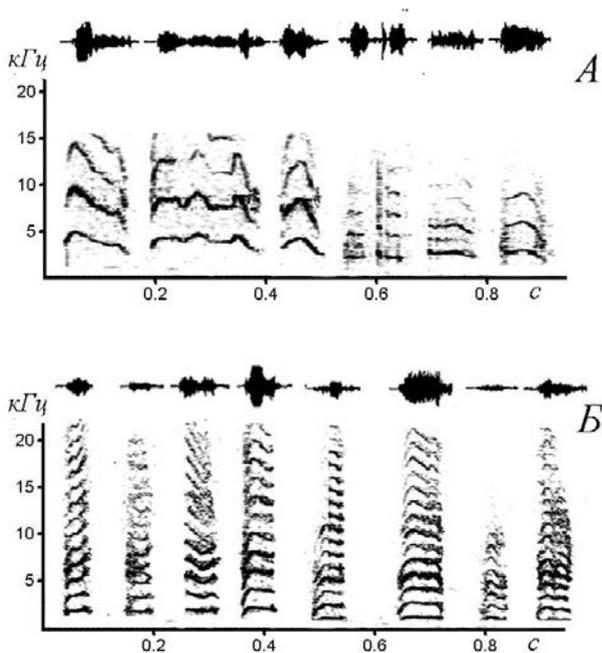
Вид	Подвид, место отлова	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Craseomys rufocanus</i> <sup>1</sup>	<i>C. r. rufocanus</i> Мурманская обл.	сц+ск	12	51	0.04 ± 0.01		6.3–8.0
	<i>C. r. rufocanus</i> Пос. Бахта, Красноярский край						
	<i>C. r. bedfordidae</i> юг о. Сахалин						
	<i>C. r. bedfordidae</i> о. Шикотан						
<i>Craseomys rex</i> <sup>2</sup>	юг о. Сахалин	сц	4	83	0.03 ± 0.01	2.5 ± 0.1	1.7
		ск	4	80	0.03 ± 0.01	2.2 ± 0.1 <sup>3</sup>	1.8
	о. Шикотан	сц	10	201	0.04 ± 0.01	2.9 ± 0.1 <sup>6</sup>	2.2
		ск	8	180	0.04 ± 0.01	2.9 ± 0.1 <sup>6</sup>	2.28

Источник:<sup>1</sup>Соколов и др., 1991; <sup>2</sup>Рутовская, 2015.

6.8 кГц у красносерой полевки и 2.3–2.9 у шикотанской полевки. Пиковая частота высокая у красносерой полевки от 6 до 10 кГц, расположена обычно на 2–3 гармонике и, напротив, низкая у шикотанской полевки 1.7–2.2 кГц. Таким образом, дистресс-сигналы этих видов существенно различаются по характеристикам.

Подвидовые различия дистресс-сигналов красносерых полевок заключаются в более низкой пиковой частоте 2–3.15 кГц дистресс-сигналов особей из популяции Мурманской области. Звуки самцов и самок красносерых полевок практически не различаются (Соколов и др., 1991). Дистресс-сигналы шикотанской полевки сахалинской и шикотанской популяций, напротив, хорошо различаются по ряду параметров (табл. 3). Длительность сигналов сахалинской популяции меньше (гнездовая ANOVA  $F_{1,543} = 24.8, p = 0.001$ ), основная и пиковая частоты ниже (гнездовая ANOVA  $F_{1,543} = 68.4, p = 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 53.4, p = 0.001$ ). Различия в частотных параметрах дистресс-сигналов самцов и самок внутри популяций небольшие.

Род пеструшек обыкновенных *Lagurus* Gloger, 1841 включает один вид степная пеструшка *Lagurus lagurus* Pallas, 1773, который обитает на равнинных и в горных степях Евразии от Приднестровья до Тувы и Тянь-Шаня. Родственный ему род желтых пеструшек *Eolagurus* Argurpulo, 1946 включает два вида, обитающих в Монголии, северо-восточном Китае и Восточном Казахстане (Павлинов, 2006). Нам удалось записать вокализацию обыкновенной пеструшки и желтой пеструшки *Eolagurus luteus* Eversmann, 1840.



**Рис. 7.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок родов *Lagurus* и *Eolagurus*: *A* – степная пеструшка *Lagurus lagurus*; *B* – желтая пеструшка *Eolagurus luteus*.

Дистресс-сигналы пеструшек – длительные гармонические сигналы с пиковой частотой 6–7 кГц (рис. 7, табл. 4), несколькими хорошо выраженными гармониками и почти полным отсутствием шумовой составляющей. Дистресс-сигналы обыкновенной пеструшки имеют довольно высокую основную частоту 3–4 кГц, более длительные, чем у желтой пеструшки, с

**Таблица 4.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок родов *Lagurus* и *Eolagurus*

Вид	Подвид, место отлова	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Lagurus lagurus</i> <sup>1,2</sup>	Пос. Таловое, Воронежская обл.	сц	6	114	0.15 ± 0.01	4.1 ± 0.1	6-7
		ск	7	193	0.09 ± 0.01	3.3 ± 0.1	6-7
<i>Eolagurus luteus</i> <sup>1</sup>	Зайсанская котловина	сц	2	40	0.07 ± 0.01	1.5 ± 0.1	6-7
		ск	7	140	0.08 ± 0.01	1.7 ± 0.1	6-7

Источник:<sup>1</sup> Rutovskaya, 2017; <sup>2</sup> Рutowская, 2017.

**Таблица 5.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Blanfordimys*

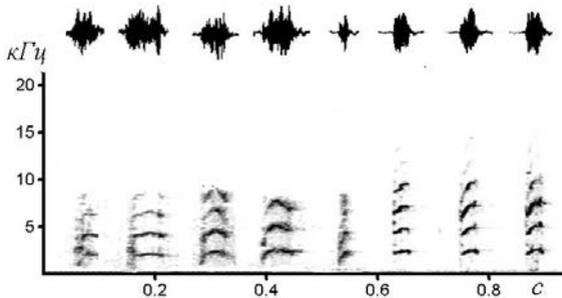
Вид	Подвид, место отлова	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Blanfordimys afghanus</i>	Ферзинское ущелье, Туркменистан	сц	5	91	0.06 ± 0.01	2.4 ± 0.1	4.4
		ск	7	131	0.07 ± 0.01	2.4 ± 0.1	4.9

Источник: Рutowская, 2009, 2015.

глубокой модуляцией основной частоты. Дистресс-сигналы желтой пеструшки имеют основную частоту около 1.5 кГц, но много хорошо выраженных гармоник и неглубокую модуляцию основной частоты.

У обыкновенной пеструшки хорошо выражены половые различия в звуках: сигналы самок короче (однофакторная ANOVA  $F_{1,254} = 74.3$ ,  $p = 0.001$ ), имеют более низкую основную и пиковую частоты (однофакторная ANOVA  $F_{1,254} = 65.5$ ,  $p = 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 102.7$ ,  $p = 0.001$ ). Напротив, у желтой пеструшки достоверных различий в дистресс-сигналах самцов и самок не выявлено. Интересно, что дистресс-сигналы двух молодых особей желтой пеструшки имели такую же пиковую частоту, как и взрослые особи, несмотря на более мелкие размеры, хотя основная частота их дистресс-сигналов, как и можно было бы предположить исходя из их более мелких размеров, была выше (Rutovskaya, 2017).

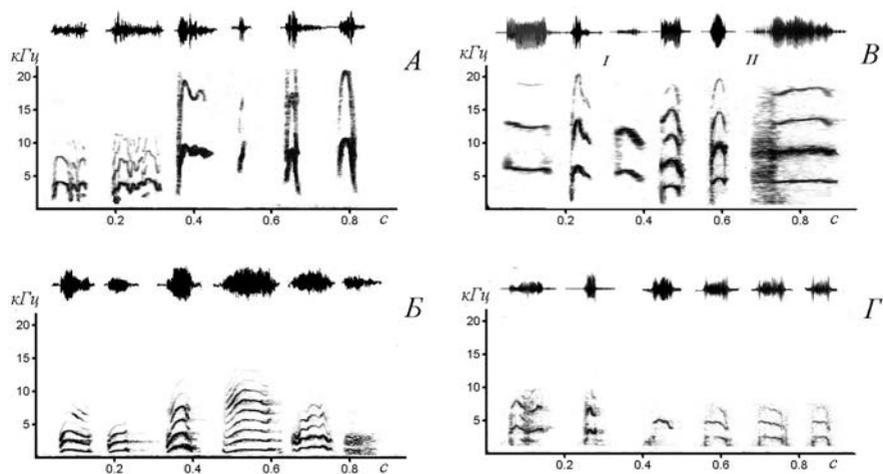
Род афганские полевки *Blanfordimys Argypurolo*, 1933 включает два вида, населяющие предгорные и низкоротные полупустыни юга Средней Азии от Каспийского моря до Памира и Центральный Афганистан (Павлинов, 2006). Мы записывали вокализацию афганских полевок *Blanfordimys afghanus* Thomas, 1912, отловленных в Ферзинском ущелье в Туркменистане. Дист-



**Рис. 8.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов афганских полевок *Blanfordimys afghanus*.

ресс-сигналы афганской полевки, длительные, имеют преимущественно гармоническую структуру с тремя и более гармониками и модуляцией основной частоты (рис. 8, табл. 5). Сигналы с шумовой составляющей встречаются в 21.2% случаев. Параметры дистресс-сигналов самцов и самок достоверно не отличаются.

К роду Брантовых полевок *Lasiopodomys* Lataste, 1887 сейчас относят два подрода, собственно Брантовы полевки (подрод *Lasiopodomys* s. st.), который включает три вида, обитающих в открытых пространствах пустынь и полупустынь центральной и восточной Азии, сев. Тибета, Монголии и сев-вост. Китая и Кореи (Павлинов, Лисовский, 2012) и подрод узкочерепных полевок (*Stenocranius* Kastschenko, 1901), включающий один вид, ранее относимый к роду *Microtus* (Громов, Поляков, 1977). Однако молекулярно-генетические методы и ископаемые остатки указывают на раннее обособление общего предка группы *Lasiopodomys* и *Stenocranius* (Абрамсон и др., 2011; Павлинов, Лисовский, 2012). Узкочерепная полевка широко распространенный вид, обитающий в тундрах от устья Печеры до Ямала и в степях российской Сибири, захватывая восточный Казахстан, северный Тянь-Шань, Монголию, Прибайкалье и Забайкалье, причем включает несколько изолированных участков обитания (Павлинов, Лисовский, 2012).



**Рис. 9** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок рода *Lasiopodomys*: *A* – полевка Брандта *L. brandti*; *Б* – китайская полевка *L. mandarinus*; *BI* – узкочерепная полевка *L. gregalis castaneus* (Казахстан); *BII* – узкочерепная полевка *L. gregalis castaneus* (Иркутская обл.); *Г* – узкочерепная полевка *L. gregalis gregalis*.

**Таблица 6.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Lasiopodomys*

Вид	Подвид, место отлова (записи)	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Lasiopodomys brandti</i> <sup>1</sup>	Станция Гулженга, Борзинский р-н, Читинская обл.	сц	3	58	0.07 ± 0.01	4.6 ± 0.1	4.7
		ск	2	40	0.05 ± 0.01	4.1 ± 0.1	3.9
<i>Lasiopodomys mandarinus</i> <sup>2</sup>	Селенгинский р-н, Бурятская АССР	сц	6	101	0.12 ± 0.01	1.8 ± 0.1	2.2
		ск	6	93	0.08 ± 0.01	1.5 ± 0.1	1.8
<i>Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis</i> <sup>3,4</sup>	<i>L. g. castaneus</i> Алма-Атинский заповедник, Казахстан	сц	9	164	0.05 ± 0.01	5.3 ± 0.1	5.5
		ск	4	77	0.05 ± 0.01	5.1 ± 0.1	5.1
	<i>L. g. castaneus</i> с.Аларь, Иркутская обл.	сц	6	88	0.04 ± 0.01	5.6 ± 0.1	6.7
		ск	1	27	0.04 ± 0.01	3.6 ± 0.1	3.7
	<i>L. g. gregalis</i> с. Звериногол-овское, Курганская обл.	сц	2	34	0.06 ± 0.01	3.6 ± 0.1	3.7
		ск	3	46	0.06 ± 0.01	4.1 ± 0.2	4.7

Источник: <sup>1</sup> Рutowская, 2012; <sup>2</sup> Рutowская, 2011; <sup>3</sup> Рutowская, 2015; <sup>4</sup> Рutowская, Никольский, 2014.

Мы работали с полевкой Брандта *Lasiopodomys brandti* Radde, 1861 из Читинской области, с китайской полевкой *Lasiopodomys mandarinus* Milne-Edwards, 1871 из Бурятской АССР и с узкочерепной полевкой *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* Kastschenko, 1923 двух подвидов из трех популяций. Все перечисленные виды имеют в отличие от других полевок подсемейства богатый вокальный репертуар, но характеристики звуков разных видов сильно различаются.

Дистресс-сигналы полевки Брандта – короткие звуки с гармонической структурой и глубокой модуляцией основной частоты (рис. 9, табл. 6). Может присутствовать шумовая составляющая (в 30% сигналов). Основная частота – высокая, с широкой изменчивостью в диапазоне 4–10 кГц. Пиковая частота обычно совпадает с основной частотой. Дистресс-сигналы самок полевки Брандта значительно короче (однофакторная ANOVA  $F_{1,96} = 8.5, p = 0.004$ ), частотные характеристики дистресс-сигналов самцов и самок не различаются.

Дистресс-сигнал китайской полевки также преимущественно имеет гармоническую структуру с рядом хорошо выраженных гармоник (рис. 9, табл. 6). Длительность звуков может быть больше, а основная и пиковая частоты, напротив, очень низкие, по сравнению с полевкой Брандта: 1.5–2.5 кГц. У китайской полевки хорошо выражены половые различия в характеристиках

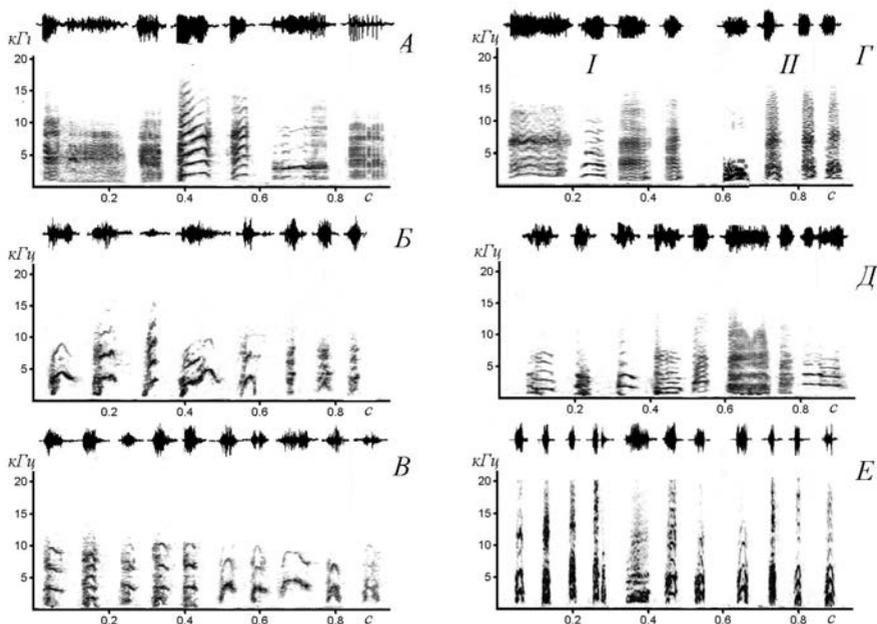
сигнала: дистресс-сигнал самок короче (однофакторная ANOVA  $F_{1,192} = 29.8$ ,  $p = 0.001$ ) и имеет более низкую основную и пиковую частоты.

Дистресс-сигнал узкочерепной полевки ближе по своим параметрам к сигналам полевки Брандта. Он имеет преимущественно гармоническую структуру спектра с модуляцией основной частоты (рис. 9, табл. 6), 37.0% сигналов имеют шумовую составляющую. Основная частота высокая 3–6 кГц. Пиковая частота располагается, как правило, на 1 гармонике и составляет 4–8 кГц.

Подвиды и популяции различаются по всем характеристикам дистресс-сигналов. Так, у подвида *L. g. castaneus* дистресс-сигналы особей из Иркутской популяции были короче (гнездовая ANOVA  $F_{2,437} = 19.9$ ,  $p = 0.001$ ), а в дистресс-сигналах особей из Алма-Атинской популяции чаще встречались звуки с шумовой составляющей. Подвид *L. g. gregalis* отличался более низкими основной и пиковой частотами (гнездовая ANOVA  $F_{2,437} = 49.3$ ,  $p = 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 81.2$ ,  $p = 0.001$ ). Хорошо выраженные половые различия между характеристиками дистресс-сигналов мы отмечали только для особей *L. g. castaneus* из Иркутской популяции по всем параметрам, кроме длительности: самки демонстрировали более низкую основную и пиковые частоты (гнездовая ANOVA  $F_{3,437} = 22.7$ ,  $p = 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 33.5$ ,  $p = 0.001$ ).

Род восточноазиатские полевки *Alexandromys* включает 12 видов крупных полевок, населяющих влажные биотопы северной и восточной Европы, северной и центральной Азии и севера Америки. Группа неоднородная, прослеживается разделение по меньшей мере на 4 надвидовые группы подвидового ранга «*oeconomus*», «*mongolocus*», «*maximowiczii*» и «*fortis*» (Павлинов, Лисовский, 2012). Мы записывали звуковую коммуникацию представителей всех групп и еще приозерной полевки *Alexandromys limnophilus* Buchner, 1889, чья систематическая принадлежность до сих пор вызывает споры. На основе кариосистематических исследований ее относили к группе «*oeconomus*» (Малыгин и др., 1990; Павлинов, 2006), по молекулярным исследованиям ее сближают с дальневосточной полевкой *A. fortis* Thomas, 1911 (Bannikova et al., 2010; Lissovsky et al., 2018), а по краниометрическим данным с полевками группы «*maximowiczii*» (Lissovsky, Obolenskaya, 2011).

Дистресс-сигналы полевок этого рода можно разделить на 2 группы. Дистресс-сигналы полевки-экономки *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776 и дальневосточной полевки представляют собой длительные сигналы 0.05–0.07 с, основная частота около 1–1.5 кГц. Пиковая частота 3–5 кГц расположена на 1–2 гармонике, хорошо выражена шумовая составляющая (рис. 10, табл. 7). Полевка Миддендорфа *Alexandromys middendorffii* Poljakov,



**Рис. 10.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок рода *Alexandromys*: А – полевка-экономка *A. oeconomus*; Б – приозерная полевка *A. limnophilus*; В – полевка Миддендорфа *A. middendorffii*; ГI – дальневосточная полевка *A. fortis michnoi* (Монголия); ГII – дальневосточная полевка *A. fortis michnoi* (Бурятия); Д – дальневосточная полевка *A. fortis pelliceus*; Е – полевка Максимовича *A. maximowiczii*.

1881, приозерная полевка и полевка Максимовича *Alexandromys maximowiczii* издают гармонические сигналы с менее выраженной шумовой компонентой и основной и пиковой частотами около 3–4 кГц. При этом последняя отличается короткими сигналами около 0.02 с и несколько более низкой основной и пиковой частотами (2–3 кГц) (рис. 10, табл. 7).

Подвидовые различия дистресс-сигналов дальневосточной полевки слабо выражены, скорее есть популяционная изменчивость. Так различается пиковая частота дистресс-сигналов у монгольской и бурятской популяции *A. f. michnoi* (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 7.4$ ,  $p = 0.024$ ). Более значимо выражены половые различия дистресс-сигналов дальневосточной полевки. У обоих подвидов дистресс-сигналы самок более длительные (гнездовая ANOVA  $F_{2,245} = 13.2$ ,  $p = 0.001$ ) и имеют более низкую основную частоту (гнездовая ANOVA  $F_{2,245} = 3.1$ ,  $p = 0.047$ ), однако пиковая частота дистресс-сигналов достоверно выше, но только у самок

**Таблица 7.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевки рода *Alexandromys*

Вид	Подвид, место отлова (записи)	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Alexandromys oeconomus</i> <sup>1</sup>	<i>A. (P.) oeconomus oeconomus</i> Окрестности г. Ноябрьска, Ямало-Ненецкий АО	сц	4	89	0.06 ± 0.01	1.5 ± 0.1	4.4
		ск	4	73	0.07 ± 0.01	1.2 ± 0.1	4.6
<i>Alexandromys limnophilus</i> <sup>1</sup>	Монголия, Цапхан	сц	9	178	0.04 ± 0.01	3.5 ± 0.1	3.6
		ск	7	197	0.03 ± 0.01	3.2 ± 0.1	3.2
<i>Alexandromys middendorffii</i> <sup>1</sup>	Таймыр, Хатанганский р-он, р. Котуй	сц	2	35	0.04 ± 0.01	3.6 ± 0.1	3.9
		ск	3	84	0.06 ± 0.01	3.5 ± 0.1	3.4
<i>Alexandromys fortis</i> <sup>1,2</sup>	<i>A. f. michnoi</i> Монголия Хэнтэйский аймак, хребт Эрен-Даба	сц	6	38	0.05 ± 0.01	1.5 ± 0.1	2.4
		ск	7	95	0.05 ± 0.01	1.1 ± 0.1	4.2
	<i>A. f. michnoi</i> Бурятия, долина р. Селенга, окрестности. с. Селендума	сц	11	195	0.06 ± 0.01	0.7 ± 0.1	3.5
		ск	5	50	0.06 ± 0.01	1.2 ± 0.1	3.3
<i>A. f. pelliceus</i> Приморье, Приханкайская низина, Спасский р-н, окрестности. с. Гайворон	сц	10	175	0.04 ± 0.01	1.2 ± 0.1	3.3	
	ск	7	84	0.05 ± 0.01	1.1 ± 0.1	2.6	
<i>Alexandromys maximowiczii</i> <sup>1</sup>	Зейский заповедник, Амурская обл.	сц	4	112	0.02 ± 0.01	3.0 ± 0.1	2.8
		ск	4	60	0.02 ± 0.01	2.7 ± 0.1	2.2

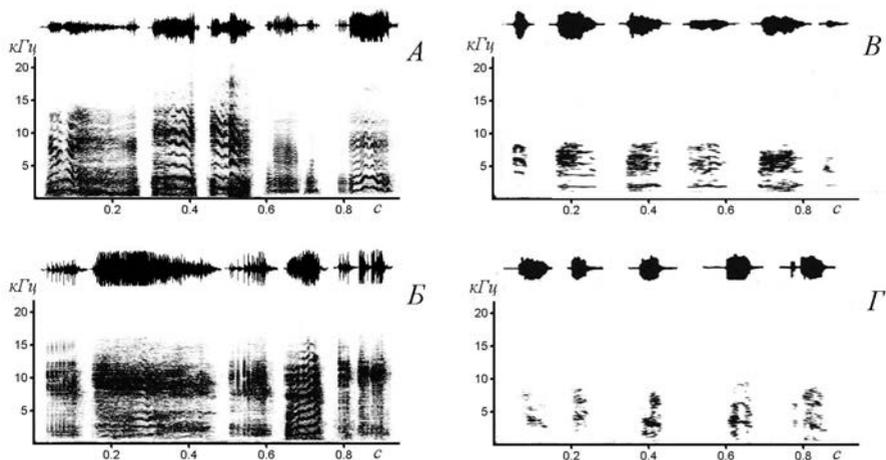
Источник: <sup>1</sup>Рутовская, 2015; <sup>2</sup>Зоренко, Рутовская, 2006.

*A. f. michnoi* из Монгольской популяции. Дистресс-сигналы самок полевки-экономки отличаются от таковых самцов более высокой основной частотой (однофакторная ANOVA  $F_{1,153} = 5.5$ ,  $p = 0.022$ ). Самки приозерной полевки издают более короткие дистресс-сигналы, по сравнению с самцами (однофакторная ANOVA  $F_{1,198} = 7.1$ ,  $p = 0.008$ ), но с более высокой пиковой частотой (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 6.6$ ,  $p = 0.010$ ).

Половые различия дистресс-сигналов полевки Миддендорфа слабо выражены. Самки полевки Максимовича издают более длительные сигналы по сравнению с самцами (однофакторная ANOVA  $F_{1,74} = 4.9$ ,  $p = 0.030$ ), но с более низкой пиковой частотой (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 14.7$ ,  $p = 0.001$ ).

Род подземных полевков *Terricola* Fatio, 1867 включает около 14 видов, ведущих роющий образ жизни и распространенных в Европе от Пиренеев до Дона, на севере и западе Малой Азии, на Кавказе и Закавказье (Павлинов, Лисовский, 2012). Звуковая сигнализация подземных полевков описана для 4х видов: дагестанской полевки *Terricola daghestanicus* Schidlovsky, 1919, обитающей в остепненных участках Кавказа, полевки Шелковникова *Terricola schelkovnikovi* Satunin, 1907 – эндемика понто-кавказской группы кустарниковых полевков (достоверные находки отмечены в Ленкоранском районе Азербайджана). Ареал вида, по-видимому, простирается дальше на юго-восток по Эльбрусу в северный Иран (Steiner, 1972) и приурочен к влажным лесным биотопам. Также была описана звуковая сигнализация двух видов подземных полевков из Испанских Пиренеев (Giannoni et al, 1997) пиренейской полевки (Гербея) *Terricola gerbei* Gerbe, 1879 и средиземноморской полевки *Terricola duodecimcostatus* Selys-Longchamps, 1839.

Для всех видов характерны дистресс-сигналы, имеющие гармоническую структуру с шумовой составляющей. Основные характеристики у всех видов существенно различаются (рис. 11, табл. 8). Для дагестанской полевки характерны дистресс-сигналы относительно короткие – 0.5–0.6 с, основная частота дистресс-сигналов 2.5–3.5 кГц, пиковая частота практически совпадает с основной частотой, которая имеет модуляцию волнооб-



**Рис. 11.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевков рода *Terricola*: А – дагестанская полевка *T. daghestanicus*; Б – полевка Шелковникова *T. schelkovnikovi*; В – пиренейская полевка *T. gerbei*; Г – средиземноморская полевка *T. duodecimcostatus* (В,Г – модифицированный рисунок из статьи Giannoni et al., 1997)

**Таблица 8.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Terricola*

Вид	Подвид, место отлова (записи)	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Terricola daghestanicus</i> <sup>1</sup>	Карачаево-Черкессия, Ставропольский край, Зеленчукский р-он, с. Архоу	сц	7	123	0.06 ± 0.01	3.5 ± 0.1	3.7
		ск	3	88	0.05 ± 0.01	2.5 ± 0.1	2.4
<i>Terricola schelkovnikovi</i> <sup>1</sup>	Азербайджан, Тальш, Лериканский р-он, с. Шову	сц	7	152	0.13 ± 0.01	1.3 ± 0.1	10.3
		ск	3	33	0.11 ± 0.01	1.3 ± 0.1	9.9
<i>Terricola gerbei</i> <sup>2</sup>	Испанские Пиренеи, с. Aisa	сц	15	12	0.05–0.10	1.9	5.4–5.8
		ск	9				
<i>Terricola duodecimcostatus</i> <sup>2</sup>		сц	13	15	0.04-0.13	1.8–2.3	6.5
		ск	16				

Источник: <sup>1</sup>Рутовская, 2015; <sup>2</sup>Giannoni et al., 1997.

разной формы. Основная и пиковая частоты дистресс-сигналов самок достоверно ниже, чем у самцов (гнездовая ANOVA  $F_{1,159} = 17.2$ ,  $p = 0.001$ , Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 4.9$ ,  $p = 0.027$ ).

Полевка Шелковникова издает длительные дистресс-сигналы 0.10–0.15 с. Основная частота дистресс-сигналов низкая 1.2–1.3 кГц, в то время как пиковая частота очень высокая 9–10 кГц. Кроме гармонических сигналов, полевка Шелковникова часто издает широкополосные звуки, которые образуются за счет амплитудной модуляции сигнала. Интересно, что дистресс-сигналы самцов и самок полевки Шелковникова не различаются по основным параметрам.

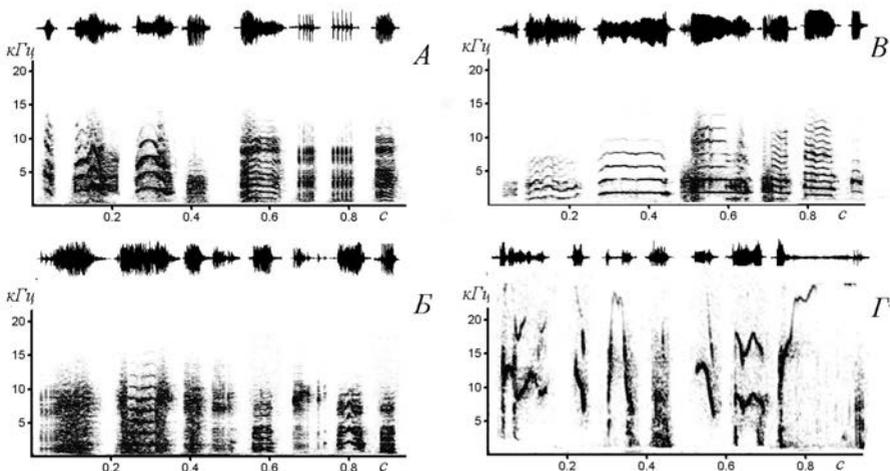
Дистресс-сигналы обоих видов пиренейских подземных полевок схожи, это короткие сигналы с основной частотой 1.8–1.9 кГц и пиковой частотой на 2–3 гармонике около 5–6 кГц (Giannoni et al., 1997). О различиях в сигналах самцов и самок в исследовании не упоминается.

Род серые полевки *Microtus* традиционно делится как минимум на два подрода: подрод общественные полевки *Sumeriomyus* Argyropulo, 1933 и подрод собственно серых полевок *Microtus* s.str. И.Я.Павлинов и А.А.Лисовский (2012) выделяют еще один подрод темных полевок *Agricola* Blasius, 1857, чья систематическая принадлежность еще требует уточнения.

Подрод *Sumeriomyus* включает не менее 8 видов (большинство из которых монотипичны и имеют узкие ареалы), распространенных в передней Азии, северо-востоке Африки и востоке Балканского п-острова (Павлинов, Лисовский, 2012). Первым важным событием в формировании подрода было его разделение на две группы «socialis» и «guentheri» в конце

среднего плейстоцена с последующей радиацией и широким расселением (Зоренко, 2013). В группе «socialis» на территории России политипичный вид один с большим, мозаичным ареалом – общественная полевка *M. socialis*, который представлен подвидами. Некоторые формы этой группы полевок (например, *M. paradoxus* и *M. irani*) неоднократно меняли свой видовой статус на подвидовой или наоборот (Зоренко, 2013). В нашем исследовании подрод представлен двумя видами: общественной (степной) полевкой *M. (S.) socialis* Pallas, 1773, и копетдагской полевкой *M. (S.) paradoxus* Ognev et Heptner, 1928 и представителем группы «guentheri» – полевкой Хартинга *M. (S.) hartingi* Barrett-Hamilton, 1903.

Характеристики дистресс-сигналов всех трех видов существенно различаются. Для полевок группы «socialis» характерны длительные звуки более 0.1 с и невысокая основная частота 1.9–2.2 кГц с несколькими четко выраженными гармониками. Основная частота имеет модуляцию с подковообразной или волнистой формой. Пиковая частота составляет 3–5.5 кГц. Причем, у обоих подвигов общественной полевки в сигнале присутствует шумовая составляющая (до 84%), либо сигналы имеют широкополосную структуру, образованную за счет амплитудной модуляции. У копетдагской полевки отмечена более низкая пиковая частота и шумовая компонента встречается реже (до 60% от всех дистресс-сигналов) (рис. 12, табл. 9). Подвидовые различия общественных полевок, выражаются, в основном, в пиковой час-



**Рис. 12.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок подрода *Sumeriomys*: А – общественная полевка *Microtus (S.) socialis socialis*; Б – горийская полевка *M.(S.) socialis goriensis*; В – копетдагская полевка *M.(S.) paradoxus*; Г – полевка Хартинга *M.(S.) hartingi*

**Таблица 9.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Microtus* (подрод *Sumeriomys*)

Вид	Подвид, место отлова	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основ-ная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Microtus (Sumeriomys) socialis</i>	<i>M. socialis socialis</i> Калмыкия, Черноземельский р-он	сц	6	105	0.17 ± 0.01	1.9 ± 0.1	5.1
		ск	6	161	0.06 ± 0.01	1.6 ± 0.1	3.9
	<i>M. socialis goriensis</i> Грузия, район г. Гори	сц	9	218	0.10 ± 0.01	2.2 ± 0.1	4.6
		ск	4	125	0.07 ± 0.01	2.2 ± 0.1	3.6
<i>Microtus (Sumeriomys) paradoxus</i>	Копет-Даг, ущелье Фирюза	сц	10	56	0.14 ± 0.01	2.0 ± 0.1	3.6
		ск	9	355	0.09 ± 0.01	1.9 ± 0.1	3.4
<i>Microtus (Sumeriomys) hartingi</i>	Болгария	сц	4	90	0.03 ± 0.01	17.6 ± 0.1	12.1
		ск	4	106	0.03 ± 0.01	10.2 ± 0.1	7.8

Источник: Рutowская, 2015; Rutovskaya, 2018.

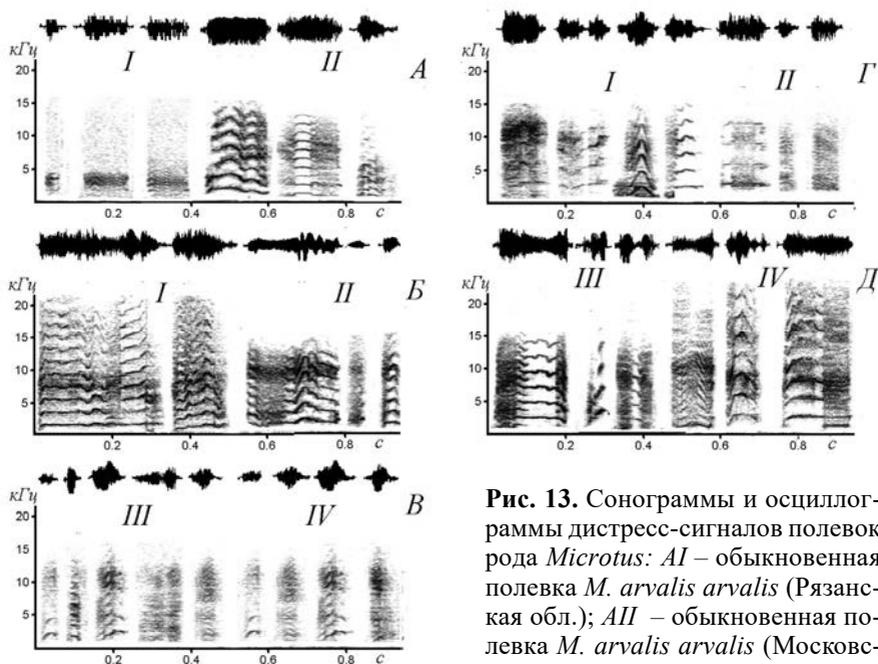
тоте, которая у горийской полевки *M. (S.) socialis goriensis* ниже, чем у общественной ((Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 11.3, p = 0.001$ ).

Самки обоих видов группы «socialis» издают более короткие дистресс-сигналы, чем самцы (гнездовая ANOVA  $F_{4,1518} = 32.5, p = 0.001$ ), а самки обоих подвидов общественной полевки издают дистресс-сигналы с более низкой пиковой частотой (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 8.1, p = 0.004$ ). Частотные характеристики копетдагской полевки у самцов и самок не различаются.

Дистресс-сигналы полевки Хартинга отличаются от всех описанных видов очень высокой основной частотой 10–20 кГц и имеют преимущественно гармоническую структуру. Шумовой компонент отмечен примерно для 49% сигналов. Дистресс-сигналы короткие, пиковая частота 7–12 кГц (рис. 12, табл. 9). Дистресс-сигналы самок полевки Хартинга имеют более низкую основную частоту (однофакторная ANOVA  $F_{1,181} = 20.4, p = 0.001$ ), но несмотря на разные значения медианы пиковой частоты дистресс-сигналов, достоверно эти значения не различаются.

Подрод *Microtus* в узкой трактовке включает 5 видов, распространенных очень широко от Европы до Прибайкалья, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Приаралье, западный Копетдаг (Павлинов, Лисовский, 2012). Мы имели возможность работать с тремя видами, представленными несколь-

кими популяциями. Для обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas, 1779, имеющей в кариотипе 46 хромосом, известно 2 кариоформы *arvalis* s. str. и *obscurus*, различающиеся числом плеч хромосом, которые сейчас рассматриваются как полувиды (Лавренченко и др., 2009). Вид двойник обыкновенной полевки – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 имеет в кариотипе 54 хромосомы (Мейер и др., 1972, Малыгин, 1983) и имеет широкую зону симпатрического распространения с обыкновенной полевкой. Оба вида обитают в лесной, лесостепной и степной зонах. Третий исследованный нами вид – закаспийская полевка *Microtus transcaspicus* Satunin, 1905, предпочитает припойменные биотопы пустынных и полупустынных среднегорий Южной Туркмении, Северного Ирана и Северо-западного Афганистана.



**Рис. 13.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок рода *Microtus*: AI – обыкновенная полевка *M. arvalis arvalis* (Рязанская обл.); AII – обыкновенная полевка *M. arvalis arvalis* (Московская обл.); BI – обыкновенная полевка

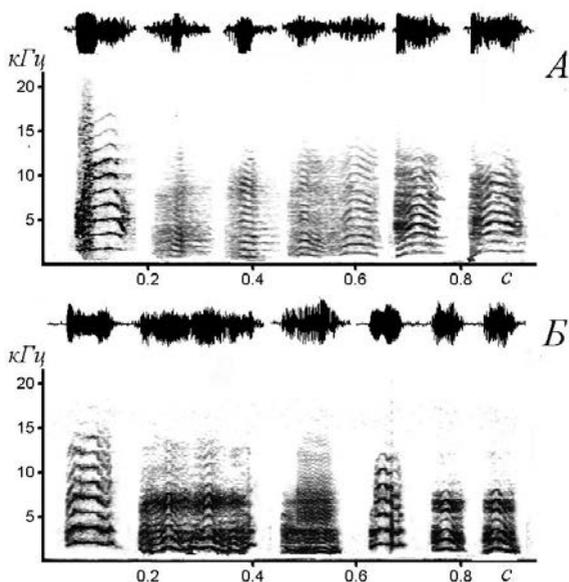
*M. arvalis obscurus* (Ростовская обл.); BII – обыкновенная полевка *M. arvalis obscurus* (Джунгарский Алатау, р Актагол); BIII – обыкновенная полевка *M. arvalis obscurus* (Джунгарский Алатау, ущелье Тышкан); BIV – обыкновенная полевка *M. arvalis obscurus* (Азербайджан); GI – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Красноярский край); GII – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Урал); GIII – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Московская обл.); DIV – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Ростовская обл.)

**Таблица 10.** Основные характеристики дистресс-сигналов полевок рода *Microtus*

Вид	Подвид, место отлова	Пол	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Microtus agrestis</i> <sup>1</sup>	Мурманская обл., Ковдорский р-он, пос. Уполокша	сц	10	123	0.06 ± 0.01	3.5 ± 0.1	3.7
		ск	9	88	0.05 ± 0.01	2.5 ± 0.1	2.4
<i>Microtus arvalis arvalis</i> <sup>1,2</sup>	Рязанская обл., Спасский р-он	ск	2	40	0.08 ± 0,01	1.9 ± 0.4	3.5
		сц	4	63	0.10 ± 0.01	2.1 ± 0.1	7.9
<i>Microtus arvalis obscurus</i> <sup>1,2</sup>	Московская обл., Ногинский р-он	ск	4	79	0.09 ± 0.01	2.2 ± 0.1	6.9
		сц	5	100	0.13 ± 0.01	2.1 ± 0.1	10.1
	Ростовская обл. Сальские степи, Совхоз «Маяк»	ск	6	120	0.13 ± 0.01	1.9 ± 0.1	8.6
		сц	5	85	0.16 ± 0.01	2.1 ± 0.1	9.2
	Джунгарский Алатау, р Актагол	ск	5	70	0.08 ± 0.01	1.9 ± 0.1	3.4
		сц	2	29	0.13 ± 0.01	2.0 ± 0.1	3.4
	Джунгарский Алатау, ущелье Тышкан	ск	5	86	0.08 ± 0.01	1.7 ± 0.1	9.7
		сц	1	10	0.07 ± 0.01	2.0 ± 0.1	10.6
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i> <sup>1,3</sup>	Красноярский край, окрестности г. Абакан	сц	9	130	0.10 ± 0.01	2.5 ± 0.1	8.3
		ск	4	57	0.11 ± 0.01	2.9 ± 0.1	10.9
	Урал, окрестности с. Джаныбек	сц	5	101	0.10 ± 0.01	3.2 ± 0.1	10.7
		ск	5	73	0.08 ± 0.01	2.7 ± 0.1	9.1
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i> <sup>1</sup>	Московская обл., Ногинский р-он	сц	4	39	0.10 ± 0.01	2.3 ± 0.1	7.4
		ск	7	149	0.10 ± 0.01	2.6 ± 0.1	4.3
	Ростовская обл., г. Богдо, о. Баскунчак	сц	4	80	0.11 ± 0.01	2.9 ± 0.1	9.4
		ск	6	120	0.11 ± 0.01	2.4 ± 0.1	9.4
<i>Microtus transcaspicus</i> <sup>1</sup>	Копет-Даг, ущелье Фирюза	сц	9	214	0.10 ± 0.01	1.5 ± 0.1	5.5
		ск	13	279	0.08 ± 0.01	1.4 ± 0.1	2.7

Источник: <sup>1</sup>Рутовская, 2015; <sup>2</sup>Рутовская, Ковальская, 1999; <sup>3</sup>Рутовская, 2007.

Дистресс-сигналы перечисленных видов, в том числе разных популяций, сходны по своей структуре – это гармонические достаточно длительные сигналы 0.8–0.16 с, включающие много хорошо выраженных гармоник, основная частота невысокая 1.5–3.2 кГц, модулированная, и обычно дистресс-сигналы имеют высокую пиковую частоту 7–10 кГц. До 28%



**Рис. 14.** Сонограммы и осциллограммы дистресс-сигналов полевок рода *Microtus*: *A* – пашенная полевка *M. agrestis*; *B* – закаспийская полевка *M. transcaspicus*.

звуков имеют широкополосную структуру, и до 88% гармонических сигналов имеют шумовую компоненту (рис. 13, табл. 10).

Отмечены некоторые популяционные и половые отличия в частотных характеристиках сигналов. Так обыкновенная полевка формы “obscurus” издает дистресс-сигналы более длительные и высокие по пиковой частоте (табл. 11), но почти одинаковые по основной частоте.

Восточноевропейские полевки пищат на несколько более высокой основной частоте, чем обыкновенные полевки –  $2.7 \pm 0.1$  кГц ( $n = 533$ ). Популяционные и половые различия дистресс-сигналов заключаются в различиях пиковой частоты. Только у двух популяций с Урала и из Ростовской области есть достоверные различия в длительности сигнала (в популяции с Урала дистресс-сигналы самок короче, а в популяции из Ростовской области, напротив, длиннее, гнездовая ANOVA  $F_{4,741} = 5.0, p = 0.001$ ), у самок обеих популяций основная частота ниже, чем у самцов (гнездовая ANOVA  $F_{4,741} = 13.3, p = 0.001$ ).

Дистресс-сигналы закаспийской полевки напротив, имеют более низкую основную частоту –  $1.4 \pm 0.1$  кГц, ( $n = 493$ ), с модуляцией частоты волнообразной формой и до 79% сигналов имеет шумовую составляющую. Дистресс-сигналы самок короче, чем у самцов (однофакторная

**Таблица 11.** Сравнение характеристик высокоамплитудных дистресс-сигналов обыкновенных полевок *Microtus arvalis* разных форм. Жирным шрифтом выделены достоверные значения.

Параметры	Форма «arvalis»	Форма «obscurus»	ANOVA, Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест
Число звуков	182	490	
Длительность, с	0.090 ± 0.003	0.121 ± 0.004	<b>F<sub>1,670</sub> = 24.82</b> <b>p = 0.001</b>
Основная частота, кГц	2.1 ± 0.1	2.0 ± 0.1	<b>F<sub>1,670</sub> = 6.29</b> <b>p = 0.012</b>
Пиковая частота, кГц	6.1	7.9	<b>χ<sup>2</sup> = 26.02</b> <b>p = 0.001</b>

ANOVA  $F_{1,491} = 25.7$ ,  $p = 0.001$ ), а пиковая частота ниже (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 4.9$ ,  $p = 0.026$ ) (рис. 14, табл. 10).

Подрод темных полевов *Agricola Blasius*, 1857 включает один вид – темная (пашенная) полевка *Microtus agrestis* Linnaeus, 1761, обитающий по опушкам и заболоченным участкам лесной зоны Евразии (Павлинов, Лисовский, 2012). Дистресс-сигналы пашенной полевки имеют преимущественно смешанную структуру: шумовые сигналы составляют только 24%, однако и гармонические сигналы без шумовой компоненты составляют лишь 19% от общего объема ( $n = 211$ ). Основная частота ниже, чем у других полевов рода, около 1.0 кГц с небольшой модуляцией основной частоты и большим числом хорошо выраженных гармоник (рис. 14, табл. 10). Пиковая частота ниже, чем у других полевов рода, около 3.5–4.5 кГц. Самки издают более длительные дистресс-сигналы (однофакторная ANOVA  $F_{1,156} = 32.4$ ,  $p = 0.001$ ) и с более высокой пиковой частотой (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест  $\chi^2 = 8.0$ ,  $p = 0.005$ ).

Дистресс-сигнал обладает широкой внутривидовой изменчивостью, которая, однако, имеет общие для разных видов закономерности. Мы рассмотрели структурную изменчивость дистресс-сигналов на примере трех видов.

### **Внутривидовая ситуативная изменчивость звуковых сигналов полевов подсемейства Arvicolinae**

Дистресс-сигналы представляют собой континуальный ряд звуков, весьма изменчивых по интенсивности. Различия в амплитуде сигналов ведут к изменению ряда частотных и временных параметров.

Поскольку амплитуда звуков записей зависит от ряда характеристик записывающих устройств (чувствительности микрофона, установленного уровня записи, расположения микрофона от издающего звуки животного и т.д.) мы провели анализ отдельно двух записей дистресс-сигналов самца и самки рыжей полевки в стандартных условиях. Зверек был высажен в

**Таблица 12.** Характеристики дистресс-сигналов с разной амплитудой самца рыжей полевки *Myodes glareolus*.

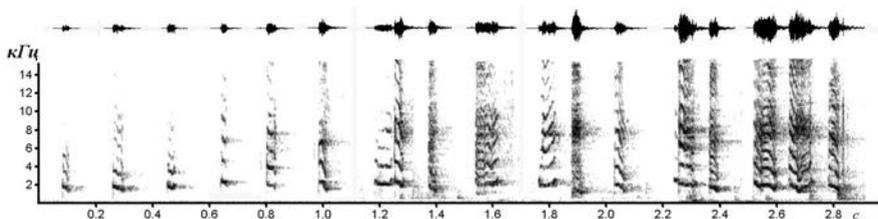
Параметры	Амплитуда			Ранговая корреляция Спирмена	
	Меньше -45 дБ	От -35 до -45 дБ	Выше -35 дБ		
Число дистресс-сигналов	2	51	79	R	p
Пиковая частота, кГц	6.8 ± 0.3	6.3 ± 0.4	7.4 ± 0.1	<b>0.201</b>	<b>0.021</b>
Длительность, с	0.02 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.02	<b>0.389</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	3.8 ± 0.4	4.3 ± 0.1	5.3 ± 0.1	<b>0.622</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	6.7 ± 0.7	7.3 ± 0.1	7.5 ± 0.1	<b>0.249</b>	<b>0.003</b>
Квартиль 75%, кГц	9.6 ± 0.8	9.5 ± 0.1	9.5 ± 0.1	-0.008	0.928
«Энтропия»	0.66 ± 0.01	0.58 ± 0.01	0.52 ± 0.01	<b>-0.653</b>	<b>0.001</b>
Частота встречаемости разных структурных типов дистресс-сигналов					
Шумовые	2%	17%	11%		
Смешанные	0%	18%	30%		
Гармонические	0%	3%	18%		

пустую кювету, и ему угрожали рукой. При этом микрофон находился на расстоянии не далее 1.5 м и всю запись вели с постоянным уровнем записи. Продолжительность эксперимента была 10 минут. За этот период самец издал 132 дистресс-сигнала с относительной интенсивностью от -50 до -25 дБ, самка 190 дистресс-сигналов с интенсивностью от -53 до -24 дБ. Анализировали следующие параметры дистресс-сигналов: длительность, пиковую частоту и амплитуду, квартили 25%, 50%, 75%, «энтропию», а также отмечали структуру сигнала: гармоническая или шумовая.

Мы разбили все дистресс-сигналы по интенсивности на три группы, с диапазоном амплитуд в 10 дБ (табл. 12, 13). У самцов все параметры сиг-

**Таблица 13.** Характеристики дистресс-сигналов с разной амплитудой самки рыжей полевки *Myodes glareolus*.

Параметры	Амплитуда			Ранговая корреляция Спирмена	
	Меньше -45 дБ	От -35 до -45 дБ	Выше -35 дБ		
Число дистресс-сигналов	26	134	30	R	p
Пиковая частота, кГц	3.2 ± 0.4	6.5 ± 0.2	8.0 ± 0.3	<b>0.517</b>	<b>0.001</b>
Длительность, с	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.02	<b>0.471</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	2.9 ± 0.1	4.2 ± 0.1	5.9 ± 0.2	<b>0.729</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	6.2 ± 0.3	7.1 ± 0.1	8.1 ± 0.2	<b>0.525</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	8.8 ± 0.3	9.5 ± 0.1	10.6 ± 0.2	<b>0.482</b>	<b>0.001</b>
«Энтропия»	0.57 ± 0.01	0.58 ± 0.01	0.56 ± 0.01	-0.056	0.446
Частота встречаемости разных структурных типов дистресс-сигналов					
Шумовые	13%	51%	2%		
Смешанные	1%	18%	8%		
Гармонические	0%	2%	5%		



**Рис. 15.** Пример непрерывного ряда дистресс-сигналов рыжей полевки *Myodes glareolus*.

нала (по всей выборке) коррелировали с амплитудой, кроме квартиля 75%, у самок также с амплитудой коррелировали все параметры, кроме «энтропии». Корреляция показала, что низкоамплитудные дистресс-сигналы короче. Пиковая частота у них ниже, а с увеличением амплитуды, энергия сигнала перераспределяется в более высокочастотную область, при этом увеличивается процент сигналов, с гармонической составляющей, что отражается в уменьшении показателя «энтропия» (рис. 15). М. Кили (Kiley, 1972) при описании вокального репертуара копытных предположила, что в основе континуума звуков, в котором даже крайние элементы связаны между собой переходными формами, лежит континуум уровней возбуждения животного. Возрастание уровня возбуждения животного сопровождается рядом признаков общих для млекопитающих (Володин и др., 2009; Briefer, 2012): это изменение частотных параметров – увеличение основной частоты и глубины модуляции, перенос энергетических пиков на более высокую частоту, увеличение общей длительности издавания звуков, как в результате увеличения длительности отдельных криков, так и за счет увеличения частоты издавания сигналов. Изменения параметров в непрерывном ряду дистресс-сигналов, демонстрируемых полевками, совпадает с перечисленными тенденциями и, следовательно, мы можем предполагать, что дистресс-сигналы являются отражением эмоционального состояния зверьков, их издающих.

Другие виды полевок имеют видовую специфику в структуре и характеристиках дистресс-сигналов, однако характер изменчивости дистресс-сигналов в непрерывном ряду разных видов сходен, от низкоамплитудных к высокоамплитудным дистресс-сигналам длительность увеличивается, идет перераспределение энергии в сигнале в более высокочастотную область. И только основная частота меньше подвержена изменениям. В таблицах 14–16 приведены параметры сигналов разной интенсивности на примере трех видов полевок, живущих в разных условиях. Таким образом, у полевок дистресс-сигналы носят признаки сигнала, отражающего эмоциональное состояние особей, и являются непрерывным рядом с широкой

**Таблица 14.** Сравнение параметров низкоамплитудных и высокоамплитудных дистресс-сигналов общественной полевки *Microtus socialis*, методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Параметры	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
Число звуков	140	126		
Длительность, с	0.05 ± 0.01	0.16 ± 0.01	<b>F<sub>1,265</sub> = 136.2</b>	<b>0.001</b>
Основная частота, кГц	2.1 ± 0.3	1.7 ± 0.1	F <sub>1,125</sub> = 3.21	0.076
Квартиль 25%, кГц	2.50 ± 0.03	3.44 ± 0.04	<b>F<sub>1,265</sub> = 315.8</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	3.61 ± 0.04	4.98 ± 0.09	<b>F<sub>1,265</sub> = 209.2</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	5.02 ± 0.08	7.06 ± 0.10	<b>F<sub>1,265</sub> = 236.7</b>	<b>0.001</b>
«Энтропия»	0.57 ± 0.01	0.60 ± 0.01	<b>F<sub>1,265</sub> = 24.44</b>	<b>0.001</b>

**Таблица 15.** Сравнение параметров низкоамплитудных и высокоамплитудных дистресс-сигналов дальневосточной полевки *Alexandromys fortis*, методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Параметры	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
Число звуков	142	171		
Длительность, с	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01	<b>F<sub>1,312</sub> = 6.64</b>	<b>0.001</b>
Основная частота, кГц	1.6 ± 0.1	1.7 ± 0.1	F <sub>1,204</sub> = 0.566	0.452
Квартиль 25%, кГц	1.80 ± 0.03	2.40 ± 0.07	<b>F<sub>1,312</sub> = 53.33</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	2.77 ± 0.04	3.77 ± 0.12	<b>F<sub>1,312</sub> = 53.21</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	4.39 ± 0.10	6.05 ± 0.14	<b>F<sub>1,312</sub> = 82.53</b>	<b>0.001</b>
«Энтропия»	0.48 ± 0.01	0.53 ± 0.01	<b>F<sub>1,312</sub> = 12.86</b>	<b>0.001</b>

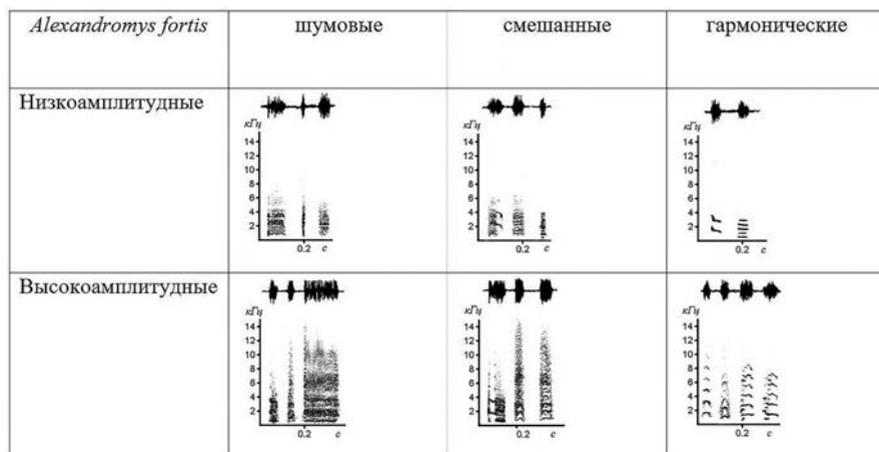
изменчивостью параметров, изменение которых в ряду отражают состояние возбуждения зверьков.

Кроме интенсивности, как тихие, так и громкие дистресс-сигналы имеют структурную изменчивость: они могут являться шумовыми, гармоничными

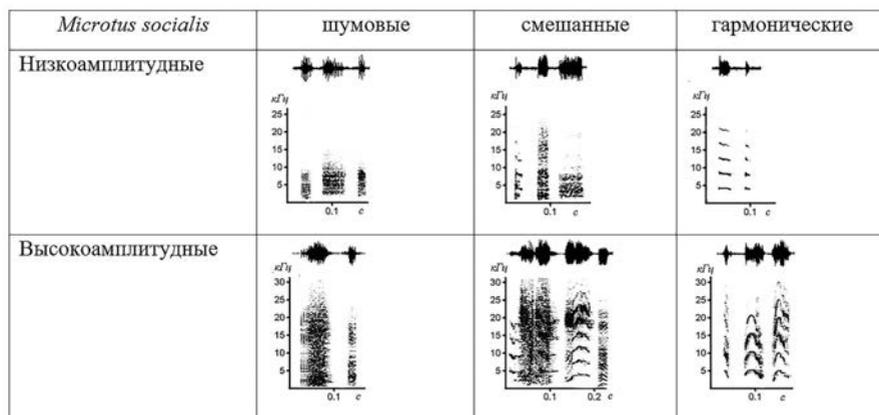
**Таблица 16.** Сравнение параметров низкоамплитудных и высокоамплитудных дистресс-сигналов восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis*, методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Параметры	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
Число звуков	106	749		
Длительность, с	0.07 ± 0.01	0.10 ± 0.01	<b>F<sub>1,854</sub> = 44.09</b>	<b>0.001</b>
Основная частота, кГц	2.3 ± 0.1	2.7 ± 0.1	<b>F<sub>1,582</sub> = 22.77</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	2.60 ± 0.15	5.18 ± 0.08	<b>F<sub>1,854</sub> = 194.3</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	3.99 ± 0.11	7.89 ± 0.08	<b>F<sub>1,854</sub> = 327.1</b>	<b>0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	6.45 ± 0.21	10.48 ± 0.09	<b>F<sub>1,854</sub> = 268.9</b>	<b>0.001</b>
«Энтропия»	0.56 ± 0.01	0.68 ± 0.01	<b>F<sub>1,854</sub> = 165.6</b>	<b>0.001</b>

**Таблица 17.** Примеры разных типов дистресс-сигналов дальневосточной полевки *Alexandromys fortis*



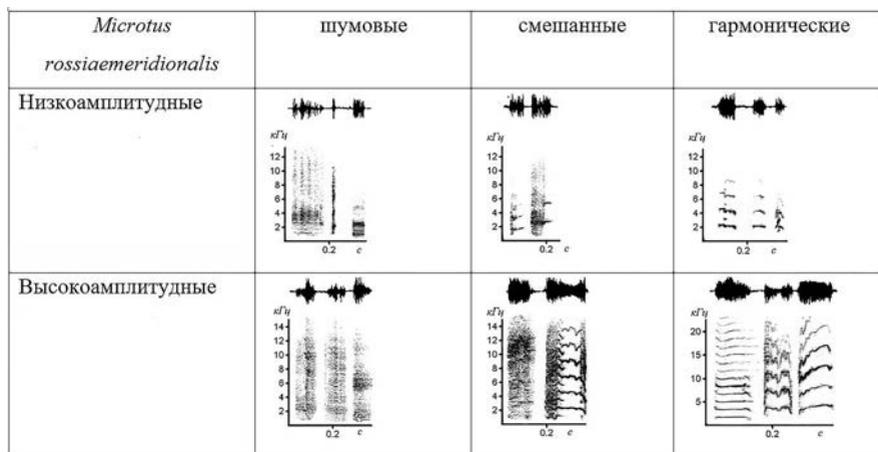
**Таблица 18.** Примеры разных типов дистресс-сигналов общественной полевки *Microtus socialis*



ческими с четко выраженным разным числом гармоник, последние могут иметь большую или меньшую частотную модуляцию, характеристика которой также может иметь значительную изменчивость. И, наконец, дистресс-сигналы могут иметь смешанную структуру, при которой четко выражена гармоническая структура, сопровождается шумовым компонентом (детерминированным хаосом (Fitch et al., 2002)), либо гармоническая структура сменяется шумовой и наоборот.

Для сравнения характеристик разных модификаций дистресс-сигналов и выявления тех параметров, которые характеризуют эти модификации, мы взяли

**Таблица 19.** Примеры разных типов дистресс-сигналов восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis*



три вида, у которых записано достаточное число дистресс-сигналов разных модификаций: дальневосточная полевка, восточноевропейская полевка и общественная полевка. В таблицах 17–19 для каждого вида представлены примеры сонограмм низкоамплитудных и высокоамплитудных сигналов разных структурных модификаций: шумовые, смешанные и гармонические.

Параметры звуков могут зависеть от того, к какой структурной модификации относится сигнал. Длительность дистресс-сигналов имеет большую изменчивость. Высокоамплитудные дистресс-сигналы, в целом, более длительные, чем низкоамплитудные (табл. 16). В первую очередь, это касается смешанных модификаций (табл. 20–22). Разные модификации низ-

**Таблица 20.** Сравнение длительности дистресс-сигналов разных модификаций у общественной полевки *Microtus socialis socialis*. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	0.053 ± 0.003 <i>n</i> = 121	0.158 ± 0.019 <sup>a</sup> <i>n</i> = 18	<b>F<sub>1,137</sub> = 107.11</b>	<b>0.001</b>
смешанные	0.054 ± 0.009 <i>n</i> = 18	0.180 ± 0.011 <sup>a</sup> <i>n</i> = 88	<b>F<sub>1,104</sub> = 24.52</b>	<b>0.001</b>
гармонические	0.022 <i>n</i> = 1	0.068 ± 0.008 <sup>b</sup> <i>n</i> = 20	F <sub>1,19</sub> = 1.60	0.221
ANOVA	F <sub>2,137</sub> = 0.52	<b>F<sub>2,123</sub> = 11.34</b>		
<i>p</i>	0.593	<b>0.001</b>		

**Таблица 21.** Сравнение длительности дистресс-сигналов разных модификаций у дальневосточной полевки *Alexandromys fortis pelliceus*. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	0.041 ± 0.003 <i>n</i> = 71	0.042 ± 0.004 <i>n</i> = 39	$F_{1,108} = 0.06$	0.802
смешанные	0.047 ± 0.004 <i>n</i> = 61	0.054 ± 0.004 <i>n</i> = 90	$F_{1,149} = 1.60$	0.208
гармонические	0.038 ± 0.002 <i>n</i> = 10	0.060 ± 0.006 <i>n</i> = 42	$F_{1,50} = 3.03$	0.088
ANOVA	$F_{2,139} = 0.81$	$F_{2,168} = 2.33$		
<i>p</i>	0.445	0.100		

**Таблица 22.** Сравнение длительности дистресс-сигналов разных модификаций у восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis*. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	0.075 ± 0.006 <i>n</i> = 55	0.084 ± 0.003 <sup>a</sup> <i>n</i> = 216	$F_{1,269} = 1.58$	0.209
смешанные	0.060 ± 0.009 <i>n</i> = 27	0.112 ± 0.002 <sup>b</sup> <i>n</i> = 477	<b><math>F_{1,502} = 27.24</math></b>	<b>0.001</b>
гармонические	0.054 ± 0.005 <i>n</i> = 24	0.071 ± 0.006 <sup>a</sup> <i>n</i> = 56	<b><math>F_{1,78} = 5.68</math></b>	<b>0.020</b>
ANOVA	$F_{2,103} = 1.46$	<b><math>F_{2,746} = 30.15</math></b>		
<i>p</i>	0.237	<b>0.001</b>		

коамплитудных дистресс-сигналов не различаются по длительности, а среди дистресс-сигналов – более длительные смешанные звуки (например, у восточноевропейской полевки) (табл. 22), наиболее короткие – гармонические (например, у общественной полевки, табл. 20). Длительность является одним из параметров звуковых сигналов, которые подвержены сильным незакономерным изменениям при разных уровнях эмоционального напряжения (Володин и др., 2009). Этот параметр при усилении эмоционального напряжения может увеличиваться, уменьшаться или не изменяться. У полевок эмоциональное напряжение, выражающееся в увеличении интенсивности звуков, сопровождается увеличением длительности сигналов. Изменчивость длительности сигналов (коэффициент вариации совокупно для всех дистресс-сигналов: и низко-, и высокоамплитудных) составляет у рассматриваемых видов от 51% до 97%.

Пиковая частота дистресс-сигналов не зависит от структуры сигнала (табл. 23–25). Исключение составили восточноевропейские полевки, у которых пиковая частота высокоамплитудных дистресс-сигналов наиболее низкая в гармонических модификациях, выше в шумовых и еще выше в смешанных модификациях (табл. 25). Однако, в целом пиковая частота высокоамплитудных сигналов всегда выше, чем низкоамплитудных. Эта закономерность у полевок совпадает с тенденцией изменчивости звукового сигнала при разной степени эмоционального напряжения у разных видов (Володин и др., 2009). Изменчивость пиковой частоты сигналов меньше, чем длительность, и коэффициент вариации совокупно для всех дистресс-сигналов: и низко-, и высокоамплитудных составляет у рассматриваемых видов от 41% до 69%.

**Таблица 23.** Пиковая частота дистресс-сигналов разных модификаций у общественной полевки *Microtus socialis socialis* и их сравнение по непараметрическому критерию Kruskal-Wallis ANOVA, медианному тесту. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – тест Манн-Уитни

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	Медианный тест $\chi^2$	<i>p</i>
шумовые	3.94 ± 0.06 <i>n</i> = 121	5.30 ± 0.41 <i>n</i> = 18	<b>22.16</b>	<b>0.001</b>
смешанные	3.53 ± 0.13 <i>n</i> = 18	5.84 ± 0.20 <i>n</i> = 88	<b>21.68</b>	<b>0.001</b>
гармонические	3.43 <i>n</i> = 1	5.70 ± 0.34 <i>n</i> = 20	0.96	0.329
Медианный тест $\chi^2$	4.20	2.58		
<i>p</i>	0.122	0.275		

**Таблица 24.** Пиковая частота дистресс-сигналов разных модификаций у дальневосточной полевки *Alexandromys fortis pelliceus* и их сравнение по непараметрическому критерию Kruskal-Wallis ANOVA, медианному тесту. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – тест Манн-Уитни

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	Медианный тест $\chi^2$	<i>p</i>
шумовые	2.34 ± 0.10 <i>n</i> = 71	3.30 ± 0.26 <i>n</i> = 39	2.36	0.124
смешанные	2.40 ± 0.008 <i>n</i> = 61	2.90 ± 0.16 <i>n</i> = 90	2.03	0.154
гармонические	2.50 ± 0.18 <i>n</i> = 10	3.25 ± 0.26 <i>n</i> = 42	3.41	0.065
Медианный тест $\chi^2$	0.65	0.69		
<i>p</i>	0.723	0.709		

**Таблица 25.** Пиковая частота дистресс-сигналов разных модификаций у восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* и их сравнение по непараметрическому критерию Kruskal-Wallis ANOVA, медианному тесту. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – тест Манн-Уитни

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	Медианный тест $\chi^2$	<i>p</i>
шумовые	3.74 ± 0.23 <i>n</i> = 5	7.65 ± 0.20 <sup>a</sup> <i>n</i> = 216	<b>53.48</b>	<b>0.001</b>
смешанные	2.90 ± 0.13 <i>n</i> = 27	8.38 ± 0.15 <sup>b</sup> <i>n</i> = 477	<b>58.30</b>	<b>0.001</b>
гармонические	2.82 ± 0.13 <i>n</i> = 24	6.69 ± 0.43 <sup>b</sup> <i>n</i> = 56	<b>28.81</b>	<b>0.001</b>
Медианный тест $\chi^2$	5.14	<b>19.84</b>		
<i>p</i>	0.080	<b>0.001</b>		

Основную частоту меряли только у гармонических и смешанных модификаций сигналов. В гармонических модификациях дистресс-сигналов основная частота оказывается выше, чем в смешанных. Модификации низкоамплитудных дистресс-сигналов не имеют различий по основной частоте (табл. 26–28). Основная частота высокоинтенсивных дистресс-сигналов, как правило, выше, чем тихих. Увеличение основной частоты, при усилении эмоционального напряжения особи характерно для разных видов млекопитающих (Володин и др., 2009). Основная частота менее изменчивый параметр, чем пиковая частота и длительность: коэффициент вариации от 23% до 55%.

Квартили, характеризующие распределение энергии в сигнале по частотам, очевидно положительно коррелируют с пиковой частотой. (Например, корреляция по Спирмену между пиковой частотой и квартилем 25%, 50% и 75% у дальневосточной полевки:  $R = 0.69$ ,  $R = 0.48$  и  $R = 0.17$ ,  $n = 704$ ,  $p = 0.001$ , соответственно). Наиболее интересным для нас показателем, поэтому

**Таблица 26.** Сравнение основной частоты дистресс-сигналов двух модификаций у общественной полевки *Microtus socialis socialis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
смешанные	2.19 ± 0.31 <i>n</i> = 18	1.62 ± 0.09 <i>n</i> = 88	<b>F<sub>1,107</sub> = 5.06</b>	<b>0.026</b>
гармонические	1.09 <i>n</i> = 1	2.14 ± 0.09 <i>n</i> = 20	<b>F<sub>1,19</sub> = 6.38</b>	<b>0.020</b>
ANOVA	F <sub>1,17</sub> = 0.66	<b>F<sub>1,106</sub> = 6.40</b>		
<i>p</i>	0.427	<b>0.012</b>		

**Таблица 27.** Сравнение основной частоты дистресс-сигналов двух модификаций у дальневосточной полевки *Alexandromys fortis pelliceus* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
смешанные	1.60 ± 0.12 <i>n</i> = 61	1.54 ± 0.15 <i>n</i> = 90	$F_{1,149} = 0.07$	0.796
гармонические	11.56 ± 0.05 <i>n</i> = 10	2.08 ± 0.11 <i>n</i> = 42	<b><math>F_{1,50} = 5.69</math></b>	<b>0.021</b>
ANOVA	$F_{1,69} = 0.01$	<b><math>F_{1,130} = 5.73</math></b>		
<i>p</i>	0.910	<b>0.018</b>		

**Таблица 28.** Сравнение основной частоты дистресс-сигналов двух модификаций у восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
смешанные	2.17 ± 0.08 <i>n</i> = 27	2.65 ± 0.03 <i>n</i> = 477	<b><math>F_{1,502} = 15.77</math></b>	<b>0.001</b>
гармонические	2.33 ± 0.09 <i>n</i> = 24	2.81 ± 0.07 <i>n</i> = 56	<b><math>F_{1,78} = 14.95</math></b>	<b>0.001</b>
ANOVA	$F_{1,49} = 1.89$	$F_{1,531} = 3.19$		
<i>p</i>	0.175	0.074		

может быть квартиль 75%, который будет характеризовать ширину частотной полосы сигнала. Низкоамплитудные дистресс-сигналы имеют более узкую частотную полосу, по сравнению с высокоамплитудными дистресс-сигналами (табл. 14–16, 29–31). Модификации как низкоамплитудных, так и высокоамплитудных дистресс-сигналов слабо различаются по квартилю 75%, и определенной закономерности не прослеживается (табл. 29–31).

**Таблица 29.** Сравнение квартиля 75% разных модификаций у общественной полевки *Microtus socialis socialis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	5.11 ± 0.09 <sup>a</sup> <i>n</i> = 121	7.03 ± 0.26 <i>n</i> = 18	<b><math>F_{1,137} = 50.34</math></b>	<b>0.001</b>
смешанные	4.51 ± 0.10 <sup>b</sup> <i>n</i> = 18	6.98 ± 0.12 <i>n</i> = 88	<b><math>F_{1,104} = 83.46</math></b>	<b>0.001</b>
гармонические	4.18 <sup>a,b</sup> <i>n</i> = 1	7.37 ± 0.25 <i>n</i> = 20	$F_{1,19} = 1.60$	0.221
ANOVA	<b><math>F_{2,137} = 3.13</math></b>	$F_{2,123} = 0.99$		
<i>p</i>	<b>0.047</b>	0.374		

**Таблица 30.** Сравнение квартиля 75% разных модификаций у дальневосточной полевки *Alexandromys fortis pelliceus* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	4.43 ± 0.16 <i>n</i> = 71	5.72 ± 0.32 <i>n</i> = 39	<b>F<sub>1,108</sub> = 16.64</b>	<b>0.001</b>
смешанные	4.27 ± 0.13 <i>n</i> = 61	5.99 ± 0.19 <i>n</i> = 90	<b>F<sub>1,149</sub> = 47.21</b>	<b>0.001</b>
гармонические	4.81 ± 0.62 <i>n</i> = 10	6.49 ± 0.19 <i>n</i> = 42	<b>F<sub>1,50</sub> = 6.23</b>	<b>0.015</b>
ANOVA	F <sub>2,139</sub> = 0.87	F <sub>2,168</sub> = 1.87		
<i>p</i>	0.419	0.158		

**Таблица 31.** Сравнение квартиля 75% разных модификаций у восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	6.41 ± 0.32 <i>n</i> = 5	10.08 ± 0.12 <sup>a</sup> <i>n</i> = 216	<b>F<sub>1,269</sub> = 157.62</b>	<b>0.001</b>
смешанные	6.54 ± 0.34 <i>n</i> = 27	10.72 ± 0.12 <sup>b</sup> <i>n</i> = 477	<b>F<sub>1,502</sub> = 70.08</b>	<b>0.001</b>
гармонические	6.41 ± 0.44 <i>n</i> = 24	10.08 ± 0.37 <sup>a</sup> <i>n</i> = 56	<b>F<sub>1,78</sub> = 32.76</b>	<b>0.001</b>
ANOVA	F <sub>2,103</sub> = 0.03	<b>F<sub>2,746</sub> = 6.19</b>		
<i>p</i>	0.968	<b>0.002</b>		

Распределение квартилей может нам показать, как распределяется энергия по этой частотной полосе. Для наглядности мы предлагаем ввести такой параметр:  $P_3 = (K_{75} - K_{50}) / (K_{50} - K_{25})$ , где  $P_3$  – коэффициент распределения энергии по частотной полосе,  $K_{75}$  – значение квартиля 75%,  $K_{50}$  – значение квартиля 50% и  $K_{25}$  – значение квартиля 25%. Пусть  $a = (K_{75} - K_{50})$ ,  $b = (K_{50} - K_{25})$ . Легко представить, что при равномерном распределении энергии по частотной полосе, значение  $a = b$ , и тогда  $P_3 = a/b = 1$ , если энергия звука сосредоточена в нижней части частотной полосы, то  $a > b$ , а  $P_3 = a/b > 1$ . И наконец, если энергия звука сосредоточена в верхней части частотной полосы, то  $a < b$ , а  $P_3 = a/b < 1$ . Разные структурные типы низкоамплитудных и высокоамплитудных дистресс-сигналов по этому параметру не различаются. Однако низкоамплитудные дистресс-сигналы от высокоамплитудных имеют достоверные отличия (табл. 32).

**Таблица 32.** Средние значения коэффициента распределения энергии в сигнале у дальневосточных *Alexandromys fortis pelliceus*, общественных *Microtus socialis socialis* и восточноевропейских полевков *Microtus rossiaemeridionalis* в низко- и высокоамплитудных сигналах

Дистресс-сигналы	Низкоамплитудные сигналы	Высокоамплитудные сигналы	Сравнение по медианному тесту Kruskal-Wallis ANOVA
<i>Alexandromys fortis</i>	2.89 ± 0.17 (n = 453)	3.61 ± 0.46 (n = 251)	$\chi^2 = 6.74$ , $p = 0.009$
<i>Microtus socialis</i>	1.43 ± 0.05 (n = 162)	1.40 ± 0.09 (n = 343)	$\chi^2 = 9.49$ , $p = 0.002$
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	1.68 ± 0.10 (n = 749)	2.36 ± 0.21 (n = 106)	$\chi^2 = 47.09$ , $p = 0.001$

Таким образом, мы видим, что у всех полевок основная энергия сигнала сосредоточена во второй четверти частотного спектра, причем наиболее равномерно по спектру распределена энергия у общественных полевок. Хотя низко- и высокоамплитудные дистресс-сигналы достоверно различаются по этому параметру, но у тихих сигналов третья четверть спектра шире. Для других видов мы видим обратную картину: Именно при увеличении амплитуды звука третья четверть спектра становится шире и при этом существенно.

Показатель «энтропия» зависит не только от того, сколько частот представлено в спектре и как равномерно распределена по ним энергия, но и от глубины модуляции основной частоты. «Энтропия» высокоамплитудных дистресс-сигналов выше, чем низкоамплитудных (табл. 16). Как и можно было бы ожидать, шумовая модификация сигналов отличается более высоким значением «энтропии», по сравнению со смешанной, а последняя по

**Таблица 33.** Сравнение «энтропии» разных модификаций у общественной полевки *Microtus socialis socialis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	p
шумовые	0.577 ± 0.004 <sup>a</sup> n = 121	0.629 ± 0.004 n = 18	<b>F<sub>1,137</sub> = 16.51</b>	<b>0.001</b>
смешанные	0.518 ± 0.010 <sup>b</sup> n = 18	0.598 ± 0.006 n = 88	<b>F<sub>1,104</sub> = 32.22</b>	<b>0.001</b>
гармонические	0.445 <sup>c</sup> n = 1	0.595 ± 0.011 n = 20	<b>F<sub>1,19</sub> = 8.42</b>	<b>0.009</b>
ANOVA	<b>F<sub>2,137</sub> = 14.31</b>	F <sub>2,123</sub> = 2.63		
p	<b>0.001</b>	0.076		

**Таблица 34.** Сравнение «энтропии» разных модификаций у дальневосточной полевки *Alexandromys fortis pelliceus* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	0.511 ± 0.007 <sup>a</sup> <i>n</i> = 71	0.548 ± 0.020 <sup>a</sup> <i>n</i> = 39	<b>F<sub>1,108</sub> = 4.64</b>	<b>0.033</b>
смешанные	0.470 ± 0.007 <sup>o</sup> <i>n</i> = 61	0.546 ± 0.010 <sup>a</sup> <i>n</i> = 90	<b>F<sub>1,149</sub> = 29.92</b>	<b>0.001</b>
гармонические	0.453 ± 0.02 <sup>o</sup> <i>n</i> = 10	0.464 ± 0.015 <sup>o</sup> <i>n</i> = 42	F <sub>1,50</sub> = 0.117	0.734
ANOVA	<b>F<sub>2,139</sub> = 10.32</b>	F <sub>2,168</sub> = 1.87		
<i>p</i>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>		

сравнению с гармонической, как низко-, так и высокоамплитудных дистресс-сигналов у всех видов (табл. 30–35).

Глубину частотной модуляции мы измеряли только в смешанных и гармонических модификациях сигналов. Этот параметр достаточно изменчив, однако, у разных видов различия между модификациями не выражены. У восточноевропейской полевки глубина частотной модуляции увеличивается в гармонических модификациях низкоамплитудных дистресс-сигналов, по сравнению со смешанными, а в модификациях высокоамплитудных дистресс-сигналов – в смешанных по сравнению с гармоническими (табл. 36–38). У многих видов млекопитающих глубина частотной модуляции, как и основная частота при увеличении уровня эмоционального напряжения увеличивается (Володин и др., 2009). Эту закономерность мы наблюдаем и у полевок тоже, хотя она выражена менее отчетливо, чем в других

**Таблица 35.** Сравнение «энтропии» разных модификаций у восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
шумовые	0.572 ± 0.017 <i>n</i> = 55	0.703 ± 0.005 <sup>a</sup> <i>n</i> = 216	<b>F<sub>1,269</sub> = 91.96</b>	<b>0.001</b>
смешанные	0.567 ± 0.015 <i>n</i> = 27	0.675 ± 0.004 <sup>o</sup> <i>n</i> = 477	<b>F<sub>1,502</sub> = 49.66</b>	<b>0.001</b>
гармонические	0.528 ± 0.020 <i>n</i> = 24	0.614 ± 0.016 <sup>b</sup> <i>n</i> = 56	<b>F<sub>1,78</sub> = 9.80</b>	<b>0.002</b>
ANOVA	F <sub>2,103</sub> = 1.46	<b>F<sub>2,746</sub> = 27.68</b>		
<i>p</i>	0.237	<b>0.001</b>		

**Таблица 36.** Сравнение глубины модуляции двух модификаций дистресс-сигналов у общественной полевки *Microtus socialis socialis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
смешанные	0.85 ± 0.35 <i>n</i> = 18	0.44 ± 0.09 <i>n</i> = 88	$F_{1,104} = 2.45$	0.121
гармонические	0.13 <i>n</i> = 1	0.70 ± 0.09 <i>n</i> = 20	$F_{1,19} = 1.90$	0.183
ANOVA	$F_{1,17} = 0.22$	$F_{1,106} = 1.66$		
<i>p</i>	0.644	0.200		

**Таблица 37.** Сравнение глубины модуляции двух модификаций дистресс-сигналов у дальневосточной полевки *Alexandromys fortis pelliceus* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
смешанные	0.32 ± 0.11 <i>n</i> = 61	0.59 ± 0.15 <i>n</i> = 90	$F_{1,149} = 1.70$	0.194
гармонические	0.28 ± 0.03 <i>n</i> = 10	0.66 ± 0.08 <i>n</i> = 42	<b><math>F_{1,50} = 5.34</math></b>	<b>0.025</b>
ANOVA	$F_{1,69} = 0.02$	$F_{1,130} = 0.12$		
<i>p</i>	0.882	0.735		

**Таблица 38.** Сравнение глубины модуляции двух модификаций дистресс-сигналов у восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения

Дистресс-сигналы	Низко-амплитудные	Высоко-амплитудные	ANOVA	<i>p</i>
смешанные	0.31 ± 0.05 <i>n</i> = 27	0.78 ± 0.02 <i>n</i> = 477	<b><math>F_{1,502} = 25.11</math></b>	<b>0.001</b>
гармонические	0.46 ± 0.06 <i>n</i> = 24	0.56 ± 0.06 <i>n</i> = 56	$F_{1,78} = 0.91$	0.342
ANOVA	<b><math>F_{1,49} = 4.11</math></b>	<b><math>F_{1,531} = 10.11</math></b>		
<i>p</i>	<b>0.048</b>	<b>0.002</b>		

параметрах сигналов.

Такое разнообразие типов звуков является следствием разных способов образования звука и нервной регуляции работы морфологических структур, ответственных за образование звука. Наиболее простой вариант звукового сигнала образуется в результате прохождения воздушной струи через голосовую щель, которая активирует колебания на голосовых связках. Образуется звук с основной частотой, определяемой характером натяжения, массой, размерами и формой голосовых связок, и обертонами (гар-

мониками), выраженность которых зависит от резонансных особенностей голосового тракта (Fletcher, 2007). В простых случаях модуляция частоты может не быть выражена или характеристика частотной модуляции имеет  $\cap$ -образную форму. Такая характеристика модуляции основной частоты сигналов у млекопитающих встречается часто и может рассматриваться как примитивный признак, при котором существует функциональная связь между частотой и длительностью. Она препятствует у этих видов формированию иной характеристики частотной модуляции, чем параболическая (или близкая к ней) (Никольский, 1979). Если функциональная связь между длительностью и частотой разрушена, то характеристики частотной модуляции могут отличаться большим разнообразием (Никольский, 1984). Гармонические сигналы полевок имеют большое разнообразие частотной модуляции, причем встречается характеристика частотная модуляция  $\cap$ -образной, волнообразной формы, повышение или понижение частоты (рис. 2). Соотношение сигналов с разной формой модуляции у разных видов может отличаться, так у дальневосточной полевки в дистресс-сигналах  $\cap$ -образная и волнообразная характеристики частотной модуляции встречаются примерно в равной степени по 39–40%, еще 20% ( $n = 190$ ) приходится на повышение, понижение или отсутствие модуляции основной частоты. У общественной полевки волнообразная форма частотной модуляции дистресс-сигналов встречается в 54% ( $n = 299$ ) случаев, еще примерно по 20% приходится на понижение частоты и  $\cap$ -образную характеристику частотной модуляции. У восточноевропейской полевки волнообразная характеристика частотной модуляции встречается в 80% ( $n = 532$ ) случаев. Таким образом, для полевок мы можем констатировать нарушение морфофункциональной связи между частотой и длительностью.

Таким образом, дистресс-сигналы полевок имеют большую изменчивость, как по амплитуде звука, что влечет за собой изменения частотных параметров, так и по структуре звука, что, видимо, связано с возможностями работы голосового аппарата. Однако, изменчивость сигналов разных видов подчиняется сходным закономерностям. Так при увеличении амплитуды сигнала увеличивается их длительность, основная, пиковая частоты. Ширина частотной полосы, глубина модуляции и «энтропия», так же, как правило, увеличиваются с повышением амплитуды, но эти параметры могут иметь видовую специфику. Интенсивность дистресс-сигналов и связанные с ней частотные и временные параметры отражают уровень возбуждения зверьков, в результате дистресс-сигналы образуют континуальный ряд широко изменчивых сигналов, встречающихся в разных ситуациях (Рутовская, 2014).

## Функциональное значение дистресс-сигналов на примере рыжей полевки

Наблюдения за поведением рыжих полевок проводили за 8 группами, в которых регистрировали формирование взаимоотношений особей и их акустическую активность. Во всех группах рыжих полевок устанавливались иерархические отношения между самцами, основанные на агрессивных взаимодействиях, агрессивные взаимодействия между самками регистрировали только в 3 группах. Общая акустическая активность в группах довольно высока и составляет 47.3% ( $n = 7222$ ).

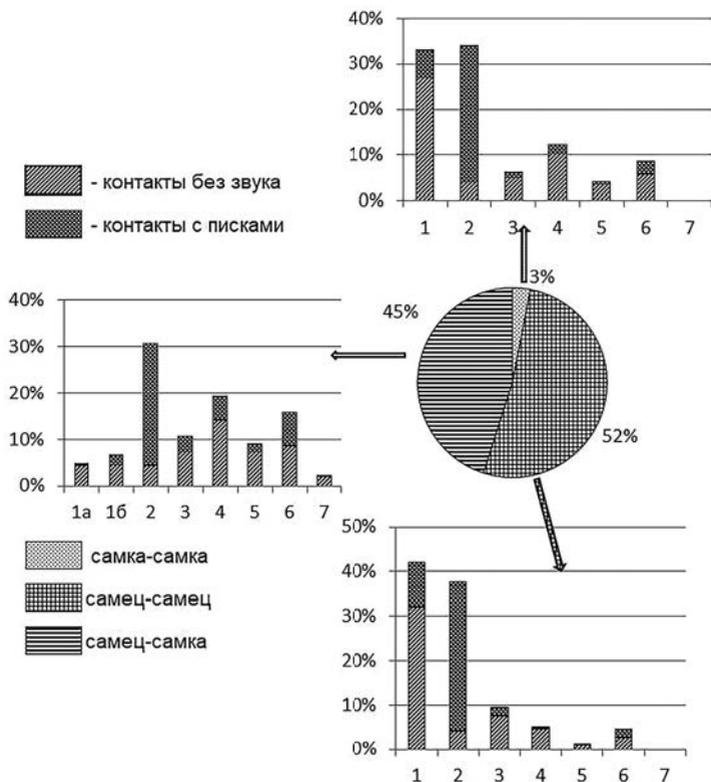
Все взаимодействия между полевками в экспериментальных группах мы делили на 7 типов: половые, опознавательные, дружелюбные, мягкая агрессия, избегания, агрессивные взаимодействия и оборона убежища. Каждый тип включал ряд элементов поведения, при которых особи издавали дистресс-сигналы, причем акустическая активность их была разная в зависимости от пола и социального статуса (Рутовская, 1988б, 1992б, 1998).

У рыжей полевки мы регистрировали все типы контактов, однако, в однополых взаимодействиях мы наиболее часто регистрировали агрессивные контакты либо оборону убежища, при межполовых контактах, напротив, чаще встречались дружелюбные и нейтральные контакты, а также оборона убежища. Только в этом случае мотивация зверька, пытающегося проникнуть в убежище, как правило, не имела агрессивной направленности (рис. 16). Дистресс-сигналы наиболее часто зверьки издают при обороне убежища (30.6%,  $n = 2475$ ).

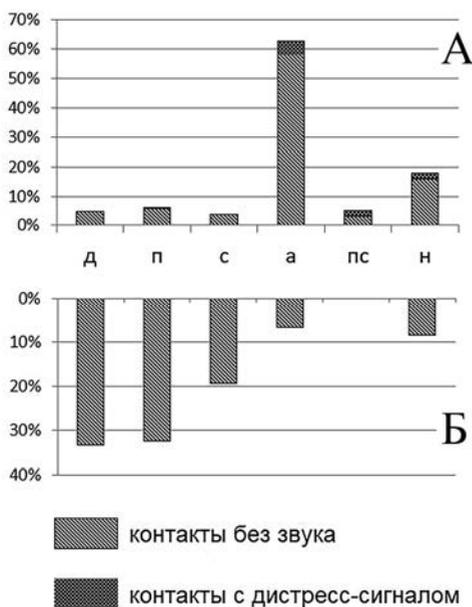
Оборона убежища – это сборный тип взаимодействий, при котором один зверек пытается войти в убежище, а другой препятствует ему в этом. Под этот тип попадают контакты, имеющие разную мотивационную основу: 1. Агрессивная мотивация – доминант пытается попасть в убежище, в котором укрылся преследуемый. Атакованный зверек защищает вход в убежище выпадами лап и пищит. Если атаковывающему зверьку удалось войти в убежище, обычно там происходит драка, сопровождаемая дистресс-сигналами. Победенный зверек выбегает из убежища, победитель либо продолжает преследование, либо остается в убежище. 2. Половая мотивация – самец пытается проникнуть в убежище, занятое самкой. Самка не пускает и пищит. Особенно настойчиво повторяется этот тип взаимодействий, если самка в состоянии эструса. 3. Исследовательская мотивация – активная особь проявляет интерес к входу в убежище. Иногда зверьку достаточно понюхать вход, чтобы потерять к нему интерес. Однако иногда находящийся там зверек может начать защищать гнездо. Инициатор контакта может уйти или взаимодействие переходит в вариант 1.

При других типах взаимодействий полевки также пищат, но реже.

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



**Рис. 16.** Соотношение числа взаимодействий между однополыми и разнополыми парами в группах (диаграмма), сформированных из особей рыжей полевки *Myodes glareolus*, и распределение разных типов контактов и акустической активности в них (гистограммы). Общее число групп – 8, число самцов – 32, число самок – 16, общее число взаимодействий  $N = 7222$ . Цифрами обозначены типы взаимодействий: 1 – агрессивные (1а – агрессия на самца, 1б – агрессия на самку в разнополых парах); 2 – оборона убежища; 3 – избегание контакта; 4 – опознавание; 5 – дружелюбные взаимодействия; 6 – мягкая агрессия; 7 – половые контакты.



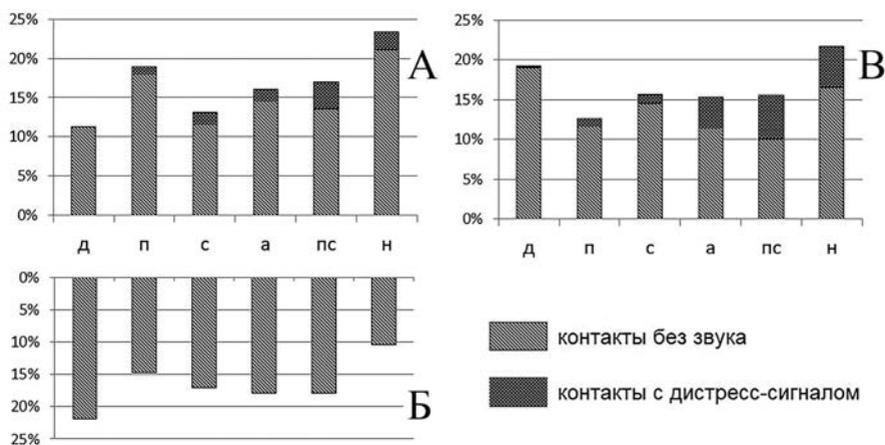
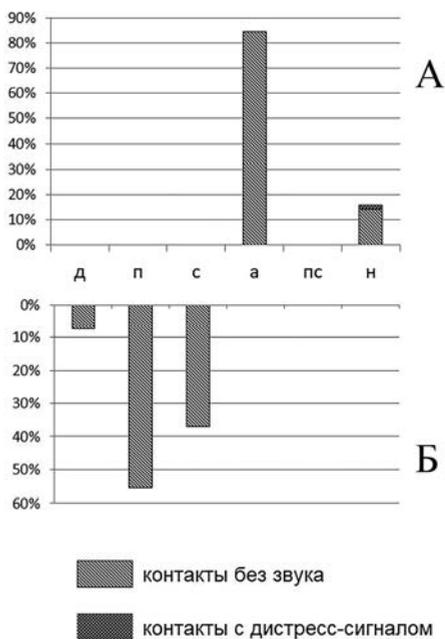
**Рис. 17.** Соотношение среднего числа элементов следования, демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. Общее число зарегистрированных элементов  $N=429$ . А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта. д – доминант-самец, с – субдоминант-самец, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.

Следование чаще всего мы наблюдали, когда самка в эструсе, а самец двигается вплотную за самкой. Самка, не готовая к спариванию, разворачивается к самцу мордой, делает выпады лапами и издает дистресс-сигналы. Реже самец или самка следует за другим самцом, последний также может реагировать на следующего за ним выпадами лапами, пищать. Доминант, однако, обычно не обращает внимания на следующего за ним зверька. Особь, которая следует за другой, никогда не издает дистресс-сигналов (рис. 17).

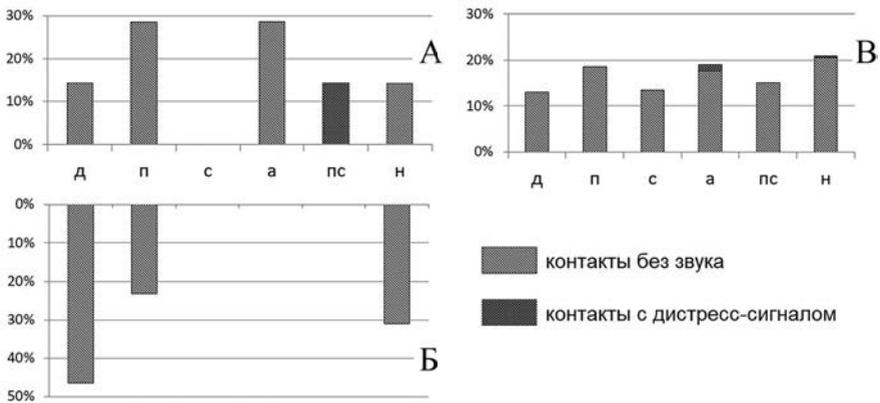
Спаривание включает садку самца на самку. Это происходит, если самка готова к спариванию. В этом случае она принимает позу лордоза. Садка заканчивается интромиссией и эякуляцией, о чем говорит после спаривания вылизывание самцом половых органов. Если самка при попытке самца сделать садку не принимает позу лордоза, она отбивается лапами, что также может сопровождаться дистресс-сигналами. Успешные спаривания звуками не сопровождаются (рис. 18).

**Опознавательные контакты.** Это нейтральные взаимодействия, включающие все типы взаимного обнюхивания: назо-назальные, назо-анальные и обнюхивания других частей тела. У рыжей полевки такие взаимодействия встречаются менее 10% и относительно редко сопровождаются дистресс-сигналами. Причем статус зверьков не имеет значения (рис. 19). Опознавательные элементы часто предваряют другие типы контактов, как

**Рис. 18.** Соотношение среднего числа элементов садки, демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами.  $N=91$ . А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта. д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



**Рис. 19.** Соотношение среднего числа элементов обнюхивания бока (А, Б,  $n = 145$ ) и назо-назального обнюхивания (В,  $n = 1554$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта; д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



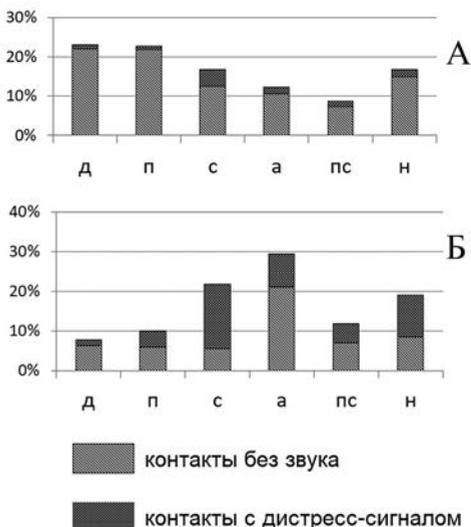
**Рис. 20.** Соотношение среднего числа элементов груминга (А, Б,  $n = 8$ ) и сидения рядом (В,  $n = 156$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта; д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.

дружелюбные, так и агрессивные, почти всегда предваряют избегание одной особи другую, но обычно на расстоянии. Эти элементы здесь не учитывали.

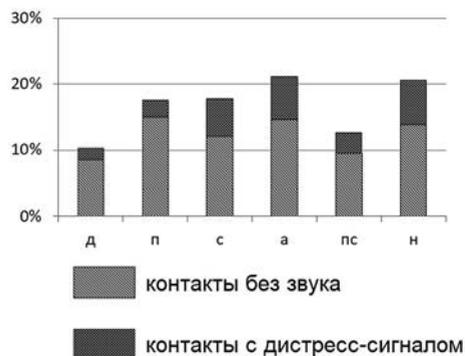
**Дружелюбные взаимодействия.** Для рыжих полевок, этот тип взаимодействий не характерен, в основном, мы регистрируем их только между разными полами, нейтральными самками или подчиненными особями. Мы относили к дружелюбным взаимодействиям сидение зверьков рядом и груминг. Последний у рыжих полевок встречается редко (рис. 20). Во время этих взаимодействий зверьки всегда сидят бок о бок. Дистресс-сигналами эти элементы сопровождаются крайне редко, в основном, когда один из зверьков причиняет некоторый дискомфорт соседу: перелезает через него, пытается начать груминг. Дистресс-сигналы, как правило, низкоамплитудные.

**Мягкая агрессия.** Это ряд взаимодействий, которые отражают некоторое противостояние между зверьками, в целом относящихся друг к другу дружелюбно. Эти взаимодействия включают такие элементы как взаимные отталкивания, вставания, которые мы объединяли в элемент *боксирование*, и *выпады лапами*. Взаимодействие обычно не заканчивается жесткой агрессией. Мягкая агрессия встречается наиболее часто при контактах меж-

**Рис. 21.** Соотношение среднего числа элементов боксирования (А,  $n = 128$ ) и выпады лапами (Б,  $n = 978$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



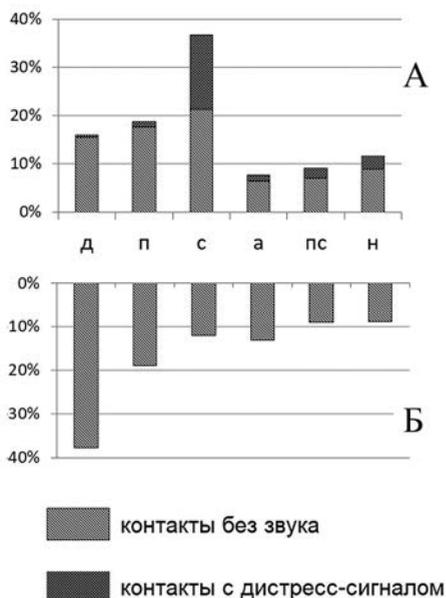
**Рис. 22.** Соотношение среднего числа элемента избегания ( $n = 765$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



ду разными полами, нейтральными самками и подчиненными самцами (рис. 21), и также мы регистрировали ее не часто, однако, полевки издают дистресс-сигнал при мягкой агрессии чаще, чем при опознавании.

**Избегание.** Это взаимодействие, при котором один зверек осознанно избегает взаимодействия с партнером. Часто избеганию предшествует ориентировочная реакция или опознавание на расстоянии. Избегание демонстрируют чаще подчиненные особи, однако, дистресс-сигналы при этом поведении субдоминанты, доминанты и самки издают чаще (рис. 22).

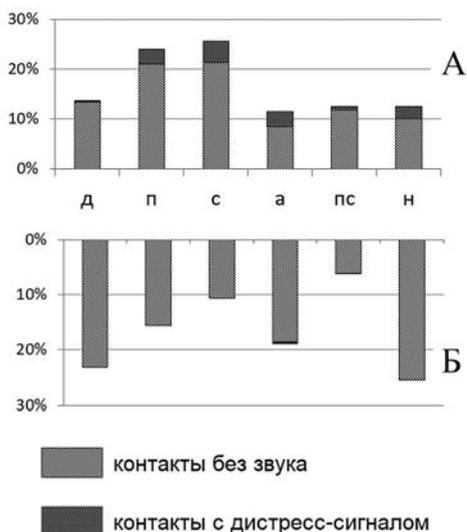
**Агрессивные взаимодействия.** Социальные отношения рыжих полевок представляют собой иерархическую структуру, которая поддерживается в первую очередь агрессивными взаимодействиями. Агрессивные вза-



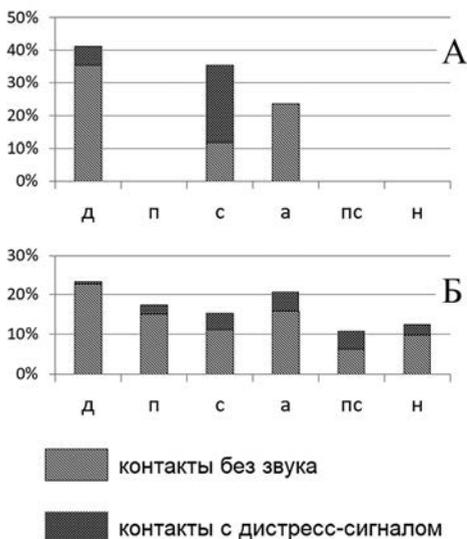
**Рис. 23.** Соотношение среднего числа элемента преследование ( $n = 1670$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта; д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.

имодействия носят ассиметричный характер: есть сторона, нападающая и атакуемая, при стабильных отношениях в группе, как правило, совпадающая со стороной, выигрывающей и проигрывающей взаимодействие. Наиболее часто рыжие полевки демонстрируют элемент агрессивного контакта – *преследование* (рис. 23), при котором один зверек пытается догнать другого. Часто преследование начинается с *нападения* (выпада) одного зверька на другого (рис. 24). Если атакуемый зверек убегает, начинается преследование. Если преследующий зверек догоняет атакуемого, можно наблюдать элемент *клубок* – две особи, сцепившись зубами или лапами, образуют шар, в котором зверек оказывается то сверху, то снизу. Клубок часто сопровождается *укусом*. Оба последних элемента относятся к жесткой агрессии, сопровождающиеся болевыми воздействиями (рис. 25). И хотя по времени эти элементы занимают доли секунды, часто именно во время этих элементов определяются иерархические ранги особей. Клубки обычно заканчиваются преследованием. Победенная особь пытается убежать и спрятаться. При стабилизации иерархических отношений подчиненные особи стараются избегать контактов с доминантами и субдоминантами, а при встречах сразу убегать и затаиваться. Частота демонстрации жестких элементов агрессивного поведения снижается (Рутовская, 1990а). Дистресс-сигналы издают преимущественно атакуемые особи, причем наиболее часто при жестких болевых воздействиях. Отдельные звуковые ре-

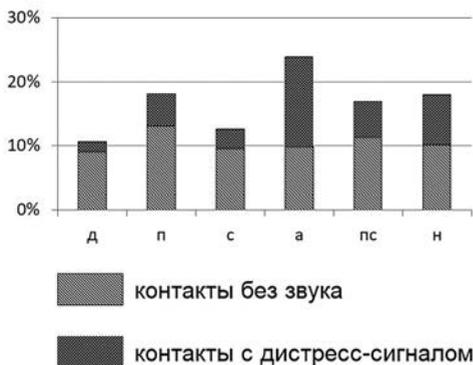
**Рис. 24.** Соотношение среднего числа элемента нападение ( $n = 605$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта; д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



**Рис. 25.** Соотношение среднего числа элементов укус (А,  $n = 18$ ) и клубок (Б,  $n = 412$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



акции можно регистрировать во время бегства при нападениях (рис. 26), причем зверек издает одиночный дистресс-сигнал перед началом движения. Мы считаем это реакцией на неожиданность. В редких случаях издает эти сигналы нападающая особь, при наиболее жестких и долгих агрессивных взаимодействиях, характеризующихся большим числом преследований и жестких элементов агрессии (клубок, укусы, боксирования).

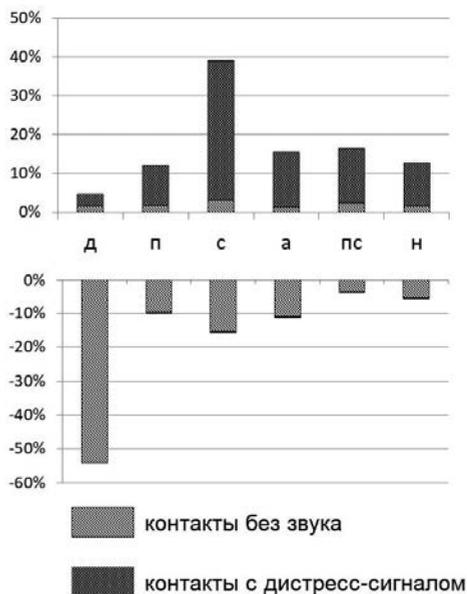


**Рис. 26.** Соотношение среднего числа элемента бегство при нападении ( $n = 551$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. **д** – доминант, **с** – субдоминант, **п** – подчиненный самец, **а** – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, **пс** – подчиненная самка в тех же группах, **н** – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.

**Оборона убежища** наиболее часто сопровождается дистресс-сигналами, причем преимущественно это демонстрируют защищающие гнездо особи, не зависимо от их социального ранга (рис. 27). Нападающая сторона издает дистресс-сигналы крайне редко, и в двух ситуациях. Если подчиненная особь определила по запаху, что в убежище доминант, зверек издает одиночный высокоамплитудный дистресс-сигнал и убегает. Наоборот, если доминирующая особь пытается проникнуть в убежище подчиненного при агрессивном контакте, но ему это не удастся, то доминант демонстрирует сильное возбуждение, проявляющееся в смещенной реакции: бегаёт вокруг, копает, чистится, и может при этом издавать дистресс-сигнал.

Элемент *выпады лапами* встречается как составная часть практически во всех типах взаимодействий, но чаще при защите убежища, при мягкой агрессии, половом поведении. Этот элемент сопровождается дистресс-сигналами часто в 46.5% случаев. При попарных ссаживаниях на нейтральной ограниченной территории рыжие полевки часто обороняются от партнера выпадами лап, прижавшись спиной в угол аквариума и пищат. Наблюдения за полевками в таких условиях дали основания А.М. Коробковой и Т.В. Филевой (1984), предположить, что дистресс-сигналы рыжих полёвок связаны с желанием зверьков увеличить дистанцию между взаимодействующими особями. Однако это можно было бы принять только для элемента выпады лапами. В целом же, дистресс-сигналы отражают состояние дискомфорта разной степени от болевого воздействия (укуса) до незначительно беспокойства при взаимном груминге. В редких случаях дистресс-сигнал издает сильно возбужденный зверек, инициирующий контакт, в ситуации фрустрации, или дистресс-сигнал является реакцией на испуг.

**Рис. 27.** Соотношение среднего числа контакта: оборона убежища ( $n = 2295$ ), демонстрируемого особями рыжей полевки *Myodes glareolus* разного социального ранга в экспериментальных группах, в том числе сопровождающиеся дистресс-сигналами. А – на кого направлен контакт, Б – кто инициатор контакта; д – доминант, с – субдоминант, п – подчиненный самец, а – агрессивная самка в группе, где отношение между самками агрессивные, пс – подчиненная самка в тех же группах, н – нейтральные самки в группах, где самки агрессивного поведения не демонстрируют.



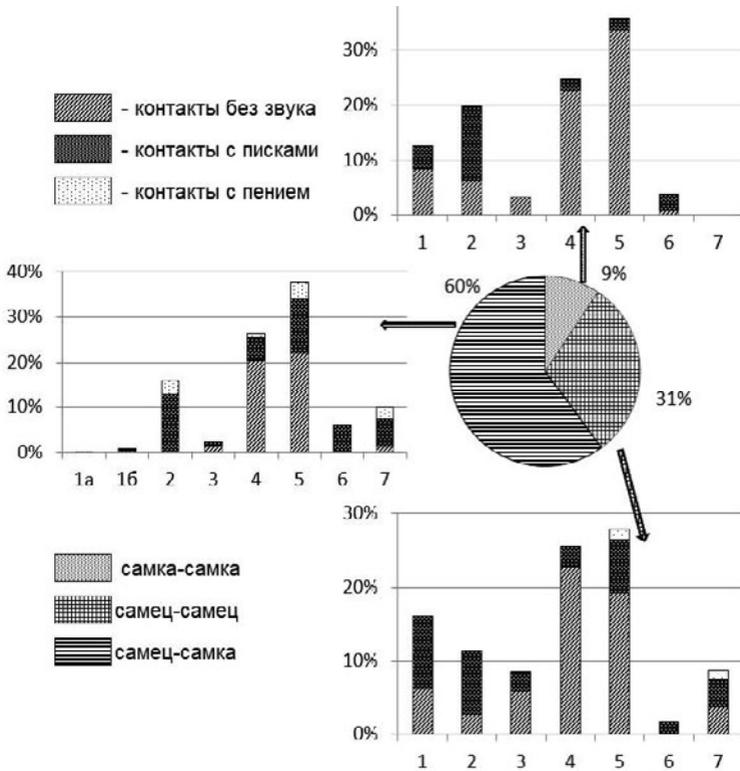
Таким образом, дистресс-сигналы – это неспецифическая акустическая реакция, отражающая эмоциональное состояние зверька, как правило, отрицательного порядка. Частота использования звука зависит от пола (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 5.50, n = 55, p = 0.019$ ), социального положения зверька в группе (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 14.6, n = 55, p = 0.023$ ), его общей активности и реактивности на конкретную ситуацию (табл. 39).

Ситуации, в которых издаются дистресс-сигналы можно также выстроить в ряд по уровню напряженности взаимодействий от нейтрально-дружелюбных до жесткой агрессии, и этому тренду можно сопоставить изменения характеристик сигнала в континуальном ряду: от низкоамплитудных дистресс-сигналов до высокоамплитудных. При этом во время демонстрации элементов мягкой агрессии могут встречаться и те, и другие, в одном ряду.

У видов с другой социальной структурой, например, у дальневосточной полевки с семейно-групповой структурой популяции, распределение типов контактов между однополыми и межполовыми парами в экспериментальных группах другое. В тех и других случаях преобладают дружелюбные взаимодействия. (рис. 28). Однако дистресс-сигналы встречались практически при всех взаимодействиях, а общая акустическая активность была высока и составляла 37.0% ( $n = 2546$ ). При этом характер изменчивости дистресс-сигналов был такой же, как и у рыжей полевки. Это дает

**Таблица 39.** Общая средняя акустическая активность (АА) самцов и самок рыжей полевки *Myodes glareolus* разного статуса.

Самцы	АА	Самки	АА
Доминант	$3.8 \pm 1.0\%$ , $n = 8$	Агрессивная	$36.7 \pm 14.6\%$ , $n = 3$
Субдоминант	$31.3 \pm 12.9\%$ , $n = 4$	Подчиненная	$40.7 \pm 14.7\%$ , $n = 5$
Подчиненный	$22.9 \pm 2.8\%$ , $n = 18$	Нейтральная	$36.2 \pm 6.0\%$ , $n = 10$
Чужак	$61.5 \pm 14.1\%$ , $n = 5$	Чужая	$64.4 \pm 29.7\%$ , $n = 2$



**Рис. 28.** Соотношение числа взаимодействий между однополыми и разнополыми парами в группах (диаграмма), сформированных из особей дальневосточной полевки *Alexandromys fortis*, и распределение разных типов контактов и акустической активности в них (гистограммы). Общее число групп – 5, число самцов – 15, число самок – 9, общее число взаимодействий  $N = 2546$ . Цифрами обозначены типы взаимодействий: 1 – агрессивные (1а – агрессия на самца, 1б – агрессия на самку в разнополых парах); 2 – оборона убежища; 3 – избегание контакта; 4 – опознавание; 5 – дружелюбные взаимодействия; 6 – мягкая агрессия; 7 – половые контакты.

нам основание считать дистресс-сигналы дальневосточной полевки аналогичны таковым рыжей полевки по своему функциональному значению.

Таким образом, дистресс-сигналы полевок подсемейства *Arvicolinae* характерны для всех типов взаимодействий, особенно в беспокоящих и агрессивных контекстах, а также при высоком уровне возбуждения. При этом они имеют большую изменчивость амплитудных, частотных и временных параметров, образуя континуум звуков, связанных между собой переходными формами, что, по нашему мнению, отражает уровень возбуждения животного, его эмоциональное состояние. Наблюдение в группах показало, что другие зверьки, не участвующие во взаимодействии, редко реагируют на дистресс-сигналы, партнер же по взаимодействию отвечает не специфическим поведением и увеличением собственного уровня возбуждения, что часто выражается в смещенной реакции.

## Пение

По своим физическим характеристикам пение имеет большее сходство с низкоамплитудными дистресс-сигналами (то есть с частью континуального ряда, соотнесенного с минимальным эмоциональным напряжением). Для некоторых видов при анализе пения и низкоамплитудных дистресс-сигналов иногда трудно провести границу между сигналами. Мы выделяли пение по структурным отличиям от низкоамплитудных дистресс-сигналов. Пение часто организовано в ритмические последовательности. Отдельные звуки пения – короткий низкоамплитудный сигнал, длительностью – от 0.02 с до 0.07 с, с низкой пиковой частотой, расположенной около 1–3 кГц. Сигналы обычно гармонические, отличаются неглубокой частотной модуляцией. Поет самец, который инициирует контакт, в ситуации преимущественно связанной с опознаванием, ухаживанием и половым поведением. У разных видов частота издавания пения может сильно различаться как у отдельных особей, так и по числу зверьков, которые демонстрируют этот сигнал.

Пение в отличие от дистресс-сигналов, вызывает ответную реакцию партнера. Для китайской полевки, например, мы отметили появление «диалогов», при которых ответная реакция партнера ведет к уменьшению интервалов между звуками (Рутовская, 2011). Таким образом, мы можем предполагать, что пение в отличие от дистресс-сигналов несет коммуникативную нагрузку. Сигнал адресован партнеру и исполняет роль координации поведения внутри группы или пары, наиболее часто связанной с размножением.

Пение мы регистрировали в 5 родах полевок. В роду лесных полевок *Myodes* сигналы, похожие на пение, которые издавали отдельные самцы, отмечали в экспериментальных группах, но записать очень тихий сигнал не

**Таблица 40.** Основные характеристики пения самцов полевок рода *Craseomys*

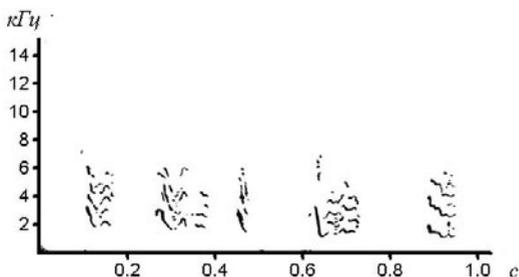
Вид	Подвид, место отлова	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Craseomys rufocanus</i>	<i>C.r.bedfordidae</i> юг о. Сахалин	2	7	0.07 ± 0.01		2.5–3.15

Источник: Рутовская, 1990а.

удалось. В роду красносерых полевок *Craseomys* пение (щелбет) издавали самцы при ухаживании за самкой (табл. 40). Сигнал гармонический, можно выделить 3–4 гармоники. Характеристика модуляции основной частоты имеет волнистую форму (рис. 29). Пиковая частота расположена в диапазоне 2.5–3.15 кГц (Рутовская, 1990а).

Пение характерно для всех исследованных видов рода *Lasiopodomys*. У всех видов это непродолжительный сигнал 0.02–0.03 с, однако частотные характеристики сильно различаются у всех трех видов. У полевки Брандта пение издает самец во время ухаживания за самкой в эструсе. Непродолжительное обнюхивание партнера ано-генитальной области часто сопровождается кружением зверьков относительно друг друга. Самец касается и потирает мордой самку, подолгу обнюхивает ее выделения. Затем самец следует за самкой и пытается сделать садку, издавая специфические звуки (Зоренко, 1983). Основная и пиковые частоты очень высокие 11–13 кГц (табл. 41). Имеется глубокая модуляция частоты (резкое повышение от начала к концу сигнала), –  $4.3 \pm 0.5$  кГц (рис. 30). Сигналы гармонические и издаются сериями.

У китайской полевки, напротив, основная и пиковые частоты пения очень низкие около 1.2 кГц. Поют самцы, как в виде серий звуков при ухаживании за самкой, так и просто при встрече зверьков. Самки отвечают пением или низкоамплитудными дистресс-сигналами. Эти звуки похожи, но пение в отличие от низкоамплитудных дистресс-сигналов менее вариативно с характерной небольшой модуляцией основной частоты (плавно понижается от начала к концу сигнала) (рис. 30). Пение – исключительно гармонические



**Рис. 29.** Сонограммы пения самцов полевок рода *Craseomys*: красносерая полевка *C. rufocanus bedfordiae* (о. Сахалин) модифицированный рисунок из диссертации Рутовская, 1990а.

**Таблица 41.** Основные характеристики пения самцов полевок рода *Lasiopodomys*

Вид	Подвид, место отлова (записи)	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Lasiopodomys brandti</i> <sup>1</sup>	Станция Гулженга, Борзинский р-н, Читинская обл.	2	39	0.02 ± 0.01	13.7 ± 0.4	11.4
<i>Lasiopodomys mandarinus</i> <sup>2</sup>	Селенгинский р-н, Бурятская АССР	6	200	0.02 ± 0.01	1.2 ± 0.1	1.2
<i>Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis</i> <sup>3,4</sup>	<i>L. g. castaneus</i> Алма-Атинский заповедник, Казахстан	9	152	0.03 ± 0.01	4.9 ± 0.1	5.0
	<i>L. g. castaneus</i> с. Аларь Иркутская обл.	6	116	0.02 ± 0.01	4.1 ± 0.1	3.6
	<i>L. g. gregalis</i> с. Звериноголовское Курганская обл.	2	99	0.03 ± 0.01	3.7 ± 0.1	3.7

Источники: <sup>1</sup> Рутовская, 2012; <sup>2</sup> Рутовская, 2011; <sup>3</sup> Рутовская, 2015; <sup>4</sup> Рутовская, Никольский, 2014.

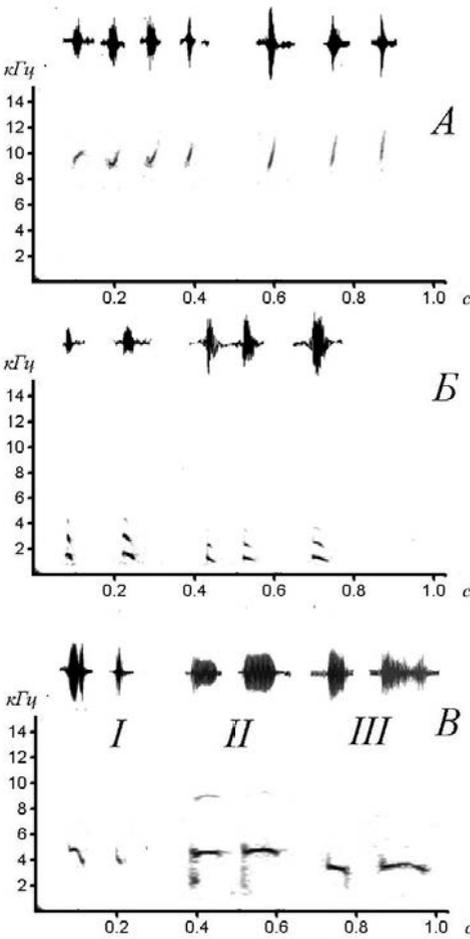
сигналы, с хорошо выраженными 2–3 гармониками. Основная частота совпадает с пиковой частотой.

Мы проанализировали 33 последовательности пения 6 самцов. Серии неодинаковы по длительности и числу элементов: от 1 до 46. Интервал между элементами –  $0.62 \pm 0.05$  с ( $n = 200$ ), разброс значений достаточно большой – от 0.03 до 4.65 с. Длительность интервала между элементами пения зависит от величины серии: в коротких сериях интервал больше, чем в продолжительных (MANOVA  $F_{5,12} = 2.93$ ,  $p = 0.001$ ). Пение и низкоамплитудные дистресс-сигналы самок часто можно слышать в виде диалога. Диалоги были представлены последовательностями от 3 до 111 звуков (табл. 42). Временные характеристики низкоамплитудных дистресс-сигналов самок (длительность отдельных звуков и интервалы между ними) могли иметь индивидуальные различия (гнездовая ANOVA,  $F_{12,454} = 10.26$ ,  $p = 0.001$ ), но не зависели от того, относились они к диалогам или отдельным последовательностям (ANOVA,  $F_{2,227} = 1.27$ ,  $p = 0.281$ ). Пение самцов по тем же параметрам имеют как индивидуальные различия (ANOVA,  $F_{12,992} = 5.39$ ,  $p = 0.001$ ), так и зависят от типа последовательности (диалог или отдельная последовательность, ANOVA,  $F_{2,496} = 13.50$ ,  $p = 0.001$ ).

Внутри диалогов низкоамплитудные сигналы и пение зверьков могли чередоваться друг с другом или образовывать однотипные последовательности. Наличие ответа партнера влияет на продолжительность интервала между звуками одной особи: в случае, если между этими звуками есть

сигнал партнера, интервал достоверно больше, чем, когда особь издает од- нотипные последовательности внутри диалога. Причем это справедливо как для низкоамплитудных дистресс-сигналов самок, так и для пения самцов

(ANOVA, для самок –  $F_{1;216} = 31.46, p = 0.001$ , для самцов –  $F_{1;281} = 34.16, p = 0.001$ ). Это позволяет нам сделать вывод, что диалоги отличаются от простых последовательностей, так как партнеры реагируют на звуковые сигналы друг друга изменением интервалов между отдельными звуками. Логично предположить, что если пение и низкоамплитудные сигналы самок синхронизируют поведение партнеров, то звуки должны быть индивидуально опознаваемыми. Действительно, характеристики пения имеют достоверные индивидуальные различия. Дискриминантный анализ на индивидуальные различия пения у 7 самцов (табл. 43) также показал высокий процент правильных причислений (72.7%). Кроссвалидация показала меньшую величину – 62.9%, однако превышающую случайную ( $20.8 \pm 1.3\%, n = 100$ ) ( $\chi^2 = 97.9, p = 0.001$ ). Основной вклад в различия между звуками пения самцов вносят основная частота, длительность и глубина модуляции сигналов. Низкоамплитудные сигналы самок также индивидуально различаются. Дискриминантный анализ на индивидуальные различия низкоамплитудных ди-



**Рис. 30.** Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевок рода *Lasiopodomys*: А – полевка Брандта *L. brandti*; Б – китайская полевка *L. mandarinus*; ВI – узкочерепная полевка *L. gregalis castaneus* (Казахстан); ВII – узкочерепная полевка *L. gregalis castaneus* (Иркутская обл.); В – узкочерепная полевка *L. gregalis gregalis*.

**Таблица 42.** Длительности отдельных звуков и интервалов между ними в «диалогах» и простых последовательностях китайской полевки *Lasiopodomys mandarinus*

Показатель	Самцы		Самки	
	Диалог	Последовательность пения	Диалог	Последовательность низкоамплитудных дистресс-сигналов
Число особей	6	6	7	5
Число звуков	166	199	225	32
Длительность звуков, с	0.023 ± 0.001	0.027 ± 0.001	0.033 ± 0.001	0.032 ± 0.002
Интервал между звуками, с	0.608 ± 0.049	0.620 ± 0.053	0.523 ± 0.048	0.990 ± 0.187

**Таблица 43.** Причисление пения самцов китайской полевки *Lasiopodomys mandarinus* к каждой особи на основе дискриминантного и кроссвалидационного анализов

Особь	Дискриминантный анализ		Кроссвалидационный анализ	
	Число звуков	Доля правильного причисления, %	Число звуков	Доля правильного причисления, %
№14-1	15	13.3	8	0
№16а-1	20	75.0	9	55.6
№9	20	95.0	10	90.0
№10-3	20	90.0	10	80.0
№15-1	20	75.0	7	57.1
Слон	20	90.0	10	90.0
Герда	17	52.9	8	50.0
<b>Всего</b>	<b>132</b>	<b>72.7</b>	<b>62</b>	<b>62.9</b>

стресс-сигналов у 7 самок (табл. 44) показал 90.0% правильных причислений. Основной вклад в различия между сигналами особей вносят основная и пиковая частоты, а также длительность сигналов. Кроссвалидация показала только 25.6% правильного причисления сигналов, что выше случайного причисления ( $15.5 \pm 1.0\%$ ,  $n = 100$ ) ( $\chi^2 = 7.8$ ,  $p = 0.009$ ), однако все же очень низкое. Это может говорить о том, что, несмотря на наличие различий между звуками разных особей, вероятность правильного узнавания самок по этим сигналам может быть невелика.

Китайская полевка ведет практически полностью подземный образ жизни, и вся социальная жизнь семьи проходит в норах. Очевидно, что в темноте нор зрительная коммуникация неэффективна, а ольфакторная ограничена, хотя также может иметь важное значение. Для поддержания же дружеских связей в семейной группе ведущее значение будет иметь акустическая и тактильная коммуникации. Вероятно, поэтому пение китайской полевки приобретает важное значение для поддержания внутрисемейных связей и используется не только в ситуации ухаживания самца за самкой

**Таблица 44.** Причисление низкоинтенсивных дистресс-сигналов самок китайской полевки к каждой особи на основе дискриминантного и кроссвалидационного анализов

Особь	Дискриминантный анализ		Кроссвалидационный анализ	
	Число звуков	Доля правильного причисления, %	Число звуков	Доля правильного причисления, %
№1-1	18	77.8	9	11.1
№14	19	84.2	10	44.4
№16а-2	7	85.7	5	50.0
№10-3	19	94.7	9	10.0
№10-2	6	100.0	4	0
Слониха	16	93.8	9	28.6
№15-2	15	100.0	11	50.0
<b>Всего</b>	<b>100</b>	<b>90.0</b>	<b>57</b>	<b>25.6</b>

во время эструса, но и при любых встречах зверьков. Причем пение и низкоамплитудные дистресс-сигналы могут быть организованы в «диалоги», что позволяет говорить о более развитой системе акустической коммуникации у китайской полевки, по сравнению с другими полевыми подсемейства Arvicolinae (Рутовская, 2009а, 2011).

Пение самцов узкочерепной полевки мы регистрировали только при уходе ими за самками. Сигнал имеет преимущественно гармоническую структуру (98.4%) с небольшой модуляцией основной частоты (рис. 30), но среди них 46.8% имеют шумовую составляющую. Основная частота довольно высокая около 4–5 кГц, она же, как правило, является и пиковой частотой. Самцы из Алма-атинской популяции демонстрируют более высокую частоту в звуках пения (табл. 41).

Самцы полевок рода *Alexandromys* поют также часто, как особи предыдущего рода, и значительно более часто, чем самцы других родов подсемейства Arvicolinae. Т.А. Зоренко (1990) отмечает ряд особенностей поведения полевок этого рода: для этих видов характерно мечение территории секретом бедренных и анальных желез в виде специфических действий, часто сопровождающих танец животных при конфликтах. При взаимоотношении половых партнеров отмечается вальсирование, сексуальное пение и стимулирующие укусы самцов, малоинтронмиссионная модель спаривания. При встрече незнакомых животных преобладают дистантные формы поведения: обнюхивания и груминг партнеров не наблюдается даже при уходе (Зоренко, 1990). Пение у всех исследованных видов представляло собой серию коротких гармонических звуков длительностью 0.03–0.06 с, которые часто имеют шумовую составляющую.

Пение полевки-экономки нам удалось записать только в одной паре подвидов, отловленной на Чукотке, во время ухода за самкой. Сигналы,

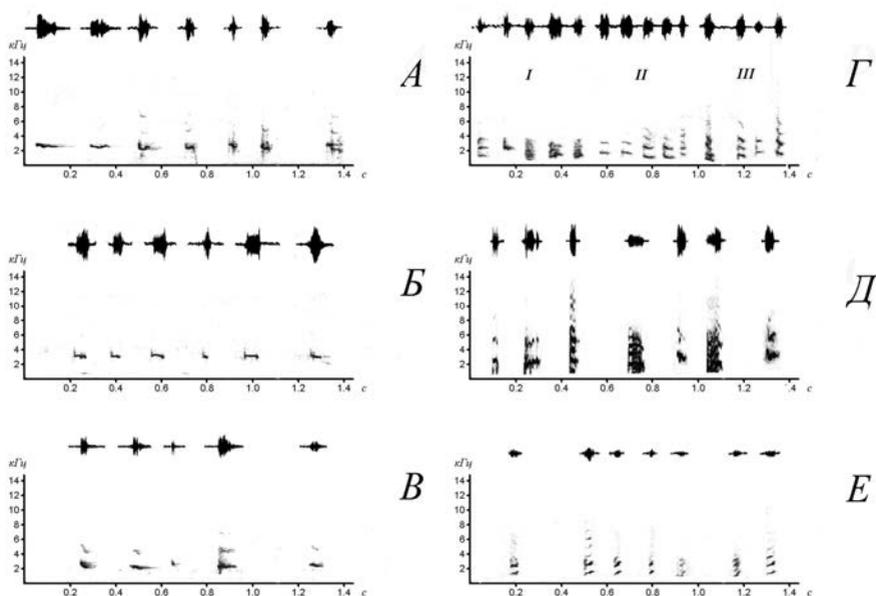
**Таблица 45.** Основные характеристики пения самцов полевок рода *Alexandromys*

Вид	Подвид, место отлова(записи)	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Alexandromys oeconomus</i> <sup>1</sup>	<i>A.(P.) economus tschuktschorum</i> Чукотка	1	21	0.04 ± 0.01	2.8 ± 0.1	3.4
<i>Alexandromys limnophilus</i> <sup>1</sup>	Монголия, Цапхан	9	176	0.04 ± 0.01	3.1 ± 0.1	3.1
<i>Alexandromys middendorffi</i> <sup>1</sup>	Таймыр, Хатаганский р-он, р. Котуй	1	20	0.06 ± 0.01	2.5 ± 0.1	2.5
<i>Alexandromys fortis</i> <sup>1,2</sup>	<i>A. f. tichnoi</i> Монголия, Хэн-тэйский аймак, хребт Эрен-Даба,	6	124	0.04 ± 0.01	1.7 ± 0.1	2.2
	<i>A. f. tichnoi</i> Бурятия, долина р. Селенга, окрестности с. Селендума	10	281	0.05 ± 0.01	1.5 ± 0.1	1.8
	<i>A. f. pelliceus</i> Приморье, Приханкайская низина, Спасский р-н, окрестности с. Гайворон	5	118	0.04 ± 0.01	1.5 ± 0.1	2.0
<i>Alexandromys maximowiczii</i> <sup>1</sup>	Зейский заповедник, Амурская обл.	4	109	0.03 ± 0.01	2.9 ± 0.1	2.8
<i>Alexandromys evoronensis</i> <sup>1</sup>	Эворон-Чукчагырская впадина, Приамурье	1	20	0.03 ± 0.01	2.8 ± 0.1	

Источник: <sup>1</sup> Рутовская, 2015; <sup>2</sup> Зоренко, Рутовская, 2006.

как правило, имели одну гармонику, 52% которых включали шумовую составляющую. Основная частота имела неглубокую модуляцию  $0.3 \pm 0.1$  кГц понижения от начала к концу сигнала. (рис. 31, табл. 45). Пение самцов приозерной полевки сходно с таковым полевки экономки: это тоже гармонический сигнал с одной гармоникой и шумовым компонентом в начале сигнала. Модуляция основной частоты, как и в пении полевки-экономки – демонстрирует понижение частоты от начала к концу сигнала. Самцы приозерной полевки охотно пели во всех межполовых ссаживаниях.

Было записано пение только одного самца полевки Миддендорфа в сложившейся паре. В трех ссаживаниях с незнакомыми самками самцы не пели. Пение полевки Миддендорфа – гармонический сигнал, с 1–2 хорошо выраженными гармониками. Основная частота понижается от начала к концу сигнала (рис. 31, табл. 45).



**Рис. 31** Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевок рода *Alexandromys*: *A* – полевка-экономка *A. oeconomus*; *Б* – приозерная полевка *A. limnophilus*; *В* – полевка Миддендорфа *A. middendorffii*; *ГI* – дальневосточная полевка *A. fortis michnoi* (Монголия); *ГII* – дальневосточная полевка *A. fortis michnoi* (Бурятия); *ГIII* – дальневосточная полевка *A. fortis pelliceus*; *Д* – полевка Максимовича *A. maximowiczii*; *Е* – эворонская полевка *A. evoronensis*.

Самцы дальневосточной полевки поют очень охотно при любой встрече с самками не зависимо от их физиологического состояния (в наших экспериментах пело 80% самцов (Зоренко, Рутовская, 2006), сериями по 2–14 звуков с периодичностью  $0.23 \pm 0.01$  с ( $n = 136$ ). Серии не имеют характерного ритмического рисунка, и объединения в ряды. Звуки имеют преимущественно гармоническую структуру (более 91%), из которых 53% включает шумовую составляющую. Основная частота имеет небольшую модуляцию частоты и ниже, чем у предыдущих видов около – 1.5 кГц, а пиковая частота расположена обычно на второй гармонике (рис. 31, табл. 30). Отмечены подвидовые и популяционные отличия пения дальневосточной полевки: пение самцов Бурятской популяции подвида *A. f. michnoi* достоверно длиннее ( $F_{2,520} = 6.62, p = 0.001$ ), чем пение самцов Монгольской популяции этого же подвида и подвида *A. f. pelliceus*. Основная и пиковая частоты пения достоверно выше у самцов монгольской популяции ( $F_{2,520} = 16.23, p = 0.001$  и  $\chi^2 = 42.5, p = 0.001$ ), чем у двух других исследованных популяций.

Самцы полевки Максимовича практически все пели при межполовых ссаживаниях. Пение – гармонический сигнал с двумя и более гармониками, которые могут сопровождаться появлением субгармоник (рис. 31Д). Модуляции основной частоты хорошо выражена и имеет волнообразную форму. Пиковая частота практически совпадает с основной и расположена около 3 кГц (табл. 45).

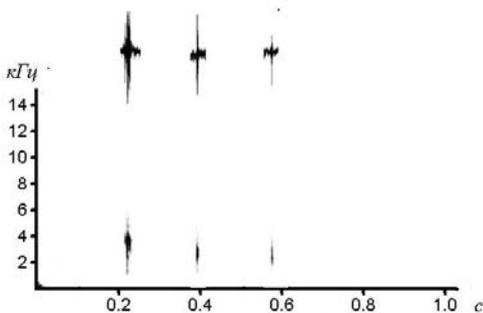
Вокальный репертуар эворонской полевки *A. evoronensis*, вероятно, не отличается от такового других полевок рода. Мы располагали только записью пения одного самца. Пение самца этого вида – гармонический сигнал с одной-двумя и более гармониками (рис. 31Е). Основная частота пения повышается от начала к его концу. Пиковая частота обычно расположена на 1-ой гармонике.

Активность демонстрации пения у разных видов различается, возможно, в зависимости от социальной структуры популяции. Наиболее активны самцы трех видов: дальневосточных полевок, полевок Максимовича и приозерной полевки. Для дальневосточной полевки видимо характерна семейно-групповая структура, для полевки Максимовича – моногамия. Пение самцов этих видов не привязано строго к половому поведению, когда самка в эструсе, как это было нами отмечено для полевки-экономки и полевки Миддендорфа.

В роде *Terricola* пение видимо не является распространенным сигналом. Нам удалось записать и проанализировать только 3 звука самца, при ухаживании за самкой, которые мы отнесли к пению: это короткие (0,01 с) сигналы с одной выраженной гармоникой частотой 3,5 кГц (рис. 32, табл. 46). Не отмечали подобного сигнала и для пиренейской и средиземноморской полевок (Giannoni et al., 1997).

В подроде *Sumeriomys* пение регистрировали редко, только в межполовых дружелюбных, опознавательных или половых контактах. У общественных полевок пение нам удалось записать только у подвида *M. socialis socialis*. Пение самцов общественных и копетдагских полевок сходны, имеет длительность 0,3–0,4 с, сигналы гармонические с хорошо выраженной основной частотой около 2 кГц и одной гармоникой, слабо модулированные, как правило, включают шумовую составляющую. Пение самцов полевки Хартинга часто напоминают щелчки, в 38% – это гармонические сигналы с 1–2 гармониками и иногда шумовым компонентом. При этом звук очень короткий, а основная частота очень высокая около 7 кГц (рис. 33, табл. 47).

Пение самцов в подроде *Microtus* относительно часто встречается только у темной полевки при взаимодействиях в разнополых парах в дружелюбных, нейтральных контактах и при обороне убежища. Между самцами также изредка встречаются контакты, сопровождающиеся пением при дру-



**Рис. 32.** Сонограммы и осциллограммы пения самца дагестанской полевки *Terricola daghestanicus*.

= 33). Интервал между элементами равен  $0.62 \pm 0.05$  с ( $n = 200$ ). Однако существует достаточно высокий разброс этого значения от 0.03 до 4.65 с. Длительность интервала между элементами пения зависит от числа элементов в серии (ANOVA,  $F_{11,194} = 3.42$ ,  $p = 0.001$ ). Короткие серии в 2–3 элемента имеют большие интервалы 4–5 с, начиная с серий в 4 звука и более, длительность интервалов становится короче, до 2 с, а разброс его значений меньше. Индивидуальная изменчивость длительности интервалов

желудочных взаимодействиях. Самцы издают пение, как правило, в виде серий. Это гармонические сигналы, с основной частотой около 1.8 кГц, которая имеет небольшую модуляцию частоты - плавное понижение от начала к концу сигнала. Звуки обычно имеют шумовую составляющую (рис. 34, табл. 48). Серии пения различаются по длительности и числу элементов: от 1 до 46 ( $n$

**Таблица 46.** Основные характеристики пения самцов полевок рода *Terricola*

Вид	Подвид, место отлова(записи)	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Terricola daghestanicus</i>	Карачаево-Черкессия, Ставропольский край, Зеленчукский р-он, с. Архоу	1	3	$0.01 \pm 0.01$	$3.5 \pm 0.1$	3.5

Источник: Рутовская, 2015.

**Таблица 47.** Основные характеристики пения самцов полевок подрода *Sumeriomys*

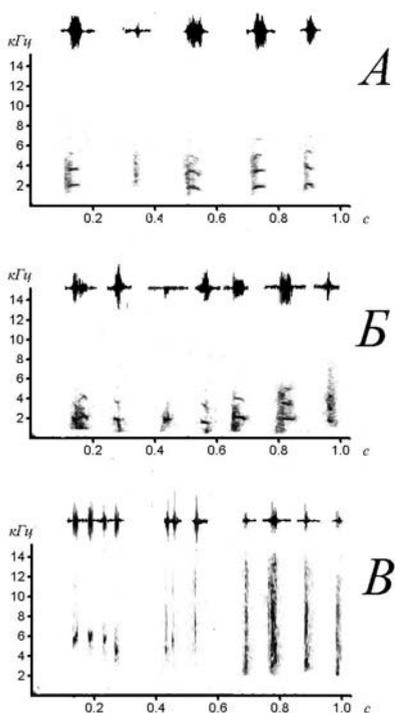
Вид	Подвид, место отлова (записи)	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Microtus socialis</i>	<i>M. socialis socialis</i> Калмыкия, Черноземельский р-он	6	99	$0.04 \pm 0.01$	$1.8 \pm 0.1$	2.9
<i>Microtus paradoxus</i>	Копет-Даг, ущелье Фирюза	10	211	$0.03 \pm 0.01$	$1.6 \pm 0.1$	2.3
<i>Microtus hartingi</i>	Болгария	4	66	$0.01 \pm 0.01$	$7.3 \pm 0.6$	6.4

Источник: Рутовская, 2015; Rutovskaya, 2018.

между элементами серий отсутствует ( $F_{5,187} = 1.90, p > 0.05$ ). Между пением и низкоамплитудными дистресс-сигналами самцов существуют звуки с промежуточными характеристиками, которые трудно однозначно отнести к тому или иному типу сигнала.

В роде *Microtus* группе обыкновенных полевок самцы поют очень редко. Рассматривая пение как одну из характеристик сексуального поведения, Т.А. Зоренко (1990) отмечает, что вероятность проявления этого признака у обыкновенных полевок из разных популяций варьирует от 7.7% до 25%, причем последняя цифра относится к полевок с гор Талыша. Нам удалось записать пение обыкновенной полевки формы “arvalis” только 1 самца из Рязанской обл. и 1 самца из Московской обл. А пение обыкновенной полевки формы “obscurus” только 1 самца из Талыша и 4 самцов с Тянь-Шаня. У всех популяций сигналы имеют небольшую длительность 0.3–0.4 с, гармоническую структуру и только 9% из них имеет шумовую составляющую. Основная частота около 1–2 кГц, с небольшой модуляцией, пиковая частота обычно на первой гармонике: 2–3 кГц. Пение самца обыкновенной полевки из Талыша отличается более низкими основной и пиковыми частотами, по сравнению пением самцов из Тянь-Шаня ( $F_{1,84} = 56.15, p = 0.001$  и  $\chi^2 = 18.05, p = 0.001$ ). Т.А. Зоренко (1990) также отмечала значительные отличия зверьков талышской популяции от любых других популяций обыкновенной полевки формы “obscurus” (рис. 35, табл. 48).

Пение самцов восточноевропейской полевки по характеристикам сходны с пением предыдущего вида. Звуки преимущественно гармонической структуры, но 46% из них имеет шумовую составляющую. Основная частота около 2 кГц и имеет небольшую модуляцию, пиковая частота обычно на первой

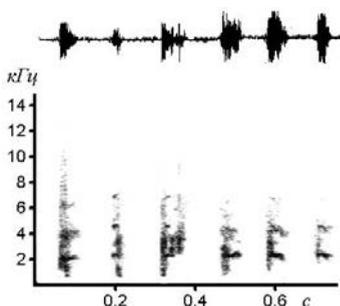


**Рис. 33.** Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевок под-рода *Sumeriomys*: А – общественная полевка *Microtus (S). socialis socialis*; Б – копетдагская полевка *M.(S). paradoxus*; В – полевка Хартинга *M.(S). hartingi*.

**Таблица 48.** Основные характеристики пения самцов полевков подрода *Microtus*

Вид	Подвид, место отлова (записи)	Число особей	Число звуков	Длительность, с	Основная частота, кГц	Пиковая частота, кГц
<i>Microtus agrestis</i> <sup>1</sup>	Мурманская обл., Ковдорский р-он, пос. Уполокша	8	77	0.07 ± 0.01	1.8 ± 0.1	2.9
<i>Microtus arvalis arvalis</i> <sup>2,3</sup>	Рязанская обл., Спасский р-он	1	20	0.04 ± 0.01	1.7 ± 0.4	2.8
	Московская обл., Ногинский р-он	1	18	0.03 ± 0.01	1.6 ± 0.1	2.1
<i>Microtus arvalis obscurus</i> <sup>2,3</sup>	Джунгарский Алатау, ущелье Тышкан	4	66	0.03 ± 0.01	2.1 ± 0.1	2.5
	Азербайджан, г. Талыш	1	20	0.04 ± 0.01	1.0 ± 0.1	1.1
<i>Microtus rossia-meridionalis</i> <sup>2,4</sup>	Красноярский край, окрестности г. Абакан	5	73	0.05 ± 0.01	1.7 ± 0.1	2.2
	Урал, окрестности с. Джаныбек	1	17	0.03 ± 0.01	3.0 ± 0.1	4.7
<i>Microtus rossia-meridionalis</i> <sup>2</sup>	Московская обл., Ногинский р-он	4	59	0.04 ± 0.01	1.9 ± 0.1	2.3
<i>Microtus transcaasicus</i> <sup>2</sup>	Копет-Даг, ущелье Фирюза	9	78	0.04 ± 0.01	1.3 ± 0.1	1.4

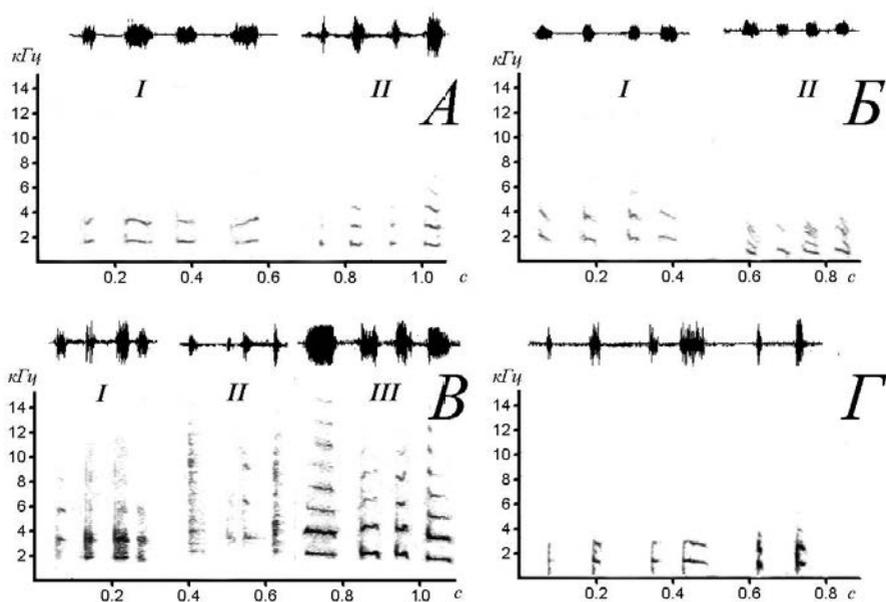
Источник: <sup>1</sup> Рutowская, Осипова, 2018; <sup>2</sup> Рutowская, 2015; <sup>3</sup> Рutowская, Ковальская, 1999; <sup>4</sup> Рutowская, 2007.



**Рис. 34.** Сонограммы и осциллограммы пения самца пахучей полевки *Microtus agrestis*.

гармонике. Хотя четко выраженных гармоник обычно больше двух. Характеристики пения самца из Уральской популяции отличалось более высокими основной и пиковой частотами звуков ( $F_{2,146} = 30.1$ ,  $p = 0.001$  и  $\chi^2 = 24.64$ ,  $p = 0.001$ ) (рис. 35, табл. 48).

Пение самцов закаспийской полевки также регистрировали редко в межполовых дружелюбных или опознавательных контактах. Это в 87% гармонические сигналы обычно с двумя гармониками, из которых 47% звуков имеет шумовую компоненту в начале сигнала. Основная частота несколько ниже, чем у предыдущих видов – около



**Рис. 35.** Сонограммы и осциллограммы пения самцов полевок рода *Microtus*: AI – обыкновенная полевка *M. arvalis arvalis* (Рязанская обл.); AII – обыкновенная полевка *M. arvalis arvalis* (Московская обл.); BI – обыкновенная полевка *M. arvalis obscurus* (Джунгарский Алатау, ущелье Тышкан); BII – обыкновенная полевка *M. arvalis obscurus* (Азербайджан); BI – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Красноярский край); VII – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Урал); VIII – восточноевропейская полевка *M. rossiaemeridionalis* (Московская обл.); Г – закаспийская полевка *M. transcaspicus*.

1.3 кГц, пиковая частота почти совпадает с основной. Небольшая модуляция частоты заключается в незначительном понижении к концу сигнала (рис. 35, табл. 48).

Таким образом, пение – коммуникативный сигнал, встречающийся в дружелюбном контексте и чаще всего связан с половым поведением у целого ряда видов полевок, хотя и не у всех. Мы не наблюдаем пения у лесных полевок рода *Myodes*, пение не отмечено у самцов из родов *Blanfordimys* и *Neodon* (Зоренко, 1990).

Т.А. Зоренко (2013) считает, что в эволюции полевок пение появилось относительно недавно. Она связывает это поведение с эволюцией сексуального поведения полевок трибы Arvicolini, у которых отмечены две основные модели спаривания: интромиссионная и многотолчковая. По ее мнению, исходная предковая модель спаривания включала среднее число толчков и эякуляций, но малое число интромиссий. В последующем виды по-

левков трибы Arvicolini разделились на несколько ветвей, одна из которых представлена общественными (подрод *Sumeriomys*), кустарниковыми (подрод *Terricola*) и обыкновенными (виды группы «arvalis») полевками – они пошли по пути интродукционной модели спаривания, увеличив число интродукций от 15 до 40. В этих под родах доля поющих самцов невелика (от 0 до 25%). Второй тип модели был связан с уменьшением интродукционности и увеличением числа толчков – это виды под рода *Alexandromys*, и родов *Blanfordimys* и *Lasiopodomys*. В под роде *Alexandromys* пение отмечено у большинства самцов (от 50 до 100% в зависимости от вида), еще активнее поют самцы видов родов *Lasiopodomys* и *Chionomys* (75–100%). Несколько ниже вероятность пения у узкочерепной полевки *Lasiopodomys gregalis* (50–65%). Таким образом, паттерн пения активно эволюционировал в тех линиях развития видов полевок, у которых отмечена многотолчковая модель спаривания.

### **Звуковые сигналы, предупреждающие об опасности**

Возникновение тревожной вокализации у грызунов Е. Шелли и Д. Блумштейн (Shelley, Blumstein, 2005) связывают в первую очередь с формированием дневного образа жизни, при котором основное значение играет возможность зрительного обнаружения хищника и во вторую очередь с увеличением социальности вида (Blumstein, Armitage, 1997). Некоторые авторы связывают тревожную вокализацию не столько с необходимостью предупредить сородичей, сколько исходно с информированием хищника о своем состоянии и готовности к отпору (Fitzgibbon, Fanshawe, 1988; Hasson, 1991; Cresswell, 1994; Blumstein, 1999). Предупреждающие об опасности сигналы, как правило, организованы в серии, и демонстрируются вместе со специализированным поведением – позой столбиком, что позволяет увеличить обзор (Смирин, Орлов, 1971; Никольский, 1992). Такие сигналы описаны у полевки Брандта (Никольский, 1979; Рутовская, 2012) и узкочерепной полевки (Суханова, 1994; Рутовская, Никольский, 2014). Похожий сигнал обнаружен у полевки Хартинга (Pandourski, 2011).

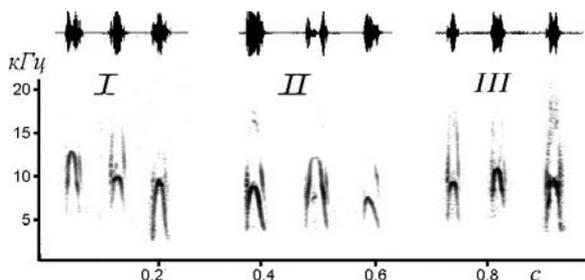
Полевки Брандта подают предупреждающий об опасности сигнал сериями, стоя у норы «столбиком», в слегка сторбленной позе. Сигнал представляет собой ряд быстро следующих импульсов с периодом  $222.2 \pm 10.0$  мс ( $n = 30$ ) (Никольский, 1979). Если наблюдатель находится на большом расстоянии, периоды следования импульсов не превышают 300 мс. В случае увеличения опасности, когда наблюдатель приближается на 10–20 м, периоды следования сокращаются до 100–180 мс, и полевки с криком скрываются в нору (Никольский, 1984). Мы проанализировали записи предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта, сделанные в природе

и, любезно предоставленные нам д.б.н. А.А. Никольским. Это короткий сигнал  $-0.03 \pm 0.01$ с,  $n = 1059$ , гармонический, с глубокой модуляцией основной частоты  $5.18 \pm 0.06$  кГц и 1–3 гармониками (рис. 36).

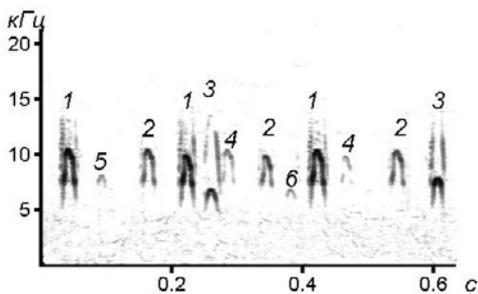
Основная и пиковая частоты звука почти совпадают и расположены на частоте около 10 кГц. Анализ предупреждающего об опасности сигнала проводили для полевки Брандта из трех популяций. В целом сигналы из разных популяций не имели существенных различий, однако сигналы отдельных особей имеют хорошо выраженные индивидуальные отличия.

Для демонстрации индивидуальных различий мы провели дискриминантный анализ предупреждающих об опасности сигналов от 24 особей из Монгольской популяции по 5 параметрам. Анализ показал в среднем 66.4% правильных причислений к индивидууму, что достоверно ( $\chi^2 = 937.1$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.0001$ ) отличается от случайного причисления по тем же параметрам, полученного при процедуре рандомизации и равно  $4.3 \pm 0.3\%$  ( $n = 100$ ). Доля правильных причислений сигнала по ключам составила в среднем 57.1%, что также достоверно отличается от случайного причисления ( $\chi^2 = 667.5$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.001$ ). Наибольший вклад в дискриминацию внесли максимальное значение основной частоты и глубина частотной модуляции. Индивидуальные отличия в этих параметрах хорошо видны на рисунке 37.

Вклад в индивидуальную изменчивость предупреждающего об опасности сигнала вносят и возрастные изменения. Ранее спектральный анализ предупреждающего об опасности сигнала полевок разного возраста показал, что в сигнале младшей возрастной группы основная и пиковая частоты выше, чем в сигнале старшей возрастной группы. Полученные результаты подтверждают типичный для большинства млекопитающих путь вокального онтогенеза, при котором акустические сигналы молодых, более мелких животных имеют более высокую, по сравнению с сигналами взрос-



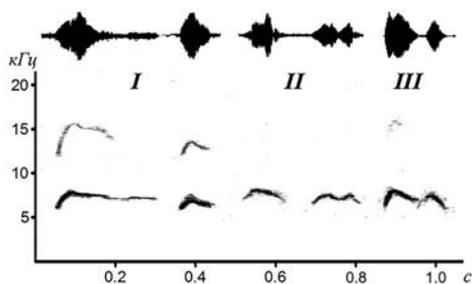
**Рис. 36.** Сонограммы и осциллограммы предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* из разных популяций: *I* – Монголия, окр. сомона Эрдене и пос. Даш-Балбар, *II* – Монголия, Гоби-Алтайский аймак, *III* – Читинская обл., Борзенский р-н.



**Рис. 37.** Фрагмент записи предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта *Lasiopodomys brandti*, иллюстрирующий индивидуальную изменчивость сигналов. На фрагменте можно отметить шесть кричащих особей (1–6).

личии по длительности, основной частоте, степени модуляции основной частоты, наличию и выраженности гармоник в сигналах, последнее отражается в показателе «энтропия». Предупреждающий об опасности сигнал зверьки подают обычно сериями. Период следования (время от начала предыдущего звука до начала следующего) составляет  $0.89 \pm 0.04$  с и не отличается у разных популяций ( $F_{2,760} = 1.50, p = 0.224$ ).

Узкочерепная полевка в Забайкалье и в некоторых районах Монголии образует с полевкой Брандта совместные поселения, т. е. населяет биотопы с хорошей обзорностью. Но у



**Рис. 38.** Сонограммы и осциллограммы предупреждающего об опасности сигнала узкочерепной полевки подвида *Microtus gregalis raddei* из популяций: I – Монголия, II – Бурятия, III – Читинская обл.

рых животных, частоту (Никольский, 2007б).

Предупреждающий об опасности сигнал узкочерепной полевки, записи которого также любезно были предоставлены д.б.н. А.А.Никольским, имеет гармоническую структуру (рис. 38). Средняя длительность звуков особей из разных популяций составляет  $0.08 \pm 0.01$  с ( $n = 894$ ), основная частота  $7.9 \pm 0.1$  кГц, что примерно соответствует пиковой частоте  $7.5$  кГц, глубина модуляции –  $1.7 \pm 0.1$  кГц.

Популяции имеют некоторые отличия по длительности, основной частоте, степени модуляции основной частоты, наличию и выраженности гармоник в сигналах, последнее отражается в показателе «энтропия». Предупреждающий об опасности сигнал зверьки подают обычно сериями. Период следования (время от начала предыдущего звука до начала следующего) составляет  $0.89 \pm 0.04$  с и не отличается у разных популяций ( $F_{2,760} = 1.50, p = 0.224$ ).

Узкочерепная полевка в Забайкалье и в некоторых районах Монголии образует с полевкой Брандта совместные поселения, т. е. населяет биотопы с хорошей обзорностью. Но у этого вида не столь резко выражена дневная активность. А.А. Никольский (1992) так описывает поведение этого вида: «Узкочерепная полевка не так часто встает столбиком, а если и встанет, то «горбится» в еще большей степени, чем полевка Брандта. Чаще же, подавая сигнал или молча рассматривая, например, приближающегося наблюдателя, узкочерепные полевки лишь слегка приподнимаются, только отрывая от земли одну из передних лап. Их звуковой сигнал

крайне редко ритмически организован. Обычно это одиночные звуки, с которыми они уходят в нору, подпуская врага очень близко или серии до 6 звуков. Морфологический облик узкочерепных полевок также мало приспособлен для обнаружения опасности на большом расстоянии».

Среди полевок подсемейства Arvicolinae предупреждающий об опасности сигнал был описан еще для полевки Хартинга. Причем описание дано для одного сигнала, который был записан в колонии полевок на присутствие наблюдателя. Это гармонический сигнал 0.167 с, с основной частотой от 11.9 до 17.2 кГц, которая является и пиковой (около 15.4 кГц) (рис. 39).

Однако Т.А.Зоренко (личное сообщение) подвергает сомнению, что описанный сигнал является именно предупреждающим об опасности, так как в неволе она такого сигнала ни разу не регистрировала.

К тревожному сигналу можно с некоторой натяжкой причислить и вокализацию поющих полевок *Microtus miurus*, которые активно издают трели во время заготовки сена и сбора стожков поздним летом. Трели особи издают рядом с норой и их можно отнести как к тревожной сигнализации (Bee, Hall 1956; Youngman, 1975; Murie, 1961), так и как сигналы, служащие для координации и защиты коллективных стожков сена, которые собирают молодые полевки (Batzli, Henttonen, 1993; Cole, Wilson, 2010). Присутствие самок активизирует вокализацию полевок (Fernandez-Vargas et al., 2011). Однако описание этих сигналов в литературе не приводится.

Таким образом, тревожная сигнализация в подсемействе Arvicolinae развита слабо, что в первую очередь связано видимо с полифазным суточным ритмом большинства видов полевок и наибольшей активностью в сумеречное время.

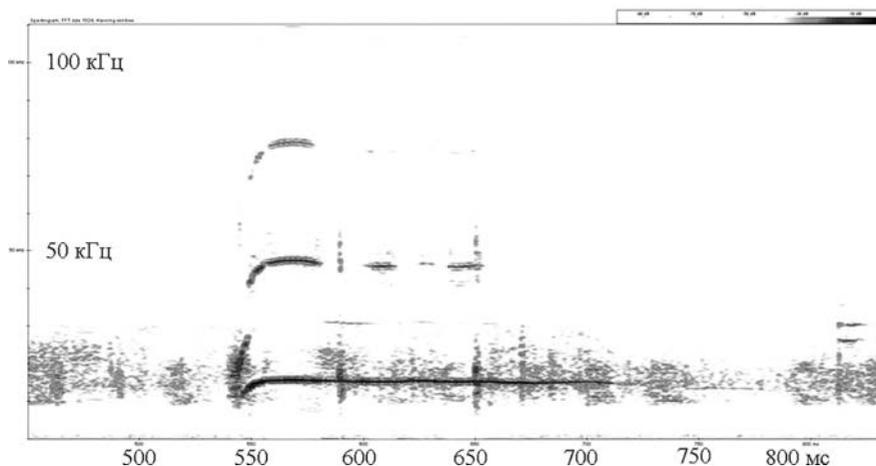


Рис. 39. Сигнал полевки Хартинга на беспокойство (Pandourski, 2011).

### ГЛАВА 3. УЛЬТРАЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ ПОЛЕВОК

Изначально развитие изучения ультразвуковой сигнализации было связано с изучением эхолокации у дельфинов и летучих мышей. В 1948 году В.М. Шлейдт (Schleit, 1948 цитировано по Sales, Pye, 1974) впервые обнаружил, что рыжие полевки издают ультразвук в ситуациях, не связанных с эхолокацией. По предположению автора, эти сигналы подавляют агрессию у партнеров. Поскольку у ультразвуковых колебаний длина волны очень мала, они отражаются от предметов небольшого размера и очень быстро затухают в среде (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Поэтому использование ультразвука в норах и травяной подстилке леса создают главное его преимущество перед сигналами в звуковом диапазоне – защищенность от хищника. Основные враги мелких млекопитающих – ночные хищные птицы (например, совы) ориентируются по слуху в звуковом диапазоне (Ильичев, 1975). Другие мелкие хищники (например, куны) воспринимают ультразвук, но им трудно его локализовать (Solmsen, Apfelbach, 1979). В. Смит (Smith, 1979) считает, что ходы, проделанные грызунами в траве и почвенной подстилке, могут служить волноводами: отражаясь от стенок ходов, сигнал распространяется на значительно большее расстояние, увеличивая дистанцию взаимодействия зверьков, при этом оставаясь неслышимыми для хищников. И действительно, ультразвуковая сигнализация оказалась достаточно широко распространена у многих видов в сем. Muridae и сем. Cricetidae (Sales, Pye, 1974). Описаны ультразвуковые сигналы и у полевок, однако, они встречаются не так широко, как у других таксономических групп грызунов.

Согласно формуле, предложенной Н. Флетчером (Fletcher, 2010) оптимальная частота сигнала с учетом размеров голосовых связок и расстояния между ушами пропорционально длине тела или его массе:  $f \sim L^{-3/(n+1)}$  или  $M^{-1/(n+1)}$ , где  $n = 1.5$  (коэффициент частотного затухания звука в атмосфере). Тогда у полевок массой 15–60 г оптимальная частота звука будет составлять 3–5 кГц. Следовательно, для издавания ультразвуковых сигналов мелкие грызуны вынуждены использовать другой источник, не вокальный. Исследования на крысах показали, что ультразвук, вероятно, имеет

природу свиста, образуясь в выровненных круглых отверстиях в двух параллельных пластинах, разделенных примерно на 1.5 мм. Голосовые связки во время эмиссии ультразвука неподвижны, и образуют одно отверстие 1–2 мм в диаметре, второе отверстие может быть в ротоглотке и регулироваться мягкими тканями носоглотки и основания языка (Brudzynski, Fletcher, 2010).

Основные ситуации, при которых регистрировали ультразвук у полевок – это вокализации детенышей в первые две недели жизни и ультразвуки взрослых при межполовых и агрессивных взаимодействиях.

### **Ультразвуковая сигнализация у детенышей полевок**

Детеныши у мышевидных грызунов рождаются слаборазвитыми: голыми, слепыми и неспособными поддерживать постоянную температуру тела. Поэтому они не могут обходиться без родительской заботы: кормления, обогрева, защиты и вылизывания родителями (Gubernick, Klopfer, 1981; Громов, 2013). Это подразумевает постоянный контакт между выводками и родителями, который поддерживается, в том числе и акустическими сигналами.

Новорожденные детеныши полевок совершенно лишены шерстного покрова, малоподвижные, пальцы сросшиеся, ушные отверстия и глаза закрыты (Рутовская, 1992а; Yu et al., 2011). Ультразвуковую вокализацию детенышей связывают с их дискомфортом, который в первую очередь связан с охлаждением, поскольку терморегуляция у новорожденных детенышей не развита (Hart, King, 1966; Watts, 1975). Ультразвуковые сигналы детенышей привлекательны для самок (Sewell, 1970; Colvin, 1973), которые могут локализовать источник звука с 16 см (Sales, Smith, 1978), вызывают поисковую реакцию и возвращение детенышей в гнездо (Zippelius, Schleidt, 1956; Allin, Banks, 1972; Smotherman et al., 1974; Rabon et al., 2001; Hahn, Lavooy, 2005; D'Amato et al., 2005), усиливают гнездостроительную активность (Noirot, 1974), вылизывание детенышей (Brouette-Lahlou et al., 1992), стимулируют выделение пролактина (Hashimoto et al., 2001; Terkel et al., 1979).

Изоляция от родителей вызывает дискомфорт, что выражается в изменении концентрации кортикостероида, и ультразвуковую активность. Причем у разных видов проявление дискомфорта может проявляться при разных обстоятельствах. Например, при одинаковой базовой концентрации кортикостерона в плазме крови у двух видов прерийной полевки *Microtus ochrogaster* и горной полевки *M. montanus*, у детенышей первого вида концентрация гормона достоверно повышается на изоляцию от выводка во все периоды онтогенеза (4–6 дней, 8–10 дней и 12–14 дней) и достоверно отли-

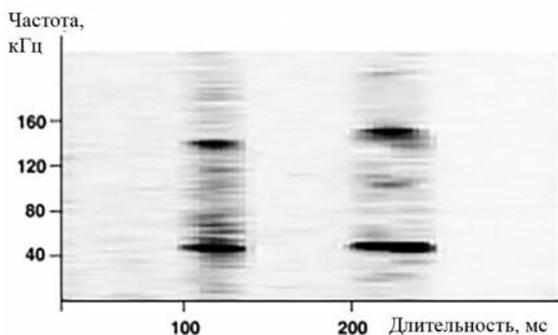
чается от второго вида, у которого концентрация кортикостерона повышается только в последний период онтогенеза (12–14 дней). При этом ультразвуковая активность детенышей коррелирует с концентрацией кортикостерона у прерийной полевки (Shapiro, Insel, 1990).

Мы наблюдали ультразвуковую активность детенышей с помощью ультразвукового детектора (в диапазоне до 60 кГц) и осциллографа С-51 у 5 видов лесных полевок (рыжая полевка, красная полевка, тяньшанская полевка, красносерая полевка, полевка Гаппера): частота ультразвука у рыжей, тяньшанской полевки и полевки Гаппера составляет 17–30 кГц, длительность 60–80 мс, у красносерой и красной полевок 30–36 кГц, длительность 47–65 мс. У всех видов, кроме рыжей полевки, сигналы имели, как правило, одну частотную составляющую, у рыжей полевки 13% сигналов имело гармоническую составляющую 34–58 кГц (Рутовская, 1988в, 1990а, 1992а). Дж. Севел (Sewell, 1969) описывала у новорожденных рыжих полевок ультразвуковые сигналы: длительностью 30–70 мс и частотой 20–55 кГц. В.Н. Мовчан (1983) описал ультразвуковые дистресс-сигналы детенышей красносерой полевки. При охлаждении они издавали сигналы длительностью 30–70 мс и частотой 26–48 кГц. Ему удалось еще описать шумовые сигналы детенышей при тактильном контакте частотой 40–70 кГц и длительностью 3–35 мс.

Ультразвуковые сигналы незначительно менялись с возрастом: в 3–5 дней после рождения частота звуков составляла 24–32 кГц, в старшем возрасте (7–13 суток) чуть ниже: 17–30 кГц (Рутовская, 1992а). Ультразвуки регистрировали как реакцию на холодовой стресс, максимальная звуковая активность наблюдалась на 5–7 сутки и спадала к 20 суткам, когда у детенышей формировался шерстный покров и терморегуляция (Рутовская, 1992а). Н. Зентгерги с соавторами (Szentgyörgyi et al., 2008) повторили эксперименты по изучению влияния температуры на эмиссию ультразвуков детенышами разного возраста и получили результаты, аналогичные нашим. Ультразвуки детенышей имеют две гармоники, основная частота – 25–65 кГц (рис. 40). Интенсивность эмиссии ультразвуков больше, если температура в гнезде ниже (18–20 °С по сравнению с 35–37 °С), интенсивность вокализации также уменьшается с возрастом.

У детенышей пашенной полевки было выделено 7 типов ультразвуковых сигналов, однако не было найдено половых и возрастных различий. Наиболее часто, более 50%, детеныши издавали простые пульсы (рис. 41, по Mandelli, Sales, 2004).

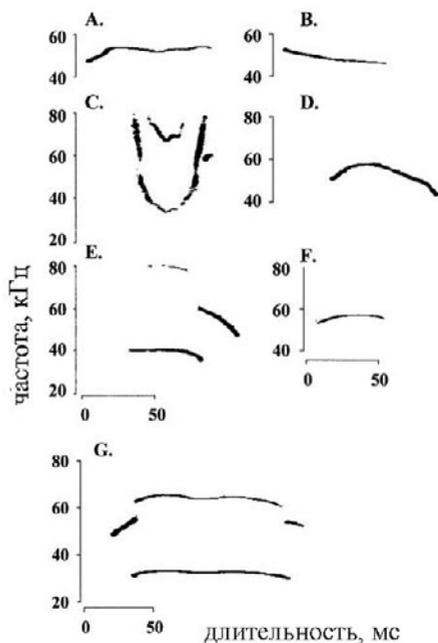
Параметры звуковых и ультразвуковых криков детенышей прерийной полевки сравнивали для разных возрастов. Ультразвуки имели длительность 1056 мс в возрасте 2 дней, 83 мс в возрасте 6 дней и 39 мс в возра-



**Рис. 40.** Спектрограмма ультразвука 5 дневного детеныша рыжей полевки *Myodes glareolus*, вынутого из гнезда на 1 мин при температуре 18–20 °С (по Szentgyörgyi et al., 2008).

сте 10 дней. Основная частота не менялась достоверно в разном возрасте и составляла около 28–34 кГц. Ультразвук включал обычно 2 гармоники. Звуковой сигнал был широкополосный (11 звуков) или имел гармоническую структуру (7 звуков). Пиковая частота – 12 кГц, длительность 62 мс (Terleph, 2011).

Существуют значительные различия в интенсивности ультразвуковой активности у разных видов, что возможно является характеристикой, зависимой от социальной структуры вида, в первую очередь, от характера родительской заботы (участия самца, времени, проводимой самкой с детенышами и др.) (Blake, 2002, 2012). Наибольшую ультразвуковую активность отмечают для детенышей прерийной полевки, которые начинают интенсивно кричать с 1 дня и с 1 минуты изоляции, когда температура тела еще сохраняется в пределах нормы, по сравнению, например, с детенышами горной полевки, которые достигают максиму-



**Рис. 41.** Сонограммы 7 категорий звуков у изолированных детенышей пашенной полевки *Microtus agrestis*. А) поднимающийся пульс; В) падающий пульс; С) U-образный пульс; D) n-образный пульс; Е) n-ступенчатый пульс; F) простой пульс; G) сложный пульс. Рисунок из статьи Mandell, Sales, 2004.

ма ультразвуковой активности на 9 день и латентный период до начала издавания ультразвуков около 6 минут (Blake, 2002). Прерийная полевка моногамная, самец и детеныши старших выводков участвуют в воспитании детенышей, и последние редко остаются в гнезде одни. Горная полевка не моногам, самка одна ухаживает за потомством, и детеныши начинают издавать звуки только при появлении реального дискомфорта. Похожие результаты получила Б.Блайк (Blake, 2012) и с другой парой видов – сосновой *Microtus pinetorum* и пенсильванской *Microtus pennsylvanicus* полевками. Сосновая полевка также является моногамом, и самец участвует в воспитании выводка. Интенсивность подачи ультразвуковых сигналов у этого вида выше. Более того, разную ультразвуковую активность показывают даже детеныши разных популяции одного вида прерийной полевки из штата Иллинойс и из штата Миссури, что автор связывает с разными социальными системами: в Иллинойсе полевки демонстрируют более полигинную систему, в Миссури структура популяции полевков чаще моногамная (Lea, 2006).

Ультразвуковая активность детенышей и родительское поведение тесно взаимосвязанные процессы. Детеныши более зависимы от матери, и изоляция от самки вызывает большую ультразвуковую активность, чем изоляция от самца, что было показано, для детенышей прерийной полевки, которые при вторичной изоляции от матери увеличивали свою ультразвуковую активность, но не меняли ее интенсивность при изоляции от отца (Robison et al., 2016). Подобный результат был показан и для рыжих полевков: ультразвуковая активность детенышей менялась при изоляции от самки, но при понижении температуры детеныши издавали меньше ультразвуковых сигналов при запахе кормящей самки, даже другого вида, но не при запахе самца (Szentgyörgyi et al., 2008). Воспроизведение звуковых и ультразвуковых сигналов детенышей взрослым прерийным полевкам привлекало их, причем самцы сильнее реагировали на ультразвуки детенышей, чем самки (Terleph, 2011).

Ультразвуковая активность тесно связана с онтогенетическим развитием. Так у китайской полевки она падает после открытия глаз и увеличения локомоторной активности детенышей. Одновременно падает и активность взрослых полевков по возвращению детеныша в гнездо (Yu et al., 2011). Максимальная ультразвуковая реактивность детенышей у прерийной полевки на 3–5 и особенно 6–8 дни, а у горной полевки на 12–14 дни вызывала более активную родительскую заботу. Однако самцы горной полевки реже возвращали детенышей в гнездо и приближались к ним, чем самцы прерийной полевки, что авторы объясняют разным социальным поведением этих видов: самцы горной полевки в природе не принимают участие в воспитании детенышей, в отличие от прерийной полевки (Rabon et al., 2001).

## Ультразвуковая вокализация у взрослых полевок

У ряда полевок отмечены ультразвуковые сигналы при половом поведении. Так у взрослых рыжих полевок самцы при следовании и интромиссии издавали ультразвуки 2–25 мс длительностью и частотой 20–50 кГц и шириной полосы от 1 до 5 кГц с неглубокой модуляцией, всего было 2 наблюдения (Sales, 1972a). Ультразвуковые сигналы с диапазоном от 20 до 80 кГц (в среднем 35–40 кГц) были зарегистрированы у самцов пашенной полевки (Mandelli, Sales, 1997). У прерийной и горной полевки частота ультразвука около 30 кГц (Pierce et al., 1989). До 30 кГц, но более длительные, чем у рыжих полевков, до 70 мс, обнаружены ультразвуки у лемминга Ричардсона (Brooks, Banks, 1973). Очень высокочастотные сигналы от 60 до 90 кГц в гетеросексуальных контактах зарегистрированы у степной пеструшки (Sales, 1972a). Ультразвуковые сигналы были обнаружены у сосновой полевки в межполовых взаимодействиях. (Geyer, 1979). Ультразвуки самцов прерийной полевки при ссаживании с незнакомыми самками в эструсе имеют сложную и разнообразную структуру. Авторы выделили 14 типов сигналов. Напротив, самки реже издают ультразвуки при ссаживании с незнакомыми самцами, и структура их ультразвуков проста. Амфитомин повышает вокализации и самцов, и самок, но структура сигнала усложняется у самцов, но не у самок. Сложные и разнообразные ультразвуки самцов возможно требуются для работы механизма полового выбора при формировании пары, в дальнейшем ультразвуковые сигналы могут играть роль при координации копуляторного поведения (Ma et al., 2014).

Ультразвуки издают оба пола, но самцы чаще, при этом инъекции тестостерона усиливают ультразвуковую вокализацию самцов сосновой полевки (Cherry, Lepri, 1986). Ультразвук у полевков ассоциируется больше с дружелюбным поведением. Этим объясняли различия в активности у разных видов, например, ультразвуки при межполовых ссаживании у рыжей, пашенной и обыкновенной полевков регистрировали у всех видов, но у рыжей полевки больше агрессивных взаимодействий и меньше ультразвуковых сигналов. Поскольку ультразвуки действуют на коротком расстоянии, то, видимо, они является частью неагрессивного опознавательного или дружелюбного социального поведения (Kapusta et al., 2007; Kapusta, Sales, 2009).

Ультразвуковые сигналы, возможно, влияют на репродуктивную физиологию, стимулируя спонтанную овуляцию у самок прерийной полевки. Самцы издают больше ультразвуков на незнакомых самок, причем самцы, имеющие половой опыт, более активны, чем не имеющие такового (Lepri et al., 1988). Сексуально опытные самцы пашенной полевки также были аку-

стически более активны (Mandelli, Sales, 1997). Ультразвуковая активность у сосновой полевки в опытах с анестезированным партнером была отмечена больше у самцов, чем у самок, причем у самцов в ссаживании со знакомыми самками, чем с незнакомыми самцами и самками. Подстилка с запахом другой полевки не вызывала эмиссию ультразвуков. Кастрация уменьшала, а инъекции тестостерона восстанавливали ультразвуковую вокализацию (Cherry, Lepri, 1986).

При агрессивном поведении также были отмечены ультразвуковые сигналы у некоторых видов. Взаимодействие между двумя самцами рыжей полевки сопровождалось ультразвуком длительностью 10–45 мс, частотой 17–30 кГц и шириной частотной полосы 2–5 кГц с неглубокой модуляцией (Sales, 19726). Ряд экспериментов было проведено, для оценки ультразвуковой активности полевок в агрессивных взаимодействиях при попарных ссаживаниях самцов с самками полевки-экономки (Kapusta et al., 1999), рыжей, обыкновенной и пашенной полевок (Kapusta et al., 2007). Авторы отмечали, что ультразвуки издают и самцы, и самки как в агрессивных взаимодействиях, так и во взаимодействиях между разными полами, причем самцы чаще, чем самки, а при внутривидовых контактах чаще, чем в межвидовых. Кастрация уменьшает ультразвуковую активность самцов рыжей полевки в однополюх ссаживаниях на нейтральной территории. Инъекции тестостерона возвращают активность на уровень, схожий с интактными особями. Ультразвуковые сигналы полевки издавали чаще при дружелюбных взаимодействиях, чем при агрессивных, и самцы, имеющие половой опыт, издавали меньше звуков, возможно потому, что в таких ссаживаниях агрессивность проявлялась больше. Звуковые сигналы, напротив, чаще издавали в агрессивных взаимодействиях, и физические характеристики (частотные и временные) этих сигналов не были зависимы ни от уровня тестостерона в крови, ни от опытности самцов (Kapusta, Pochron, 2011).

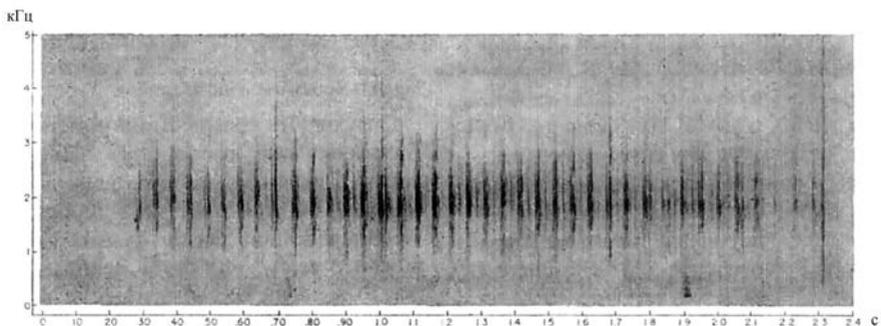
Таким образом, ультразвуковая вокализация играет значительную роль в жизни полевок. Прежде всего это связано с выживанием детенышей, но и во взрослом состоянии ультразвуковая вокализация сохраняется и, видимо, играет существенную роль в координации полового поведения самца и самки, половом выборе партнера и в механизмах межвидовой изоляции.

## ГЛАВА 4. НЕВОКАЛЬНЫЕ ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ ПОЛЕВОК

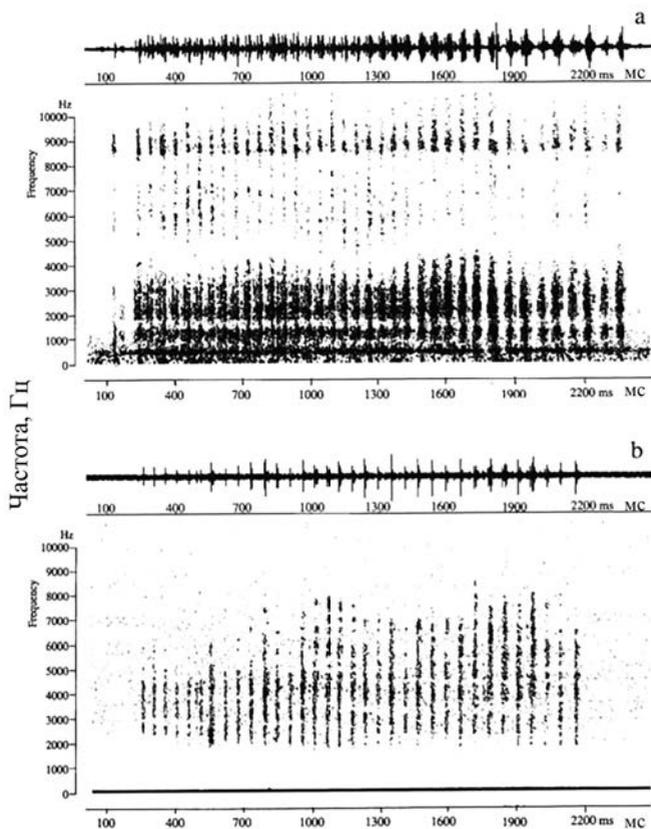
Стук зубами (скрежет) встречается у многих грызунов, в том числе у полевок. Это неголосовой сигнал, который многие исследователи (Eisenberg, 1962; Barnett, Stewart, 1975; Watts, 1976, 1980; Giannoni et al., 1997) относят к взаимодействиям, носящим характер угрозы. При попарных ссаживаниях на нейтральной территории стук зубами более частый сигнал, чем другие, причем издается как нападающим зверьком, так и защищающимся. У всех видов лесных полевок в экспериментальных группах мы регистрировали стук зубами преимущественно в 1 сутки формирования группы при обнюхиваниях, боксированиях, преследовании и исследовательском поведении, при подсадке к группе незнакомых зверьков, при попытке проникнуть в убежище к незнакомой особи или к самке в эструсе (Рутовская, 1990а).

Стук зубами представляет собой ритмичный широкополосный сигнал (рис. 42 и 43). Пиковая частота может различаться у разных видов. Так у лемминга Ричардсона пиковая частота расположена около 3 кГц. У полевок рода *Terricola* пиковая частота сигнала ниже 1–2 кГц или выше 3–4 кГц.

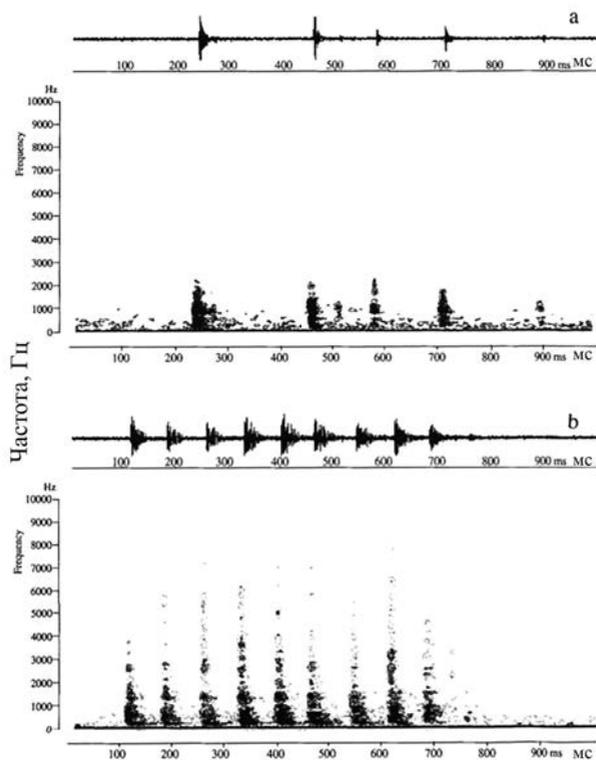
К другим невокальным сигналам можно отнести сейсмические звуки. Сейсмическая коммуникация – вибрация почвы, важна для грызунов, ведущих одиночный подземный образ жизни, например, для представителей семейства Spalacidae, которые с помощью нее могут локализовать, опознавать и находить конспецификов, живущих поблизости (Francescoli, Altuna, 1998; Li et al., 2001). Для дистантной коммуникации между норами палестинский слепыш *Spalax ehrenbergi* бьет головой о стенку туннеля (Rado et al., 1987, 1989; Heth et al., 1991). Детеныши вокализируют для общения с матерью, но при расселении, когда роют собственные норы, частота вокализации уменьшается, а сейсмического сигнала учащается (Rado et al., 1992). Кротовая крыса-демон *Tachyoryctes daemon* издает два сейсмических сигнала, стуча по потолку туннеля головой: медленный с интервалами между пульсами 0.12 с, и быстрый с интервалами 0.05 с. Первый крыса-демон демонстрирует при беспокойстве, второй – только в присутствии



**Рис. 42.** Сонограмма стука зубами взрослого лемминга Ричардсона *Dicrostonyx groenlandicus richardsoni*. Рисунок из статьи Brook, Banks, 1973.



**Рис. 43.** Осциллограммы и сонограммы стука зубами пиренейской *Terricola gerbei* (а) и средиземноморской *T. duodecimcostatus* (б) полевок. Рисунок из статьи Giannoni et al., 1997.



**Рис. 44.** Осциллограммы и сонограммы сейсмических звуков пиренейской *Terricola gerbei* (а) и средиземноморской полевок *T. duodecimcostatus* (б). Рисунок из статьи Giannoni et al., 1997.

конспецифика. Его определили, как территориальный сигнал, причем он имеет индивидуальные характеристики, которые разделяются дискриминантным анализом с правильным причислением 70.4% (Hrouzkova, Dvor' a 'kova, 2013).

Похожие сигналы, но получаемые с помощью постукивания верхних резцов об субстрат были зарегистрированы у 2 видов кустарниковых полевок: средиземноморской и пиренейской в ситуации исследования пространства (Giannoni et al., 1997) (рис. 44).

## ГЛАВА 5. ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ.

Несмотря на то, что вокальный репертуар разных видов включает аналогичные по функциям сигналы, они видоспецифичны. Различия заключаются как в параметрах сигналов, так в числе выделенных сигналов у разных видов, и в различной вокальной реакции на аналогичные ситуации.

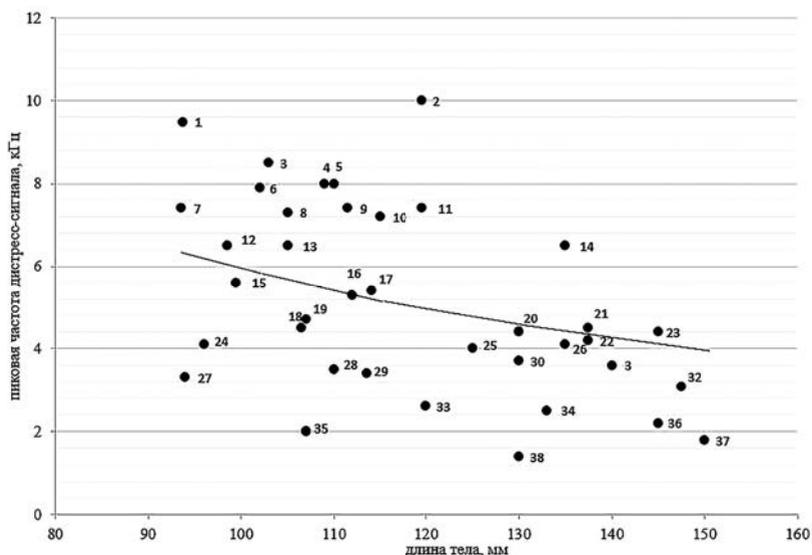
Видоспецифичность параметров сигналов может быть связана с морфологией тела и голосового аппарата. Резонансная частота голосового тракта определяет диапазон частот, который может излучать животное с максимальной энергией. Этот диапазон частот называется «первично-оптимальным» и описывается формулой:  $F_{\text{по}} \text{ (кГц)} = C \text{ (кГц*см)} / L \text{ (см)}$ , где  $F_{\text{по}}$  – первично-оптимальная частота,  $L$  – длина тела животного,  $C$  – постоянный коэффициент (Никольский, 1984). Позднее этот же принцип: значение оптимальной частоты обратно пропорционально длине тела или пропорционально массе тела в степени  $-1/3$  был сформулирован Дж.В. Бредбери и С.Л. Веренкампом (Bradbury, Vehrenkamp, 1998), а согласно формуле, предложенной Н. Флетчером (Fletcher, 2010) оптимальная частота сигнала вида с учетом размеров голосовых связок и расстояния между ушами пропорционально длине тела или его массе. Например, у полевок массой 15–60 г оптимальная частота звука будет составлять 3–5 кГц. Теория источника-фильтра (Фант, 1964; Taylor, Reby, 2010) говорит, что основная частота в вокализациях млекопитающих генерируется вибрацией голосовых связок в гортани (источнике). Впоследствии, при прохождении через вокальный тракт, длина которого определяется размерами тела, усиливаются одни частоты и подавляются другие (Fitch, Hauser, 1995). Формантные частоты связаны обратной зависимостью с длиной вокального тракта (Fitch, Reby, 2001; Taylor, Reby, 2010). Теория источника-фильтра предполагает независимость источника и фильтра; то есть фильтрация звука вокальным трактом не должна влиять на основную частоту звука, созданного в гортани (Фант, 1964; Taylor, Reby, 2010).

Таким образом, различия в основной и пиковой частотах у разных видов полевок могут быть следствием различий в их размерах. Размеры полевок зависят от условий обитания: так наиболее крупные полевки приспособ-

собранны к полуводному образу жизни, наиболее мелкие формы живут в лесу и открытых ландшафтах. Все гидробионтные виды имеют большие размеры, а внутри видов – самые крупные формы отмечаются у популяций теснее связанных с водоемами (Громов, Поляков, 1977). У полевок диапазон изменчивости размеров не велик, основная частота не коррелирует с размером тела (непараметрический критерий корреляции Спирмена,  $R = 0.087$ ,  $p = 0.63$ ,  $n = 32$ ). Однако можно предположить, что резонансные частоты голосового тракта полевок могут быть связаны с их размером. Для построения графика зависимости пиковой частоты от длины тела полевок использовали модальное значение пиковой частоты дистресс-сигналов для каждого вида (объединяя данные для самцов и самок, но отдельно для каждого подвида). Размеры тела полевок, в основном, были взяты из монографии С.И. Огнева (1950), поскольку в этой монографии морфология полевок описана подробно до подвидов. Недостающие или уточняющие материалы взяты из других источников (Konig, 1973; Громов, Поляков, 1977; Чернявский, Козловский, 1980; Мейер и др., 1996; Vigo, 2002). График первично-оптимальной частоты для высокоамплитудных дистресс-сигналов полевок представлен на рис. 45. Фактические значения частоты у большинства видов укладываются в диапазон плюс-минус 3.2 кГц от первично-оптимальной частоты (этот диапазон был рассчитан как удвоенное среднее отклонение значения реальной пиковой частоты от теоретической рассчитанной первично-оптимальной). Большой разброс объясняется тем, что данные о размерах полевок у разных авторов существенно могут различаться из-за больших популяционных различий. Кроме того, не всегда размеры полевок из справочников могли соответствовать размерам животных, которых мы записывали. Это, тем не менее, не замаскировало очевидную корреляцию между линейными размерами тела и пиковой частотой высокоамплитудных дистресс-сигналов полевок (непараметрическая корреляция Спирмена:  $R = -0.47$ ,  $n = 38$ ,  $p = 0.003$ ).

В этот диапазон не укладываются только два вида: китайская полевка (точка 35 на рис. 45) имеет более низкую пиковую частоту, и полевка Хартинга (точка 2 на рис. 45) – существенно более высокую, чем теоретически рассчитанная.

*Китайская полевка* ведет практически полностью подземный образ жизни. Вся социальная жизнь семьи проходит в норах. Очевидно, что в темноте нор зрительная коммуникация неэффективна, а ольфакторная ограничена, хотя также может иметь важное значение. Для поддержания социальных связей в семейной группе лидирующее значение принимает акустическая и тактильная коммуникации. Большая роль акустической коммуникации в поддержании социальных связей у подземных грызунов кос-



**Рис. 45.** Соотношение длины тела полевок и пиковой частоты дистресс-сигналов (точки) и график теоретически рассчитанной первично оптимальной частоты для полевок разного размера. 1 – полевка Шелковникова *Terricola schelkovnikovi*; 2 – полевка Хартинга *Microtus hartingi*; 3 – восточноевропейская полевка *Microtus rossiaemeridionalis*; 4 – красная полевка *Myodes rutilus rossicus*; 5 – красная полевка *Myodes rutilus amurensis*; 6 – рыжая полевка *Myodes glareolus suecicus*; 7 – рыжая полевка *Myodes glareolus saianicus*; 8 – красная полевка *Myodes rutilus rutilus*; 9 – обыкновенная полевка *Microtus arvalis arvalis*; 10 – красносерая полевка *Craseomys rufocanus*; 11 – обыкновенная полевка *Microtus arvalis obscurus*; 12 – средиземноморская полевка *Terricola duodecimcostatus*; 13 – степная пеструшка *Lagurus lagurus*; 14 – желтая пеструшка *Eolagurus luteus*; 15 – пиренейская полевка *Terricola gerbei*; 16 – полевка Гаппера *Myodes gapperi*; 17 – узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis castoneus*; 18 – общественная полевка *Microtus socialis socialis*; 19 – афганская полевка *Blanfordimys afghanus*; 20 – полевка Брандта *Lasiopodomys brandti*; 21 – полевка-экономка *Alexandromys oeconomus*; 22 – узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis gregalis*; 23 – лемминг Виноградова *Dicrostonyx vinogradovi*; 24 – горийская полевка *Microtus socialis goriensis*; 25 – пашенная полевка *Microtus agrestis*; 26 – закаспийская полевка *Microtus transcaspicus*; 27 – дагестанская полевка *Terricola daghestanicus*; 28 – копетдагская полевка *Microtus paradoxus*; 29 – приозерная полевка *Alexandromys limnophilus*; 30 – полевка Миддендорфа *Alexandromys middendorffii*; 31 – дальневосточная полевка *Alexandromys fortis michnoi*; 32 – дальневосточная полевка *Alexandromys fortis pelliceus*; 33 – тяньшанская полевка *Myodes centralis*; 34 – полевка Максимовича *Alexandromys maximowiczii*; 35 – китайская полевка *Lasiopodomys mandarinus*; 36 – шикотанская полевка *Craseomys rex* (о. Сахалин); 37 – шикотанская полевка *Craseomys rex* (о. Шикотан); 38 – лемминг Ричардсона *Dicrostonyx groenlandicus richardsoni*.

венно подтверждается развитыми акустическими репертуарами у видов, живущих семьями. Например, репертуар голых землекопов (*Heterocephalus graber*) содержит 12 типов звуков (Pepper et al., 1991), слепышовый восьмизуб (*Spalacopus cyanus*) издает 9 различных звуков (Veitl et al., 2000), а пескорой (*Cryptomys sp.*) – 13 (Credner et al., 1997). И даже одиночно живущие виды, ведущие исключительно подземный образ жизни, имеют довольно богатый репертуар, например туко-туко (*Stenomys talarum*) имеет три типа агрессивных и 2 половых акустических сигнала (Schleich, Busch, 2002). По сравнению с истинно подземными грызунами вокальный репертуар китайской полевки не богат. Однако, по сравнению с другими полевыми семейства Arvicolinae, мы отмечаем качественно иное использование тех же типов сигналов. Низкоамплитудные сигналы и пение зверьки издают не только в ситуации ухаживания самца за самкой во время эструса, но и при любых встречах зверьков. Причем пение и низкоамплитудные сигналы могут быть организованы в диалоги, что позволяет говорить о более развитой системе акустической коммуникации у китайской полевки, по сравнению с другими полевыми этой группы и о важном коммуникативном значении этой вокализации в социальной жизни зверьков. Последнее, в свою очередь, означает, что пение может подвергаться направленному отбору, связанному с увеличением помехозащищенности сигнала.

Нора китайской полевки не только убежище, но, в первую очередь, галерея, ведущая к источнику питания, к корням. Сформированная нора может занимать площадь до 60 м<sup>2</sup> и иметь длину галерей до 95 м. Подземные ходы располагаются в верхнем горизонте на глубине 5–20 см и лишь отдельные отнорки ведут на глубину 60–70 см к камерам. Через каждые 10–50 м норы зверьки делают выбросы почвы около 1.5 кг, а вход в нору чаще бывает полностью закрыт, хотя встречаются и открытые норы, особенно на каменистых участках. Нору можно рассматривать как акустическое устройство, которое обладает всеми атрибутами объемного резонатора: полый объем, открытый конец которого (отверстие норы) ограничен бесконечным большим фланцем (поверхность земли). Граничная частота, ниже которой уровень сигнала возрастает за счет продольного резонанса, а выше – затухает, определяется формулой  $f_0 = 0.293c/R$ , где  $f_0$  – граничная частота,  $c$  – скорость звука,  $R$  – радиус отверстия (Никольский, 2000). Таким образом, для нор сурков, диаметр которых составляет около 22 см, граничная частота составляет около 900 Гц, выше которой звуки быстро затухают, что было подтверждено экспериментально. Схожие данные получили Г. Хев с соавторами (Neth et al., 1986) для нор слепыша (*Spalax sp.*). Норы слепыша имеют более узкий диаметр, чем норы сурков, и оптимальный диапазон частот в таких норах увеличивается до 2 кГц, при этом более высокие

частоты сигнала гаснут уже на расстоянии 2 метра, а на расстоянии 5–7 метров без потерь проходят звуки с частотой ниже 1 кГц.

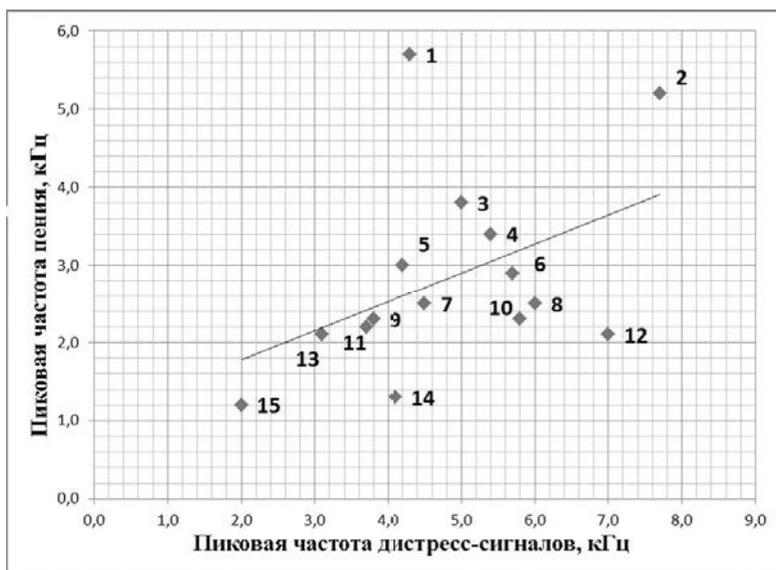
Диаметр нор китайской полевки составляет около 2 см (Дмитриев, 2006), а выходы из нор чаще бывают закрыты землей. Такие узкие туннели могут работать как волноводы, причем критическая частота их, ниже которой резонансная частота не образуется, а выше многократно усиливается, та, длина волны которой составляет 2 высоты хода, то есть граничная частота для такого хода около 8.5 кГц. С другой стороны, вдоль трубы с частично рассеивающими стенками, будет распространяться любой гармонический звук от источника, но верхние гармоники будут быстро затухать (Исакович, 1973). Таким образом, издавание высокочастотных звуков выше 8.5 кГц будет вызывать резонанс в туннелях, что создаст некомфортный шум в системе нор, с другой стороны, контактные звуки в диапазоне до 8.5 кГц желательны наиболее низкие, чтобы избежать потерь гармонических составляющих. Это могло вызвать направленный отбор на характеристики пения полевки в сторону понижения пиковой частоты.

Морфологическая основа понижения пиковой частоты пения у китайской полевки не известна. Однако мы можем предположить, что этот механизм действует и на параметры других сигналов репертуара китайской полевки, что приводит к общему снижению значения пиковой частоты у всех акустических сигналов вида, по сравнению с первично-оптимальной. Наличие такой связи между частотными параметрами звуковых сигналов у полевок косвенно подтверждается тем, что пиковые частоты дистресс-сигналов у разных видов коррелируют с пиковыми частотами пения (непараметрический критерий корреляции Спирмена  $R = 0.51$ ,  $N = 20$ ,  $p = 0.022$ ) (рис. 46).

Имеют достоверную корреляцию между собой и другие параметры дистресс-сигналов и пения у разных видов: «энтропия» (непараметрический критерий корреляции Спирмена  $R = 0.62$ ,  $N = 20$ ,  $p = 0.003$ ), основная частота ( $R = 0.50$ ,  $N = 20$ ,  $p = 0.025$ ) и глубина модуляции ( $R = 0.50$ ,  $N = 20$ ,  $p = 0.024$ ). Они формируют основные видоспецифические признаки сигналов. Длительность дистресс-сигналов и пения у разных видов не имеют достоверной корреляции.

Механизм сопряженного изменения частотных характеристик в эволюционном процессе может действовать как в сторону понижения значения частоты, так и в сторону ее увеличения.

*Полевка Хартинга* малоизученный вид, населяющий равнинные и предгорные степи Восточной Европы и Малой и Средней Азии. Заселяет открытые биотопы, в том числе в агроценозах. В работах некоторых авторов приведены данные о том, что эта полевка может образовывать колонии, состо-



**Рис. 46.** Корреляция между пиковыми частотами дистресс-сигналов и пения у ряда видов семейства Arvicolinae: 1 – пашенная полевка *Microtus agrestis*; 2 – узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis castaneus*; 3 – узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis gregalis*; 4 – полевка-экономка *Alexandromys oeconomus*; 5 – приозерная полевка *Alexandromys limnophilus*; 6 – общественная полевка *Microtus socialis socialis*; 7 – полевка Миддендорфа *Alexandromys middendorffii*; 8 – обыкновенная полевка *Microtus arvalis obscurus*; 9 – восточноевропейская полевка *Microtus rossiaemeridionalis*; 10 – копетдагская полевка *Microtus paradoxus*; 11 – дальневосточная полевка *Alexandromys fortis michnoi*; 12 – обыкновенная полевка *Microtus arvalis arvalis*; 13 – дальневосточная полевка *Alexandromys fortis pelliceus*; 14 – закаспийская полевка *Microtus transcaspicus*; 15 – китайская полевка *Lasiopodomys mandarinus*.

ящие из скоплений нор, в каждой из которых живет пара с 1–2 генерациями молодых особей (Colak et al., 1998). Зверьки имеют довольно крупные размеры, но при этом пиковая частота их дистресс-сигналов очень высока около 11 кГц, выше, чем у всех исследованных видов. Исследования в природе показали, что полевка Хартинга кроме дистресс-сигналов и пения издает и предупреждающий об опасности сигнал (Pandourski, 2011). Сигнал имеет более трех гармоник, модуляцию частоты, в виде резкого повышения в начале звука и пиковую частоту около 15.4 кГц.

Типологическая преемственность вокальных реакций позволяет предположить, что предупреждающий об опасности сигнал является результатом

специализации дистресс-сигналов, которые при появлении хищника приобретают коммуникативное значение передачи информации ближайшим соседям о появлении угрозы. У млекопитающих одним из индикаторов повышения эмоционального возбуждения особей является повышение пиковой частоты сигналов (Володин и др., 2009). Поэтому, при формировании предупреждающего об опасности сигнала более высокую пиковую частоту по сравнению с дистресс-сигналами, вероятно, можно объяснить увеличением возбуждения зверьков при появлении опасности. В дальнейшем более высокая пиковая частота могла закрепиться под давлением отбора, связанного с повышением помехозащищенности звука при передаче сигнала на относительно большие расстояния. Полевка Хартинга обитает во влажных биотопах: в предгорных степных участках (Пешев и др., 2004, Зоренко, 2013), в сельскохозяйственных угодьях, среди кустарников и в дубовых лесах (Harrison, Bates, 1991), на люцерновых полях (Пешев и др., 2004) и даже и на заболоченных участках по берегам рек среди тростников (Kryštufek, Vohralik, 2005), являющихся оптимальным местообитанием певчих птиц. Можно предположить, что, как и для полевки Брандта диапазон спектра частот, оптимальный для голосового тракта, занят маскирующим шумом – пением птиц. Повышая частоту предупреждающего об опасности сигнала, полёвки тем самым повышают помехозащищенность сигнала, выводя его за пределы маскирующего шума (Рутовская, 2012).

Однако, повышение пиковой частоты предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта по сравнению с дистресс-сигналами примерно на 6.5 кГц, не приводит к увеличению пиковой частоты дистресс-сигналов за пределы первично-оптимальной. У полевки Хартинга предупреждающий об опасности сигнал существенно выше – около 15.5 кГц, а теоретически рассчитанная первично-оптимальная частота для дистресс-сигналов составляет около 4.5 кГц, в реальности зверьки издают дистресс-сигналы с пиковой частотой около 11 кГц. Таким образом, разница в 6–11 кГц при издании дистресс-сигналов или предупреждающего об опасности сигнала, вероятно, слишком большая для функционирования голосового аппарата. Можно предположить, что здесь работает направленный отбор на повышение пиковой частоты всех вокальных звуков этого вида. Вопрос, какие условия требуют такого высоко повышения частоты предупреждающего об опасности сигнала и какими особенностями вокального тракта это достигается, требует отдельного исследования.

Кроме пиковой частоты, надо отметить, что и другие частотные характеристики дистресс-сигналов трех видов (полевка Брандта, полевка Хартинга и узкочерепная полевка), подающих предупреждающий об опасности сигнал, отличаются от сигналов других видов полевок: – это высокая ос-

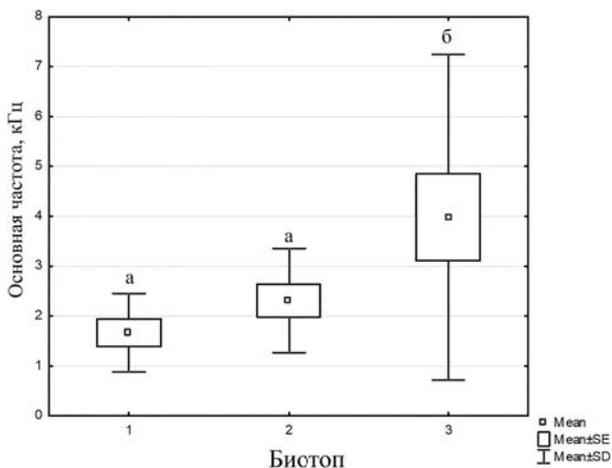
новная частота, большая глубина модуляции и небольшой процент шумовых составляющих в дистресс-сигналах. Как было недавно показано на примере вапити *Cervus elaphus nelson*, повышение основной частоты звукового сигнала регуляцией длины осциллирующей связи, сопровождается увеличением интенсивности (амплитуды) сигнала (Titze, Riede, 2010). Возможность увеличения интенсивности дистанционного сигнала – может быть одним из факторов, определяющих эволюцию предупреждающего об опасности сигнала. Так, у некоторых грызунов открытых пространств предупреждающий об опасности сигнал также представляет собой высокочастотный гармонический сигнал, например, у степного *Marmota bobak* и серого *Marmota baibacina* сурков (Никольский и др., 1983), длиннохвостого *Marmota caudata* и альпийского *Marmota marmota* сурков (Blumstein, 2007), большой песчанки (Никольский, 1979), некоторых видов пищух *Ochotona* (Формозов, 1991) и др.

Основная частота не коррелирует с пиковой частотой (непараметрический критерий корреляции Спирмена,  $R = 0.22$ ,  $p = 0.22$ ). Однако, изменчивость этого параметра в звуках полевок также велика от 1 до 6 кГц (если не учитывать сигналы полевки Хартинга, у которых основная частота значительно выше).

Мы можем констатировать некоторую взаимосвязь основной частоты дистресс-сигналов с теми станциями, в которых обитают полевки. В характеристике станции можно выделить два вектора: закрытость биотопа и влажность, еще одним фактором может быть степень роющей активности, насколько много времени зверек проводит под землей или на ее поверхности. Большая часть видов полевок селиться в открытых биотопах равнин: лугах, степях и полупустынях. При этом зверьки роют норы, проводя, однако, на поверхности достаточно много времени.

Из исследованных полевок к закрытым лесным биотопам тяготеют все виды лесных полевок, кроме шикотанской, которая часто селиться на лугах, а также пашенная полевка и полевка Шелковникова. В биотопах с повышенной влажностью живут гидрофильные полевки, к которым относятся полевка-экономка, дальневосточная полевка, полевка Максимовича и полевка Миддендорфа, пашенная полевка. К засушливым биотопам тяготеют лемминг Виноградова, афганская полевка, полевка Брандта, приозерная, дагестанская и общественная полевки.

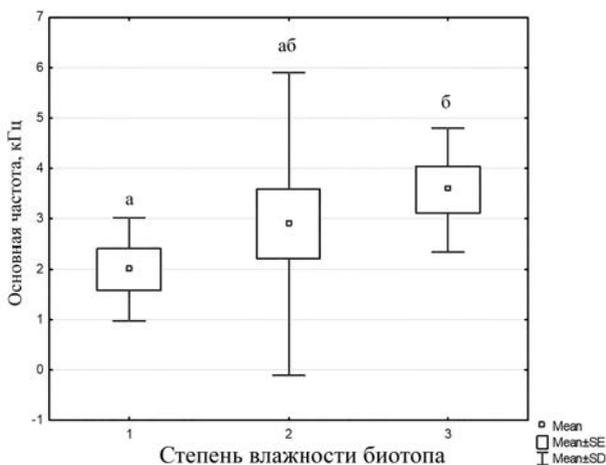
Виды, ведущие преимущественно подземный образ жизни это китайская, дагестанская полевки и полевка Шелковникова. Мало роющие полевки, устраивающие гнезда на поверхности или в корнях и кочках растений – это все лесные полевки, полевка-экономка, полевка Миддендорфа и дальневосточная полевка.



**Рис. 47.** Среднее значение основной частоты дистресс-сигналов полевок, живущих в лесном биотопе (1), луговом (2) и степи или полупустыне (3). Пост-хок анализ по тесту Манн-Уитни показывает достоверное отличие основной частоты дистресс-сигналов полевок, живущих в степи или полупустыни, от таковой полевок лесного ( $Z = -2.81, n_1 = 8, n_2 = 15, p = 0.003$ ) и лугового биотопа ( $Z = -2.36, n_1 = 9, n_2 = 15, p = 0.015$ ). Разные буквенные индексы обозначают достоверные различия.

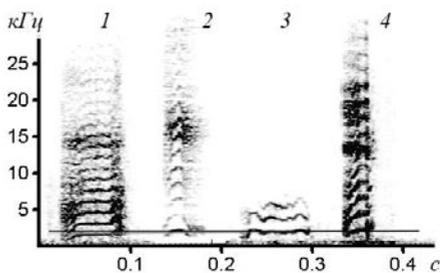
Полевки, живущие в лесной зоне и в луговых биотопах, издают дистресс-сигналы с основной частотой более низкой, по сравнению с полевыми, живущими в открытых биотопах – степях и полупустынях (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 7.88, p = 0.019$ ) (рис. 47). Мы можем отметить тенденцию увеличения значений основной частоты дистресс-сигналов полевок, от тех, которые живут в очень влажных биотопах, к тем, которые обитают в засушливых биотопах. Однако эта закономерность выражена слабее и различия в основной частоте дистресс-сигналов между видами, живущими в разных биотопах, не достигают порога достоверности (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 4.71, p = 0.098$ ) (рис. 48). Основная частота высокоамплитудных дистресс-сигналов полевок, ведущих подземный образ жизни, не отличается от таковой полевок, слабо роющих (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 4.60, p = 0.100$ ).

Основная частота вокальных сигналов зависит от массы и длины вибрирующей порции голосовой связки, чем она больше, тем ниже частота (Fletcher, 2007). Поэтому у более мелких лесных полевок (Громов, Поляков, 1977) можно было бы ожидать более высокую основную частоту дистресс-сигналов. Однако, основная частота дистресс-сигналов полевок, обитающих в лесных биотопах самая низкая: 1–2 кГц (рис. 49).

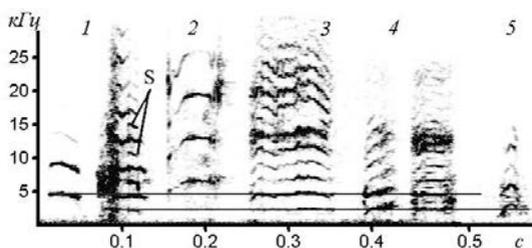


**Рис. 48.** Среднее значение основной частоты дистресс-сигналов полевок, живущих в биотопах с разной степенью влажности: 1 – болотистые, 2 – умеренно влажные, 3 – засушливые. Пост-хок анализ по тесту Манн-Уитни показывает достоверные различия только между крайними значениями основной частоты дистресс-сигналов полевок, живущих в болотистых и засушливых биотопах ( $Z = 2.07, n_1 = 7, n_2 = 6, p = 0.034$ ). Разные буквенные индексы обозначают достоверные различия.

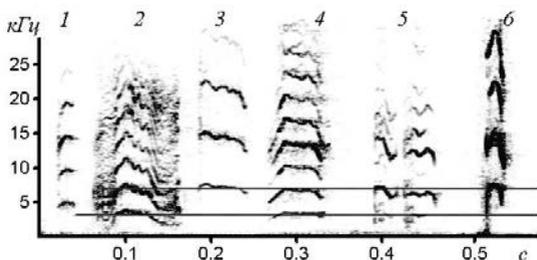
Благодаря тому, что основная частота низкая, а выраженных гармоник, как правило, много, спектральное заполнение сигнала высокое, и часто сигналы содержат шумовую составляющую. Шикотанская полевка – обитатель, в основном, луговых биотопов и более крупных размеров. Тем не менее, основная частота ее дистресс-сигналов сравнима с основной частотой дистресс-сигналов других видов лесных полевок. Основная частота полевок луговых биотопов различается сильнее (рис. 50). У некоторых полевок основная частота составляет около 2.5 кГц (это закаспийская полевка, дальневосточная полевка и полевка Максимовича), у других же основная частота дистресс-сигналов около



**Рис. 49.** Сонограммы полевок, живущих в лесу: 1 – пашенная полевка *Microtus agrestis*, 2 – красная полевка *Myodes rutilus*, 3 – шикотанская полевка *Craxomys rex*, 4 – полевка Шелковникова *Terricola schelkovnikovi*. Горизонтальная линия соответствует частоте 2 кГц.



**Рис 50.** Сонограммы полевок луговых и влажных биотопов: 1 – копетдагская полевка *Microtus paradoxus*, 2 – восточноевропейская полевка *M. rossiae-meridionalis*, 3 – закаспийская полевка *M. transcaspius*, 4 – дальневосточная полевка *Alexandromys fortis*, 5 – полевка Максимовича *A. maximowiczii*. S – субгармоники. Горизонтальные линии соответствуют частоте 2.5 и 5 кГц.



**Рис. 51.** Сонограммы полевок пустынных биотопов: 1 – афганская полевка *Blanfordimys afghanus*, 2 – дагестанская полевка *Terricola daghestanicus*, 3 – степная пеструшка *Lagurus lagurus*, 4 – желтая пеструшка *Eolagarus luteus*, 5 – полевка Брандта *Lasiopodomys brandti*, 6 – узкочерепная полевка *L. gregalis*. Горизонтальные линии соответствуют частоте 3 и 6 кГц.

5 кГц (копетдагская полевка) и выше (восточноевропейская полевка), соответствующие первой гармонике дистресс-сигналов перечисленных ранее полевок. Закаспийская, дальневосточная полевки и полевка Максимовича относятся к гидрофильным видам, обитающим вблизи воды в кустарниковых зарослях, и они более крупные зверьки. Последнее обстоятельство возможно определяет более низкую основную частоту. Надо отметить, что у этих видов отмечено явление образования субгармоник (рис. 51.1 и 4 (S)), при котором появляются дополнительные частотные полосы кратные основной частоте, но, как правило, выраженные не на всем протяжении сигнала. Субгармоники появляются при асинхронной работе голосовых связок, при которой одна из связок колеблется в 2 раза чаще другой (Fitch et al., 2002).

У полевок, живущих в засушливых биотопах пустынь, полупустынь и засушливых степей, основная частота сигналов еще выше – около 3–4 кГц, например, у дагестанской полевки и желтой пеструшки (рис. 51.2 и 4). У других видов она соответствует второй гармонике сигналов перечисленных видов и составляет 6–8 кГц, например, у степной пеструшки, полевки Брандта и узкочерепной полевки (рис. 51.3, 5 и 6). У афганской полевки (рис. 51.1) основная частота дистресс-сигналов имеет промежуточное значение – около 5 кГц. Афганская, дагестанская полевки и степная пеструшка по размерам зверьки небольшие 100–120 мм (Громов, Поляков, 1977), однако основная частота дистресс-сигналов у всех трех видов разная. У некоторых видов мы также можем отметить появление в структуре дистресс-сигналов субгармоник.

Таким образом, видовая специфика параметров звуков может формироваться у отдельных видов как в результате различий в морфологии полевок и, так и под действием экологических факторов. В первом случае, видовая специфика звуковых сигналов отражается в значении пиковой частоты, обратно пропорционально связанной с размером тела. Во втором, – в основной частоте, значение которой связано с типами биотопов обитания вида. Мы можем констатировать тенденцию к повышению основной частоты дистресс-сигналов особей от видов, живущих в лесных закрытых биотопах к сухим открытым. Механизмы этой зависимости пока неизвестны. Кроме того, в случае, если на один из сигналов вокального репертуара вида действует направленный отбор, вероятно, связанный с повышением помехозащищенности сигнала, то параметры и других сигналов вокального репертуара этого вида скоррелированно изменяются. Например, пиковая частота сигналов китайской полевки снижается по сравнению с теоретически рассчитанной первично-оптимальной частотой, а у полевки Хартинга, напротив, существенно возрастает. Видоспецифичность сигналов передается последующим поколениям генетически.

## ГЛАВА 6. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Вокализации грызунов находятся под строгим генетическим контролем (Bell et al., 1972; Sales, 1979; Choi et al., 2011; Kikusui et al., 2011; Scattoni et al., 2011; Ey et al., 2013). Впервые это было показано, у обыкновенных полевок: в виварии были получены полевки, которые издавали не дистресс-сигналы, а трели и такое поведение сохранялась у потомков (Frank, 1967). У лабораторных мышей была выявлена мутация, определяющая пение в звуковом, а не в ультразвуковом диапазоне (Musolf, Penn, 2012). При перекрестном воспитании детенышей ультразвуковая вокализация мышей сохранялась такой же, как у генетических родителей, а не копировала таковую своих воспитателей (Kikusui et al., 2011). Подобные результаты были получены и при перекрестном выращивании детенышей у двух видов кузнечиковых хомячков рода *Onychomys*. Вокализация детенышей северного кузнечикового хомячка *O. leucogaster*, выращенных самками южного кузнечикового хомячка *O. arenicola* не отличалась от вокализаций контрольных детенышей. Однако, перекрестно выращенные детеныши южного кузнечикового хомячка имели звуки с более высокой частотой, чем контрольные. Эти детеныши были с отставанием в физическом развитии, что вероятно говорило о недоедании в детстве. Эксперимент показал, что песня запрограммирована генетически, но голодовой стресс в детстве может влиять на вокальную продукцию во взрослом состоянии (Pasch et al., 2016). Генетическое наследование признаков звуковых сигналов подтверждает исследование, в котором, глухие мыши, лишённые гена, отвечающего за синаптические переходы во внутреннем ухе, демонстрируют нормальную вокализацию (Hammerschmidt et al., 2012; Mahrt et al., 2013).

Географическая и межпопуляционная изменчивость вокализаций отмечена у многих видов, например, у диких популяций мышей *Mus musculus domesticus* (Merten et al., 2014), в рекламных песнях двух видов бурых хомячков *Scotinomys teguina* и *S. xerampelinus* (Campbell et al., 2010). Найдены различия между вокализацией диких и лабораторных популяций калифорнийского хомячка *Peromyscus californicus* (Kalcounis-Rueppell et al., 2010). При отсутствии направленного отбора географическая изменчивость и видо-

вая специфика вокального репертуара вида могут являться результатом дрейфа генов или изменениями, сцепленными с морфологическими адаптациями вида, а не адаптацией к условиям обитания (Campbell et al., 2010).

Однако, специфические условия обитания накладывают ограничения на характеристики звуков в связи с возможностями их распространения, вызывая их направленный отбор. Примером является вокализация подземных грызунов, у которых звуковые сигналы имеют низкие частоты, которые лучше распространяются вдоль норы или передаются через почву. Так по туннелю палестинского слепыша наилучше распространяется звук 440 Гц (Heth et al., 1986), а в норах разного диаметра на разной глубине пескороев (*Fukomys mechowii* и *F. kafuensis*) минимальное затухание показали частоты 200–800 Гц независимо от биотопов и структур почв (Lange et al., 2007). Поэтому и вокализации, и слуховая чувствительность у этих грызунов максимальна в низкочастотном диапазоне (Heffner, Heffner, 1992; Begall et al., 2007;). Та же тенденция обнаруживается и для грызунов, не являющимися облигатными подземными обитателями. Например, у малой бамбуковой крысы *Cannomys badius* (Wannaprasert, 2016) и у китайской бамбуковой крысы *Rhizomys sinensis* (Pleštilová et al., 2016) слух имеет наибольшую чувствительность в диапазоне 6–8 кГц, характерном для роющих грызунов, хотя их ушные раковины крупные, что говорит о важности локализации звука на поверхности земли.

Гибридные линии мышей всегда были вокально более активны, по сравнению с родительскими линиями, и отличались параметрами ультразвуков, в частности длительностью (Maggio, Whitney, 1986; Hahn et al., 1998). Признаки звуковых сигналов гибридным поколением при внутри и межвидовом скрещивании наследуются промежуточно, что было показано, например, на сусликах (Никольский и др., 1976; Кузьмин и др., 2011), копытных (Рутовская, 1983), пищухах (Somers, 1976), а наследование морфологических признаков вида может коррелировать с наследованием признаков звуковых сигналов (Никольский, 1984). В некоторых случаях, звуковые сигналы гибридов имеют качественные признаки, позволяющие по их крику определить гибридное происхождение, например, у гибридов серых и степных сурков (Никольский и др., 1982; Шмыров и др., 2012).

Мы имели возможность записать дистресс-сигналы некоторых видов полевков и их гибридов.

### **Наследование признаков дистресс-сигналов гибридов рыжей и красной полевков**

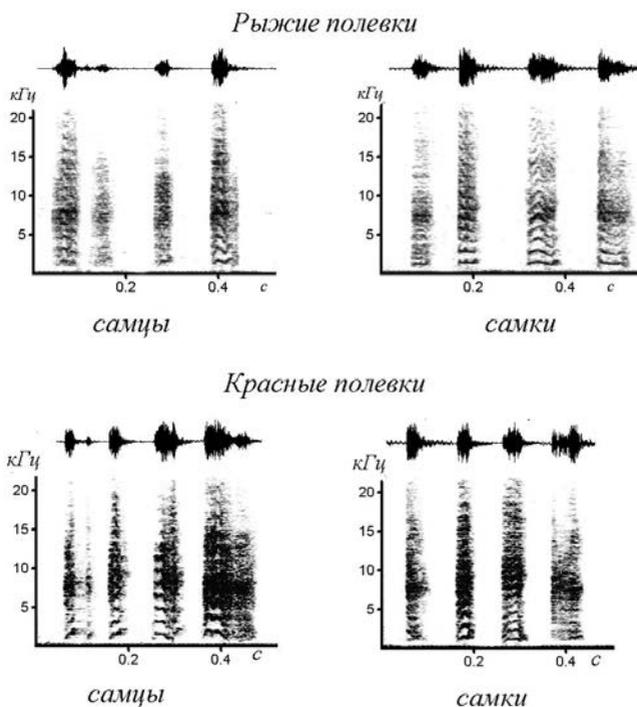
В 2004 году на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» О.В. Осиповой и А.А. Соктиным (2006) был начат эксперимент по принудитель-

**Таблица 49.** Число рыжих и красных полевков и их гибридов и объем проанализированного биоакустического материала

Вид, происхождение	Пол	Число особей	Число звуков от каждой особи	Всего звуков
<i>Myodes glareolus saianicus</i> Thomas, 1911, Рыжая полевка, Томская обл.	сц	10	20	200
	ск	10	20	200
<i>Myodes glareolus suecicus</i> Miller, 1900, Рыжая полевка, Урал.	сц	3	20	60
	ск	2	2–20	22
<i>Myodes rutilus rutilus</i> Pallas, 1779, Красная полевка, Том- ская обл.	сц	10	20	200
	ск	10	20	200
<i>Myodes rutilus rossicus</i> Dukelsky, 1928, Красная полевка, Урал	сц	2	11–20	31
	ск	3	16–20	56
Гибриды (G <sub>1,1</sub> ): самки красные x самцы рыжие, Томская обл.	сц	15	20	300
	ск	7	20	140
Гибриды (G <sub>1,1</sub> ): самки красные x самцы рыжие, Урал	сц	4	9–20	51
	ск	5	13–21	94
Гибриды (G <sub>1,2</sub> ): самки рыжие x самцы красные, Томская обл.	сц	4	20	80
	ск	1	20	20
Гибриды (G <sub>1,2</sub> ): самки рыжие x самцы красные, Урал	сц	1	20	20
Гибриды (G <sub>2,1</sub> ): самки G <sub>1,1</sub> x самцы рыжие	сц	8	18–21	162
	ск	7	20	140
Гибриды (G <sub>2,2</sub> ): самки G <sub>1,2</sub> x самцы рыжие	сц	2	20	40
	ск	1	20	20
Гибриды (G <sub>2,3</sub> ): самки G <sub>1,1</sub> x самцы красные	сц			
	ск	1	20	20
Гибриды (G <sub>2,4</sub> ): самки G <sub>1,2</sub> x самцы красные	сц	9	18–21	172
	ск	12	17–22	226

ной гибридизации рыжих и красных полевков. Родительские формы были представлены потомками (2–3-е поколение) полевков, отловленных на Северном Урале в заповеднике «Денежкин Камень», а также потомками полевков, отловленных в Томской области. Были получены гибриды в разных сочетаниях, при этом комбинация: самка рыжей полевки x самец красной полевки – оказалась более жизнеспособной (Осипова, Соктин, 2008). Основные внешние признаки отдельных видов могли проявляться у гибридов в разных сочетаниях, причем гибридов по этим признакам могли относить к разным видам.

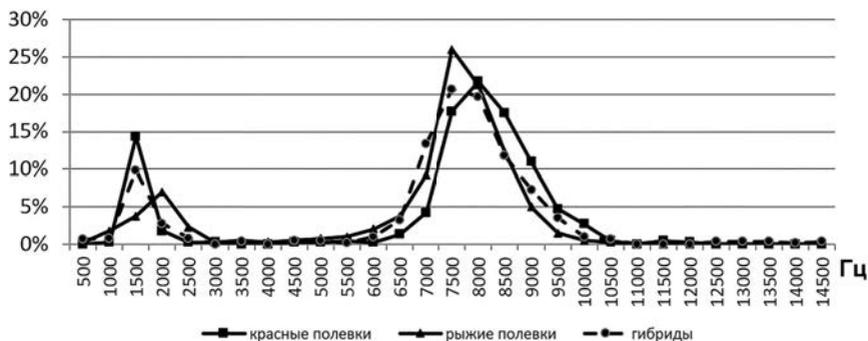
Рыжая и красная лесные полевки – хорошо изученные широко распространенные виды, имеющие довольно большую зону симпатрии. Морфологически эти виды различаются четко по окраске туловища, длине и окраске хвоста (Громов, Ербаева, 1995). Как правило, определение зверьков по внешнему виду не вызывает трудностей. Однако для рыжих полевков



**Рис. 52.** Примеры сонограмм и осциллограмм дистресс-сигналов рыжих *Myodes glareolus* и красных *M. rutilus* полевок из Томской области.

была показана интрогрессия мтДНК от близкого вида – сибирской красной полевки *M. rutilus* в некоторых популяциях в зоне симпатрии видов (Абрамсон и др., 2009в). Были найдены и гибриды в природе (Бородин и др., 2010). Это дает основание предполагать, что как в исторические времена, так и в настоящее время происходит гибридизация этих двух видов.

Наибольший материал проанализирован нами на гибридах, полученных от скрещивания рыжих и красных полевок из Томской области (табл. 49) (Рутовская и др., 2017). Дистресс-сигналы лесных полевок представляют собой сходные по структуре и большинству измеренных параметров короткие звуки длительностью 0.03–0.05 с ( $n = 800$ ) (рис. 52). Мы не наблюдаем качественных различий по сигналам между видами, однако статистические различия прослеживаются. Распределение значений пиковой частоты дистресс-сигналов колеблется в среднем от 6 до 10 кГц (рис. 53), но имеет еще небольшой пик от 1 до 3 кГц. Распределение пиковой частоты сигналов самцов и самок красных полевок не имеет различий (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 0.16, p = 0.681$ ). Половой диморфизм



**Рис. 53.** Полигон распределения пиковых частот сигналов у красных *Myodes rutilus*, рыжих полевков *M. glareolus* (Томская обл.) и их гибридов (1-го поколения), по оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

по пиковой частоте сигналов выражен только у рыжих полевков (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 10.24$ ,  $p = 0.004$ ), который заключается в том, что пиковая частота сигналов самок может быть более высокой. В целом, сигналы красных полевков отличаются большим процентом более высоких частот, по сравнению с сигналами рыжих полевков (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 58.32$ ,  $p < 0.001$ ). Дистресс-сигналы содержат как гармоническую, так и шумовую составляющую: значение «энтропии» меняется в диапазоне от 0.36 до 0.82.

Дистресс-сигналы рыжей полевки короче сигналов красной, имеют меньшие значения квартилей и «энтропии» (табл. 50). Сигналы самцов и самок имеют отличия только у рыжей полевки в некоторых частотных характеристиках, а именно квартилях 25% и 75%. Дискриминантный анализ на видовые различия дистресс-сигналов по перечисленным выше 5 параметрам показал 66.0% правильных причислений, что практически не отличалось от величины, полученной при кроссвалидации – 65.7% ( $\chi^2 = 0.008$ ,  $p > 0.05$ ), но превышающий случайную величину, полученную при рандомизации ( $50.1 \pm 0.4\%$ ,  $n = 250$ ) ( $\chi^2 = 9.18$ ,  $p = 0.004$ ). Основной вклад в различия между сигналами видов вносят: квартиль 75%, «энтропия» и длительность.

*Дистресс-сигналы гибридов лесных полевков 1-го поколения.* Мы имели возможность записать крики гибридов двух вариантов: самка красная x самец рыжей полевки ( $F_{1.1}$ ) и самка рыжей x самец красной полевки ( $F_{1.2}$ ). Получение гибридов  $F_{1.2}$  затруднено, поэтому число записанных зверьков намного меньше, а самок удалось записать только одну. Дистресс-сигналы гибридов не имеют качественных отличий от таковых родительских ви-

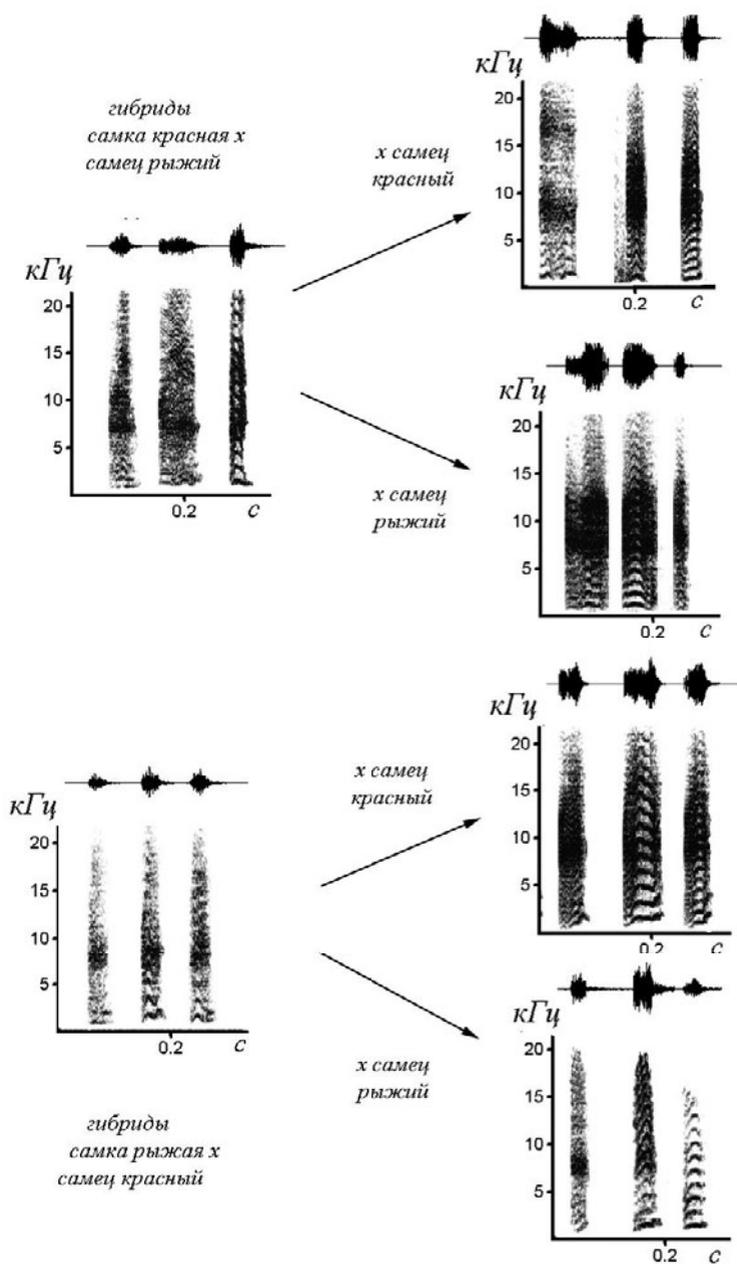
**Таблица 50.** Сравнение некоторых характеристик высокоамплитудных дистресс-сигналов самцов и самок рыжей *Myodes glareolus* и красной *M. rutilus* полевок из Томской области методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test, N – число особей, n – число звуков

	Рыжая полевка (N = 20)		Красная полевка (N = 20)		Гнездовая ANOVA	
	Самец (n = 200)	Самка (n = 200)	Самец (n = 200)	Самка (n = 200)	Видовые различия	Половые различия
Длительность, с	0.037 ± 0.001 <sup>a</sup>	0.042 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.046 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.047 ± 0.002 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,796</sub> = 14.5</b> <b>p = 0.001</b>	F <sub>2,796</sub> = 1.7 p = 0.179
Квартиль 25%, кГц	5.1 ± 0.1 <sup>a</sup>	5.4 ± 0.1 <sup>b</sup>	6.5 ± 0.1 <sup>b</sup>	6.2 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,796</sub> = 109.4</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,796</sub> = 3.7</b> <b>p = 0.023</b>
Квартиль 50%, кГц	7.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	7.5 ± 0.1 <sup>a</sup>	8.3 ± 0.1 <sup>b</sup>	8.2 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,796</sub> = 110.8</b> <b>p = 0.001</b>	F <sub>2,796</sub> = 1.7 p = 0.17
Квартиль 75%, кГц	10.1 ± 0.1 <sup>a</sup>	9.9 ± 0.1 <sup>b</sup>	11.6 ± 0.1 <sup>b</sup>	11.0 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,796</sub> = 116.3</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,796</sub> = 7.2</b> <b>p = 0.001</b>
«Энтропия»	0.629 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.626 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.647 ± 0.005 <sup>ab</sup>	0.650 ± 0.004 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,796</sub> = 17.4</b> <b>p = 0.001</b>	F <sub>2,796</sub> = 0.17 p = 0.85

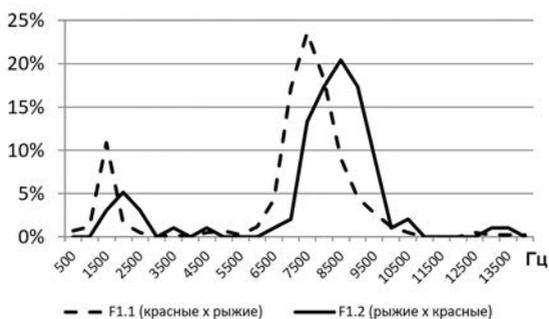
дов и представляют собой сходные по структуре и большинству измеренных параметров короткие звуки длительностью 0.02–0.06 с (n = 540) (рис. 54) (Рутовская и др., 2017). Пиковая частота дистресс-сигналов колеблется от 6 до 10 кГц и имеет еще небольшой пик от 1 до 4 кГц (рис. 55). Временные и частотные характеристики звуков гибридов, в основном, имеют промежуточные значения по сравнению с родительскими видами (табл. 51). Только значение «энтропии» достоверно выше, чем у обоих родительских видов. Характеристики дистресс-сигналов гибридов разного происхождения также имеют некоторые различия. Пиковая частота сигналов самцов и самок гибридных полевок обеих форм не различается (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 1.00, p = 0.321$ ). Дистресс-сигналы гибридов F<sub>1,2</sub> отличаются более высокими частотами квартилей (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 31.14, p = 0.001$ ).

Самцы гибридов издают более длительные дистресс-сигналы по сравнению с самками аналогичного происхождения, но звуки имеют более низкие значения частот. Параметры дистресс-сигналов также зависят от происхождения гибридов. Гибриды красная самка x рыжий самец (F<sub>1,1</sub>) издают более длительный сигнал, но с более низким диапазоном частот. Значение «энтропии» дистресс-сигналов выше у всех гибридов и не зависит от их происхождения. Только у самцов формы F<sub>1,1</sub> (красная самка x рыжий самец) сигналы обладают более высокой «энтропией» (табл. 52).

Различия дистресс-сигналов гибридов разного происхождения методом дискриминантного анализа по перечисленным выше 5 параметрам не



**Рис. 54.** Сонограммы и осциллограммы гибридов красной *Myodes rutilus* и рыжей *M. glareolus* полевков 1-го и 2-го поколения разного происхождения.



**Рис. 55.** Полигоны распределения пиковой частоты сигналов гибридов 1-го поколения разного происхождения, по оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

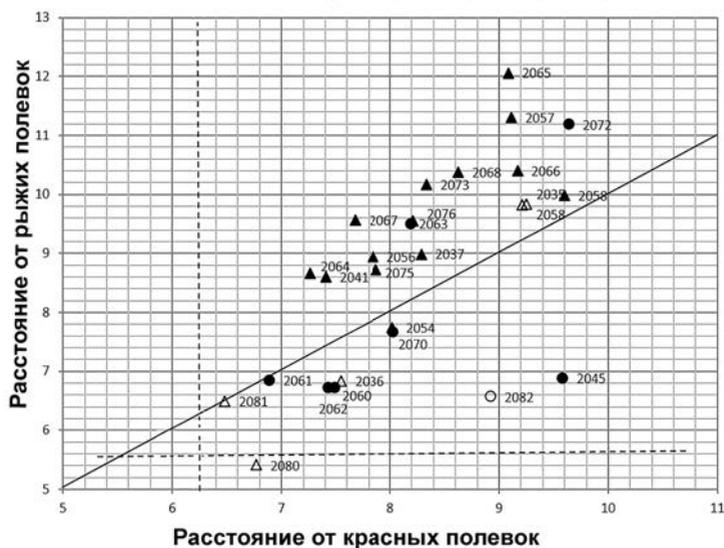
достоверны (табл. 52). Если для каждой особи гибридов рассчитать среднее расстояние Махаланобиса от каждого из родительских видов по 5 параметрам дистресс-сигналов, то графически можно представить, как гибриды располагаются по отношению к родительским видам (рис. 56). Надо отметить, что в целом, в большинстве случаев по совокупности параметров дистресс-сигналов гибриды отличаются от родительских видов (находятся вне зоны внутри видовой изменчивости сигналов), исключение составляет самец 2080, который попал в зону изменчивости сигналов рыжих полевков). Практически все гибриды располагаются вдоль биссектрисы, то есть по своим характеристикам они равномерно удалены от обоих роди-

**Таблица. 51.** Сравнение некоторых характеристик высокоамплитудных дистресс-сигналов рыжей *Myodes glareolus* и красной *M. rutilus* полевков из Томской области и их гибридов методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

	Рыжая полевка	Гибриды	Красная полевка	ANOVA
	<i>n</i> = 400	<i>n</i> = 540	<i>n</i> = 400	
Длительность, с	0.039 ± 0.001 <sup>a</sup>	0.043 ± 0.001 <sup>ab</sup>	0.046 ± 0.002 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1337</sub> = 8.79,</b> <b><i>p</i> = 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	5.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	5.5 ± 0.1 <sup>b</sup>	6.4 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1337</sub> = 53.34,</b> <b><i>p</i> = 0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	7.4 ± 0.1 <sup>a</sup>	7.7 ± 0.1 <sup>b</sup>	8.2 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1337</sub> = 52.55,</b> <b><i>p</i> = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	10.0 ± 0.1 <sup>a</sup>	10.1 ± 0.1 <sup>b</sup>	11.3 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1337</sub> = 66.6,</b> <b><i>p</i> = 0.001</b>
«Энтропия»	0.627 ± 0.004 <sup>a</sup>	0.678 ± 0.004 <sup>b</sup>	0.648 ± 0.003 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1337</sub> = 49.33,</b> <b><i>p</i> = 0.001</b>

**Таблица 52.** Сравнение некоторых характеристик дистресс-сигналов самцов и самок гибридов рыжей *Myodes glareolus* и красной *M. rutilus* полевок 1-го поколения методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

	F <sub>1,1</sub> (N = 22)		F <sub>1,2</sub> (N = 5)		Гнездовая ANOVA	
	Самец (n = 300)	Самка (n = 140)	Самец (n = 80)	Самка (n = 20)	Видовые различия	Половые различия
Длительность, с	0.046 ± 0.001 <sup>a</sup>	0.041 ± 0.001 <sup>b</sup>	0.040 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.028 ± 0.002 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,536</sub> = 11.3</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,536</sub> = 5.6</b> <b>p = 0.003</b>
Квартиль 25%, кГц	5.2 ± 0.1 <sup>a</sup>	5.8 ± 0.1 <sup>b</sup>	6.1 ± 0.2 <sup>ab</sup>	7.1 ± 0.3 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,536</sub> = 24.9</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,536</sub> = 10.1</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	7.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	7.9 ± 0.1 <sup>b</sup>	8.2 ± 0.1 <sup>b</sup>	9.3 ± 0.2 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,536</sub> = 48.8</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,536</sub> = 12.3</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	9.6 ± 0.1 <sup>a</sup>	10.8 ± 0.2 <sup>b</sup>	10.6 ± 0.2 <sup>b</sup>	12.2 ± 0.4 <sup>b</sup>	<b>F<sub>1,536</sub> = 26.4</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,536</sub> = 24.3</b> <b>p = 0.001</b>
«Энтропия»	0.691 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.666 ± 0.008 <sup>b</sup>	0.664 ± 0.010 <sup>b</sup>	0.650 ± 0.014 <sup>b</sup>	F <sub>1,536</sub> = 2.6 p = 0.107	<b>F<sub>2,536</sub> = 5.1</b> <b>p = 0.001</b>



**Рис. 56.** Положение отдельных особей гибридов рыжей *Myodes glareolus* и красной *M. rutilus* полевок 1-го поколения в координатах среднего расстояния Махаланобиса от родительских видов по 5 параметрам дистресс-сигналов. Кружки – самки, треугольники – самцы. Гибриды F<sub>1,1</sub> (красная самка x рыжий самец) – черный цвет, гибриды F<sub>1,2</sub> (рыжая самка x красный самец) – белый цвет. Сплошная линия – биссектрисса, пунктирные линии: среднее значение расстояния Махаланобиса (R) между сигналами особей одного вида: для рыжих полевок R = 5.63, для красных R = 6.21.

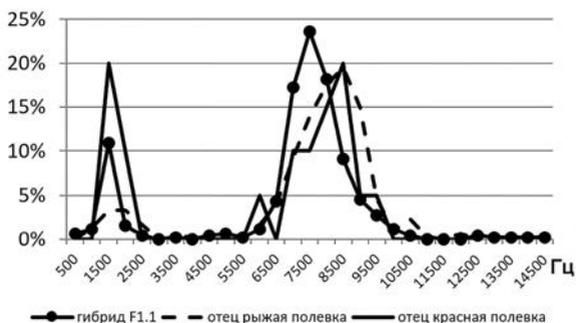
**Таблица 53.** Причисление дистресс-сигналов к гибридам рыжей *Myodes glareolus* и красной *M. rutilus* полевков разного происхождения на основе дискриминантного анализа

Форма гибридов	Число звуков	Доля правильного причисления
Гибриды F <sub>1,1</sub>	440	96.1%
Гибриды F <sub>1,2</sub>	100	16.0%
Всего	540	81.3%

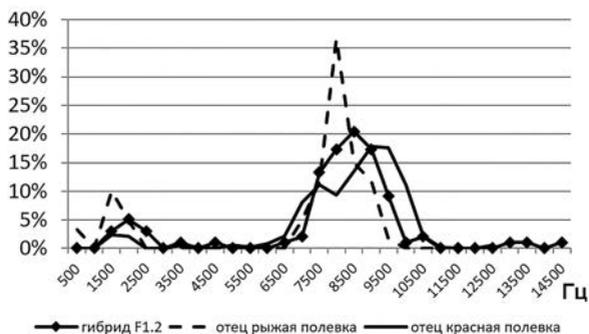
тельских видов. Однако, самки оказались по характеристикам звуковых сигналов ближе к рыжим полевкам, а самцы, наоборот, чуть ближе к красным полевкам. Различия между сигналами гибридов разного происхождения не выражены.

*Дистресс-сигналы гибридов лесных полевков 2-го поколения.* Гибриды 2 поколения (или бэк-кроссеры) представлены у нас потомками рыжих и красных полевков из Томской области 4 вариантами, однако, в неравной степени (табл. 49), так как возвратное скрещивание на вид, который в гибриде 1-го поколения был представлен самкой, затруднено. Дистресс-сигналы бэк-кроссеров не имеют качественных отличий от звуков родительских видов и представляют собой сходные по структуре и большинству измеренных параметров короткие звуки длительностью 0.02–0.06 с ( $n = 700$ ) (рис. 54). Пиковая частота дистресс-сигналов расположена в диапазоне от 5 до 10 кГц и имеет еще небольшой пик от 0.5 до 2.5 кГц.

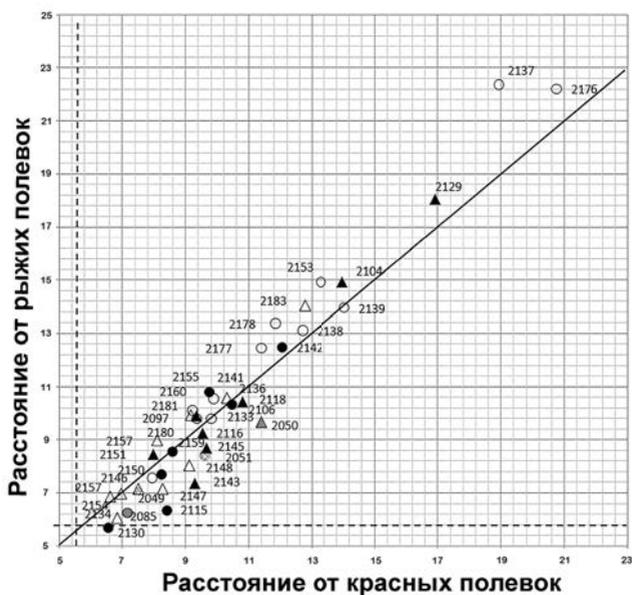
Полигоны распределения пиковой частоты сигналов бэк-кроссеров, полученных от самок F<sub>1,1</sub> (красная самка x рыжий самец), не отличаются друг от друга (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 3.26, p = 0.07$ ). Но пиковая частота сдвинута в более высокочастотную область, по сравнению с таковой сигналов гибрида F<sub>1,1</sub> (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 28.42, p = 0.001$ ) (рис. 57).



**Рис. 57.** Полигон распределения пиковых частот у гибридов F<sub>1,1</sub> (красная самка x рыжий самец) и бек-кроссеров на красных *Myodes rutilus* и рыжих *M. glareolus* полевков. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.



**Рис. 58.** Полигон распределения пиковых частот сигналов гибридов  $F_{1.2}$  (рыжая самка x красный самец) и бек-кроссеров на красных *Myodes rutilus* и рыжих *M. glareolus* полевок. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.



**Рис. 59.** Положение отдельных особей гибридов 2-го поколения в координатах среднего расстояния Махаланобиса от родительских видов по 5 параметрам дистресс-сигналов. Кружки – самки, треугольники – самцы. Гибриды  $F_{2.1}$  (красная самка x рыжий самец x рыжий самец) – черный цвет, гибриды  $F_{2.3}$  (красная самка x рыжий самец x красный самец) – серый цвет, гибриды  $F_{2.2}$  (рыжая самка x красный самец x рыжий самец) – белый цвет, гибриды  $F_{2.4}$  (рыжая самка x красный самец x красный самец) – штриховка. Сплошная линия – биссектрисса, пунктирные линии: среднее значение расстояния Махаланобиса ( $R$ ) между сигналами особей одного вида: для рыжих полевок  $R = 5.63$ , для красных  $R = 6.21$ .

**Таблица 54.** Сравнение длительности дистресс-сигналов самцов и самок гибридов 2-го поколения методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test, N – число особей, n – число сигналов

Формы, число особей	Самец	Самка	Различия между формами
F <sub>2.1</sub> (N = 15)	0.039 ± 0.002 <sup>a</sup> (n = 162)	0.037 ± 0.001 <sup>a</sup> (n = 140)	<b>F<sub>3,773</sub> = 6.74</b> <b>p = 0.001</b>
F <sub>2.2</sub> (N = 3)	0.045 ± 0.002 <sup>ab</sup> (n = 40)	0.047 ± 0.00 <sup>ab</sup> (n = 20)	
F <sub>2.3</sub> (N = 1)		0.037 ± 0.001 <sup>ab</sup> (n = 20)	
F <sub>2.4</sub> (N = 21)	0.049 ± 0.002 <sup>b</sup> (n = 226)	0.045 ± 0.002 <sup>ab</sup> (n = 226)	
Половые различия	F <sub>3,773</sub> = 1.23 p = 0.297		

Полигоны распределения пиковой частоты сигналов бэк-кроссеров, полученных от самок F<sub>1.2</sub> (рыжая самка × красный самец) с самцами разных видов отличаются друг от друга (Kruskal-Wallis ANOVA медианный тест:  $\chi^2 = 27.88$ ,  $p = 0.001$ ) (рис. 58). При этом, если отец бек-кроссеров был красный самец, то пиковая частота сдвигалась в более высокочастотную область (пост-хок анализ по тесту Манн-Уитни  $Z = -2.48$ ,  $p = 0.013$ ). Если отец бек-кроссеров был рыжий самец, то напротив, пиковая частота сдвигалась в более низкочастотную область (пост-хок анализ по тесту Манн-Уитни  $Z = 2.80$ ,  $p = 0.005$ ).

Таким образом, существует закономерность, которая заключается в том, что в сигналах гибридов на формирование пиковой частоты дистресс-сигналов существенное влияние оказывает фактор отцовства. При том, что у гибридов в целом значения пиковой частоты имеют обычно промежуточные значения между родительскими видами, при сравнении этого признака в сигналах гибридов разного происхождения существуют различия, и сдвиг модального значения характеристики сдвигается в сторону значений, характерных для вида-отца. Среди гибридов 2-го поколения исключение составляет гибрид F<sub>2.1</sub> (красная самка × рыжий самец × рыжий самец), у которого пик распределения пиковой частоты сигналов также сдвинут в более высокочастотную область.

Длительность сигналов не различается у гибридов разного происхождения и разного пола. Значения длительности выделяются только у самцов формы F<sub>2.4</sub> (табл. 54). Средние значения квартилей сигналов достоверно различаются между самцами и самками только у гибрида F<sub>2.4</sub> (рыжая самка × красный самец × красный самец) (табл. 55). Квартили сигналов гиб-

**Таблица 55.** Сравнение значений квартиля 50% дистресс-сигналов самцов и самок гибридов 2-го поколения методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test, N – число особей, n – число сигналов

Формы, число особей	Самец	Самка	Различия между формами
F <sub>2,1</sub> (N = 15)	8.1 ± 0.1 <sup>a</sup> (n = 162)	8.0 ± 0.1 <sup>a</sup> (n = 140)	<b>F<sub>3,773</sub> = 16.81</b> <b>p = 0.001</b>
F <sub>22</sub> (N = 3)	7.9 ± 0.2 <sup>a</sup> (n = 40)	7.4 ± 0.3 <sup>a</sup> (n = 20)	
F <sub>2,3</sub> (N = 1)		7.3 ± 0.4 <sup>a</sup> (n = 20)	
F <sub>2,4</sub> (N = 21)	8.3 ± 0.1 <sup>b</sup> (n = 226)	8.8 ± 0.1 <sup>b</sup> (n = 226)	
Половые различия	<b>F<sub>3,773</sub> = 6.69</b> <b>p = 0.001</b>		

**Таблица 56.** Сравнение значений «энтропии» дистресс-сигналов самцов и самок гибридов 2-го поколения методом дисперсионного анализа. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test, N – число особей, n – число сигналов

Формы, число особей	Самец	Самка	Различия между формами
F <sub>2,1</sub> (N = 15)	0.514 ± 0.006 <sup>a</sup> (n = 162)	0.546 ± 0.006 <sup>a</sup> (n = 140)	<b>F<sub>3,773</sub> = 53.38</b> <b>p = 0.001</b>
F <sub>22</sub> (N = 3)	0.689 ± 0.012 <sup>b</sup> (n = 40)	0.719 ± 0.020 <sup>b</sup> (n = 20)	
F <sub>2,3</sub> (N = 1)		0.581 ± 0.024 <sup>ab</sup> (n = 20)	
F <sub>2,4</sub> (N = 21)	0.605 ± 0.008 <sup>ab</sup> (n = 226)	0.514 ± 0.006 <sup>ad</sup> (n = 226)	
Половые различия	<b>F<sub>3,773</sub> = 34.09</b> <b>p = 0.001</b>		

ридов разного происхождения в основном не различаются. Выделяется по этим параметрам сигналов только особи формы F<sub>2,4</sub>. Напротив, значения «энтропии» сигналов разных полов имеют различия у всех форм гибридов, так же как и различия между формами (табл. 56). По совокупности параметров сигналов гибриды отличаются от родительских видов. В поле расстановки Махаланобиса (по 5 параметрам сигналов) все особи гибридов располагаются вдоль биссектрисы, то есть имеют промежуточные характеристики по отношению к родительским видам, и их положение не зависит от происхождения (рис. 59).

## Корреляции наследования морфологических признаков и признаков звуковых сигналов гибридов лесных полевок

Мы проанализировали, как распределяются внешние морфологические признаки у гибридов по отличительным признакам рыжих и красных полевок: длине хвоста, цвету хвоста и окраске туловища. Рыжие полевки имеют длинный тонкий хвост одинаковый у самцов и самок. Хвост обоих полов красных полевок короче, толще и имеет на конце кисточку. Длина хвоста наследуется гибридами промежуточным образом и коррелирует с кровностью (непараметрической критерий Спирмана  $r = 0.88$ ,  $p = 0.001$ ) (табл. 57). С другой стороны, длина хвоста гибридов имеет достоверную отрицательную корреляцию с пиковой частотой сигналов ( $r = -0.186$ ,  $p = 0.001$ ) (рис. 60), с квартилем 25% ( $r = -0.167$ ,  $p = 0.001$ ), 50% ( $r = -0.196$ ,  $p = 0.001$ ), 75% ( $r = -0.158$ ,  $p = 0.001$ ) и положительную со значением «энтропии» ( $r = 0.089$ ,  $p = 0.004$ ).

Таким образом, длина хвоста наследуется скоррелированно с частотными характеристиками звука (табл. 58). Наиболее высокие значения частотных параметров и самый короткий хвост характерны для красной полевки, а у гибридов у тех, у которых хвост короче, частотные характеристики выше.

Верхняя поверхность хвоста рыжих полевок имеет серый цвет, у красных полевок – рыжий. У исследованных гибридов формы  $F_{1.1}$  63.7% зверьков имеют хвост рыжего цвета, а гибриды формы  $F_{1.2}$  – 80% особей имеют хвост рыжего цвета. Кроме того, у гибридов иногда встречается «гибридная» окраска – черный цвет верхней поверхности хвоста (4.5% для  $F_{1.1}$  и 20% для  $F_{1.2}$ ). Среди гибридов 2-го поколения присутствуют все варианты окраски верхней стороны хвоста, однако, 51.1% хвосты серые (характерные для рыжей полевки) и 31.1% – черные, гибридной формы.

Пиковая частота сигналов у зверьков с разным окрасом хвоста достоверно различается (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 34.32$ ,  $p =$

**Таблица 57.** Длина хвоста гибридов разного поколения и разного происхождения

Гибриды	Кровность по рыжей полевке	Самцы		Самки	
		Длина хвоста, см	<i>n</i>	Длина хвоста, см	<i>n</i>
Красная полевка	0	31.9 ± 0.7	7	32.0 ± 1.1	4
$F_{2.3}$	0.25			28.0	1
$F_{2.4}$	0.25	34.8 ± 0.6	8	33.7 ± 0.8	11
$F_{1.1}$	0.5	40.5 ± 0.8	15	41.3 ± 0.9	7
$F_{1.2}$	0.5	40.0 ± 0.9	4	35.0	1
$F_{2.2}$	0.75	41.5 ± 1.5	2	46.0	1
$F_{2.1}$	0.75	44.3 ± 0.6	8	40.7 ± 1.2	7
Рыжая полевка	1	48.7 ± 1.3	6	47.3 ± 1.0	6

**Таблица 58.** Параметры сигналов гибридов с разной длиной хвоста (длинный – 44 мм и больше, короткий – 35 мм и меньше) и их сравнение методом однофакторной ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

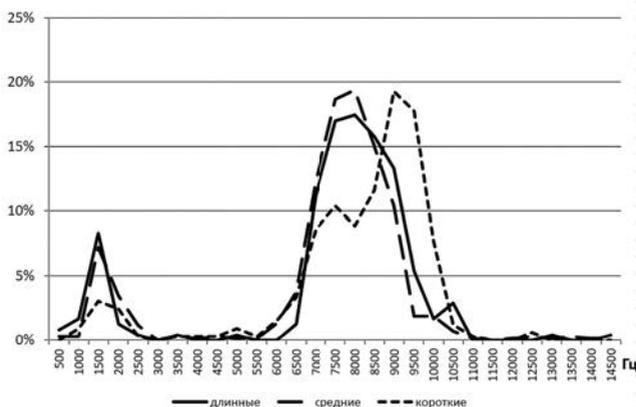
Признак	Длинный ( <i>n</i> = 242)	Средний ( <i>n</i> = 711)	Короткий ( <i>n</i> = 327)	ANOVA
Длительность, с	0.040 ± 0.002 <sup>a</sup>	0.042 ± 0.001 <sup>ab</sup>	0.046 ± 0.002 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1277)</sub> = 4.44,</b> <b>p = 0.012</b>
Квартиль 25%, кГц	6.1 ± 0.1 <sup>a</sup>	5.9 ± 0.1 <sup>a</sup>	6.6 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1277)</sub> = 18.65,</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	7.9 ± 0.1 <sup>a</sup>	7.8 ± 0.1 <sup>a</sup>	8.5 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1277)</sub> = 25.49,</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	10.4 ± 0.1 <sup>a</sup>	10.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	11.0 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1277)</sub> = 20.7,</b> <b>p = 0.001</b>
«Энтропия»	0.563 ± 0.008 <sup>a</sup>	0.637 ± 0.004 <sup>b</sup>	0.573 ± 0.006 <sup>a</sup>	<b>F<sub>(2,1277)</sub> = 57.58,</b> <b>p = 0.001</b>

0.001), причем зверьки с серым хвостом (характерным для рыжей полевки) имеют более высокую частоту, чем зверьки с рыжим хвостом, что имеет обратную тенденцию, чем у родительских видов. Нам, однако, более интересно, что гибридная окраска хвоста сопровождается и промежуточными характеристиками звуков гибридов, как пиковой частотой (рис. 61), так и длительностью, квантилями, «энтропией», что подтверждается данными многофакторного анализа ( $F_{12,2620} = 4.17, p = 0.001$ ) (табл. 59).

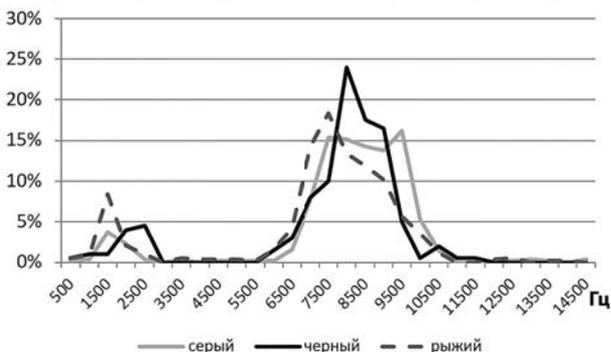
Окрас рыжих полевков оценивался как рыже-серый, красных – как ярко-рыжий. Гибриды формы F<sub>1.1</sub> сохраняли родительскую окраску, а гибриды формы F<sub>1.2</sub> имели темно-рыжую (гибридную) окраску. Бэк-кроссы так же

**Таблица 59.** Параметры сигналов гибридов с разным окрасом верха хвоста и их сравнение методом однофакторной ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Признак	Серый ( <i>n</i> = 533)	Черный ( <i>n</i> = 202)	Рыжий ( <i>n</i> = 585)	ANOVA
Длительность, с	0.046 ± 0.001 <sup>a</sup>	0.039 ± 0.001 <sup>b</sup>	0.042 ± 0.001 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1317)</sub> = 6.57</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	6.4 ± 0.1 <sup>ab</sup>	6.2 ± 0.1 <sup>a</sup>	5.8 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1317)</sub> = 13.88</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	8.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	8.1 ± 0.1 <sup>a</sup>	7.8 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1317)</sub> = 18.29</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	10.8 ± 0.1 <sup>ab</sup>	10.6 ± 0.1 <sup>a</sup>	10.3 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>(2,1317)</sub> = 11.46</b> <b>p = 0.001</b>
«Энтропия»	0.611 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.565 ± 0.008 <sup>b</sup>	0.612 ± 0.005 <sup>a</sup>	<b>F<sub>(2,1317)</sub> = 15.08</b> <b>p = 0.001</b>



**Рис. 60.** Полигон распределения пиковой частоты сигналов полевок гибридов с разной длиной хвоста. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.



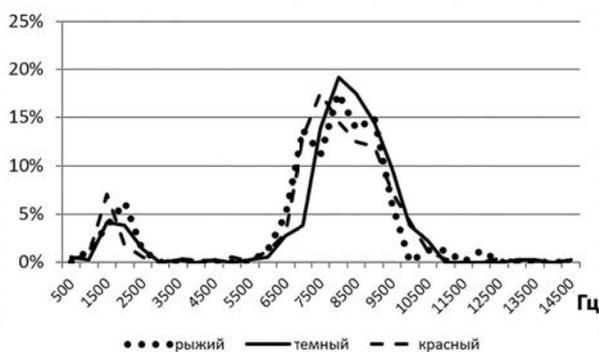
**Рис. 61.** Полигон распределения пиковых частот в сигналах гибридных зверьков с разным окрасом хвоста. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

как и в случае с цветом хвоста имели все варианты окраски тела, однако 55.6% зверьков были ярко-рыжими (характерными для красной полевки) и также 33.3% – темно-рыжие, гибридной окраски.

Окрас туловища оказался связанным только с длительностью сигнала ( $F_{12,2620} = 3.62, p = 0.001$ ) (табл. 60), причем у зверьков, имеющих окрас рыжей полевки длительность сигналов меньше, чем у зверьков, имеющих окрас красной полевки, что соответствует параметрам звуков родительских видов. Зверьки «гибридного окраса» издавали сигналы с промежуточными значениями длительности. Частотные характеристики, в том числе распределение пиковых частот, оказались не связаны с окрасом тела зверьков (рис. 62).

**Таблица 60.** Параметры сигналов гибридов с разным окрасом туловища и их сравнение методом однофакторной ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

Признак	Рыже-серый (n = 80)	Темно-рыжий (n = 363)	Ярко-рыжий (n = 877)	ANOVA
Длительность, с	0.031 ± 0.002 <sup>a</sup>	0.042 ± 0.001 <sup>b</sup>	0.045 ± 0.001 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1317</sub> = 11.59</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	6.0 ± 0.2 <sup>ab</sup>	6.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	6.0 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1317</sub> = 3.27</b> <b>p = 0.038</b>
Квартиль 50%, кГц	8.0 ± 0.2 <sup>ab</sup>	8.3 ± 0.1 <sup>a</sup>	8.0 ± 0.1 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1317</sub> = 5.84</b> <b>p = 0.003</b>
Квартиль 75%, кГц	10.7 ± 0.2	10.6 ± 0.1	10.4 ± 0.1	F <sub>2,1317</sub> = 2.44 p = 0.088
«Энтропия»	0.547 ± 0.009 <sup>a</sup>	0.598 ± 0.006 <sup>b</sup>	0.615 ± 0.004 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,1317</sub> = 13.70</b> <b>p = 0.001</b>



**Рис. 62.** Полигон распределения пиковых частот сигналов гибридных зверьков с разным окрасом тела. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

Таким образом, за редким исключением признаки дистресс-сигналов гибридов рыжих и красных полевков имеют промежуточные значения между признаками сигналов родительских видов. Наследование признаков звуковых сигналов гибридов коррелирует с видоспецифичными морфологическими признаками родительских видов.

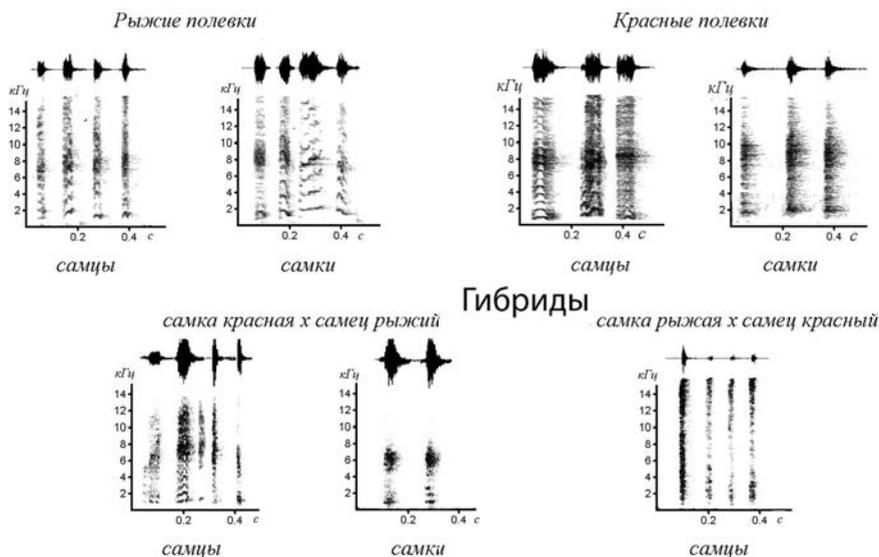
### **Наследование признаков звуковых сигналов гибридов красных и рыжих полевков 1-го поколения с Урала**

Красных и рыжих полевков с Урала у нас было мало (табл. 35). Уральские полевки издавали шумовые сигналы или гармонические, но с шумовой составляющей. Сигналы самцов и самок достоверно различались по ряду

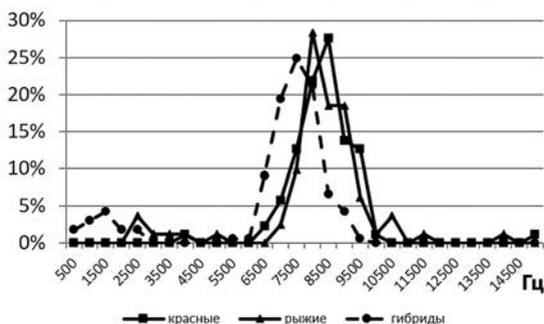
**Таблица 61.** Параметры сигналов самцов и самок рыжей *Myodes glareolus* и красной *M. rutilus* полевков с Урала и их сравнение методом гнездовой ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

	Рыжая полевка (N = 5)		Красная полевка (N = 5)		Гнездовая ANOVA	
	Самец (n = 60)	Самка (n = 22)	Самец (n = 31)	Самка (n = 56)	Видовые различия	Половые различия
Длительность, с	0.037 ± 0.002 <sup>a</sup>	0.054 ± 0.004 <sup>б</sup>	0.069 ± 0.005 <sup>в</sup>	0.051 ± 0.001 <sup>гб</sup>	<b>F<sub>1,165</sub> = 25.8</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>2,165</sub> = 19.8</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	5.7 ± 0.2	5.5 ± 0.3	6.1 ± 0.3	5.5 ± 0.1	F <sub>1,165</sub> = 0.90 p = 0.343	F <sub>2,165</sub> = 2.05 p = 0.132
Квартиль 50%, кГц	7.8 ± 0.1 <sup>аб</sup>	7.4 ± 0.2 <sup>аб</sup>	8.1 ± 0.2 <sup>б</sup>	7.3 ± 0.1 <sup>в</sup>	F <sub>1,165</sub> = 0.46 p = 0.497	<b>F<sub>2,165</sub> = 12.0</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	10.3 ± 0.1 <sup>а</sup>	9.2 ± 0.4 <sup>б</sup>	10.0 ± 0.2 <sup>а</sup>	8.4 ± 0.1 <sup>г</sup>	<b>F<sub>1,165</sub> = 8.85</b> <b>p = 0.003</b>	<b>F<sub>2,165</sub> = 31.4</b> <b>p = 0.001</b>
«Энтропия»	0.710 ± 0.006 <sup>а</sup>	0.651 ± 0.017 <sup>б</sup>	0.693 ± 0.007 <sup>а</sup>	0.622 ± 0.004 <sup>б</sup>	<b>F<sub>1,165</sub> = 8.33</b> <b>p = 0.004</b>	<b>F<sub>2,165</sub> = 35.4</b> <b>p = 0.001</b>

параметров, однако, между видами различия достоверны только по длительности, квартилю 75% и энтропии (рис. 63, табл. 61). Распределение пиковой частоты дистресс-сигналов рыжей и красной полевков с Урала не отличаются (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 0.01$ ,  $p = 0.93$ ). Пиковая час-



**Рис. 63.** Примеры сонограмм и осциллограмм рыжих *Myodes glareolus* и красных *M. rutilus* полевков с Урала и их гибридов.



**Рис. 64.** Полигон распределения средних по сигналу пиковых частот у красных *Myodes rutilus*, рыжих *M. glareolus* полевков с Урала и их гибридов (1-го поколения), по оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

тота дистресс-сигналов гибридов ниже, чем у родительских видов (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 57.12$ ,  $p = 0.001$ ) (рис. 64).

Распределение пиковой частоты сигналов гибридов рыжей и красной полевков с Урала разного происхождения достоверно различается (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 14.79$ ,  $p = 0.001$ ) (рис. 65). В сигналах гибрида F<sub>1.2</sub> (рыжая самка × красный самец) пиковые частоты сдвинуты в более высокую область, то есть вклад самца красной полевки в формирование частотного диапазона криков гибридов выражен сильнее. Сигналы гибридного самца F<sub>1.2</sub> отличались от сигналов гибридов F<sub>1.1</sub> по частотным параметрам (табл. 62). Различия сигналов самцов и самок гибридов F<sub>1.1</sub> проявились лишь в квартили 75% и «энтропии».



**Рис. 65.** Полигоны распределения пиковой частоты гибридов красной *Myodes rutilus* и рыжей *M. glareolus* полевков 1-го поколения разного происхождения с Урала. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

**Таблица 62.** Параметры сигналов гибридов красной *Myodes rutilus* и рыжей *M. glareolus* полевков 1-го поколения с Урала и их сравнение методом гнездовой ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

	F <sub>1,1</sub> (N = 9)		F <sub>1,2</sub> (N = 1)	Гнездовая ANOVA	
	Самец (n = 51)	Самка (n = 94)	Самец (n = 20)	Видовые различия	Половые различия
Длительность, с	0.062 ± 0.005	0.060 ± 0.002	0.053 ± 0.004	F <sub>1,162</sub> = 0.13 p = 0.720	F <sub>1,162</sub> = 1.60 p = 0.208
Квартиль 25%, кГц	4.7 ± 0.3 <sup>a</sup>	4.7 ± 0.2 <sup>a</sup>	6.3 ± 0.2 <sup>б</sup>	<b>F<sub>1,162</sub> = 15.5</b> <b>p = 0.001</b>	F <sub>1,162</sub> = 0.04 p = 0.861
Квартиль 50%, кГц	6.7 ± 0.2 <sup>a</sup>	6.7 ± 0.2 <sup>a</sup>	7.9 ± 0.1 <sup>б</sup>	<b>F<sub>1,162</sub> = 18.3</b> <b>p = 0.001</b>	F <sub>1,162</sub> = 0.04 p = 0.836
Квартиль 75%, кГц	8.0 ± 0.2 <sup>a</sup>	7.5 ± 0.1 <sup>б</sup>	9.5 ± 0.3 <sup>в</sup>	<b>F<sub>1,162</sub> = 42.1</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>1,162</sub> = 5.64</b> <b>p = 0.019</b>
«Энтропия»	0.584 ± 0.002 <sup>a</sup>	0.479 ± 0.007 <sup>б</sup>	0.627 ± 0.018 <sup>a</sup>	<b>F<sub>1,162</sub> = 27.3</b> <b>p = 0.001</b>	<b>F<sub>1,162</sub> = 63.8</b> <b>p = 0.001</b>

В координатах расстояния Махаланобиса от родительских видов все гибриды располагаются ниже биссектрисы, то есть по совокупности параметров ближе к рыжим полевкам. Самцы меньше отличаются от родительских видов (самцы 2002 и 2005 входят в зону изменчивости рыжей полев-



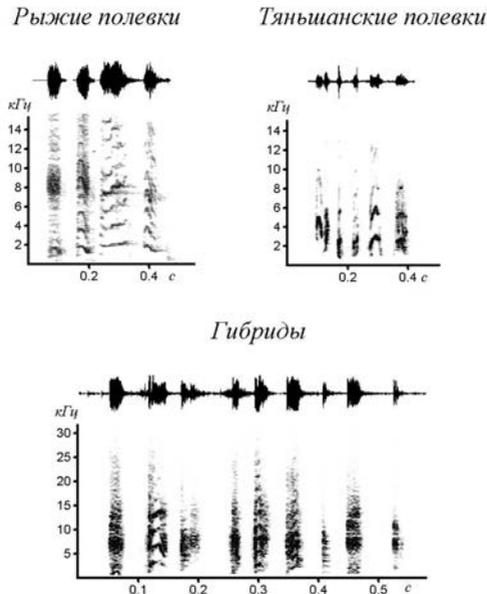
**Рис. 66.** Положение отдельных особей гибридов красной *Myodes rutilus* и рыжей *M. glareolus* полевков 1-го поколения (Урал) в координатах среднего расстояния Махаланобиса от родительских видов по 5 параметрам дистресс-сигналов. Кружки – самки, треугольники – самцы. Гибриды F<sub>1,1</sub> (красная самка × рыжий самец) – черный цвет, гибриды F<sub>1,2</sub> (рыжая самка × красный самец) – белый цвет. Сплошная линия – биссектрисса, пунктирные линии: среднее значение расстояния Махаланобиса (R) между особями одного вида: для рыжих полевков R = 5.84, для красных R = 7.07.

ки), чем самки (рис. 66). Таким образом, сигналы гибридов 1-го поколения между рыжей и красной полевками с Урала отличаются от дистресс-сигналов родительских видов. Здесь мы также можем отметить влияние отцовского вида на формирование пиковых частот у гибридов.

### Наследование признаков звуковых сигналов гибридов рыжей и тяньшанской полевок

Тяньшанская полевка была привезена из Киргизии в 1984 году. После ряда лет виварная популяция тяньшанских полевок пришла в упадок и последнюю самку ссадили с самцом рыжей полевки из Тверской области (подвид *M. glareolus suecicus*) и были получены гибриды. Нам удалось записать несколько самок.

Дистресс-сигналы тяньшанских полевок короче и отличаются от дистресс-сигналов рыжих полевок более высокой основной частотой и меньшим объемом шумовых составляющих, что отражается в меньших значениях «энтропии» (рис. 67, табл. 63). Дистресс-сигналы тяньшанских полевок имеют более низкую пиковую частоту, чем у рыжих полевок (рис. 68). Распределение пиковой частоты дистресс-сигналов гибридов отличается от родительских видов (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 261.88$ ,

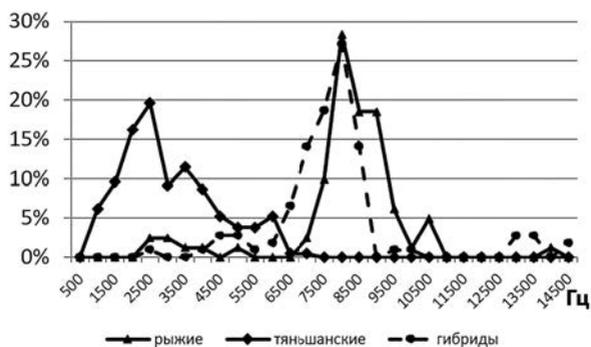


**Рис. 67.** Примеры сонограмм и осциллограмм дистресс-сигналов самок рыжей *Myodes glareolus* и тяньшанской *M. centralis* полевок и их гибридов.

**Таблица 63.** Параметры сигналов самок рыжей *Myodes glareolus* и тьяншанской *M. centralis* полевки и их гибридов 1-го поколения и их сравнение методом однофакторной ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

	Тьяншанская полевка	Гибриды	Рыжая полевка	ANOVA
	<i>n</i> = 118	<i>n</i> = 108	<i>n</i> = 22	
Длительность, с	0.027 ± 0.001 <sup>a</sup>	0.023 ± 0.001 <sup>b</sup>	0.054 ± 0.004 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,245</sub> = 79.28</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	3.0 ± 0.1 <sup>a</sup>	5.5 ± 0.1 <sup>b</sup>	5.5 ± 0.3 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,245</sub> = 233.4</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	4.0 ± 0.1 <sup>a</sup>	7.9 ± 0.1 <sup>b</sup>	7.4 ± 0.2 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,245</sub> = 747.1</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	5.6 ± 0.1 <sup>a</sup>	11.6 ± 0.1 <sup>b</sup>	9.2 ± 0.4 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,245</sub> = 672.0</b> <b>p = 0.001</b>
«Энтропия»	0.520 ± 0.005 <sup>a</sup>	0.586 ± 0.008 <sup>b</sup>	0.651 ± 0.017 <sup>b</sup>	<b>F<sub>2,245</sub> = 48.61</b> <b>p = 0.001</b>

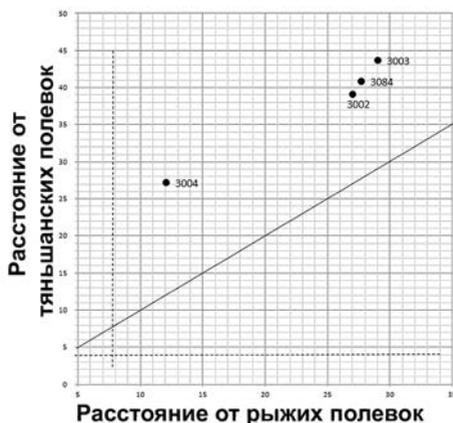
*p* = 0.001), однако оно ближе к таковому рыжих полевки, чем тьяншанских. Ту же тенденцию мы видим и для других частотных характеристик. Однако, длительность звуков гибридов, наоборот, ближе к длительности сигналов тьяншанской полевки, а «энтропия» звуков гибридов имеет промежуточное значение (табл. 63). Таким образом, сигналы гибридов хорошо отличаются от звуков родительских видов. Дискриминантный анализ показывает высокий уровень правильных причислений к своему виду как родительских видов, так и гибридов (табл. 64) по перечисленным выше 5 параметрам – 94.5% правильных причислений, что практически не отлича-



**Рис. 68.** Полигон распределения пиковых частот в сигналах рыжей *Myodes glareolus* и тьяншанской *M. centralis* полевки и их гибридов. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

**Таблица 64.** Причисление дистресс-сигналов рыжей *Myodes glareolus* и тяньшанской *M. centralis* полевок и их гибридов на основе дискриминантного и кроссвалидационного анализа

Вид		Дискриминантный анализ	Кроссвалидационный анализ
	Число звуков	Доля правильного причисления	
Рыжие	82	95.1%	92.7%
Тяньшанские	209	98.1%	98.1%
Гибриды	108	87.0%	93.3%
Всего	399	94.5%	93.0%



**Рис. 69.** Положение отдельных самок гибридов рыжей *Myodes glareolus* и тяньшанской *M. centralis* полевок в координатах среднего расстояния Махаланобиса от родительских форм по 5 параметрам дистресс-сигналов. Сплошная линия – биссектриса, пунктирные линии: среднее значение расстояния Махаланобиса (R) между особями одного вида: для рыжих полевок R = 7.77, для тяньшанских полевок R = 4.11.

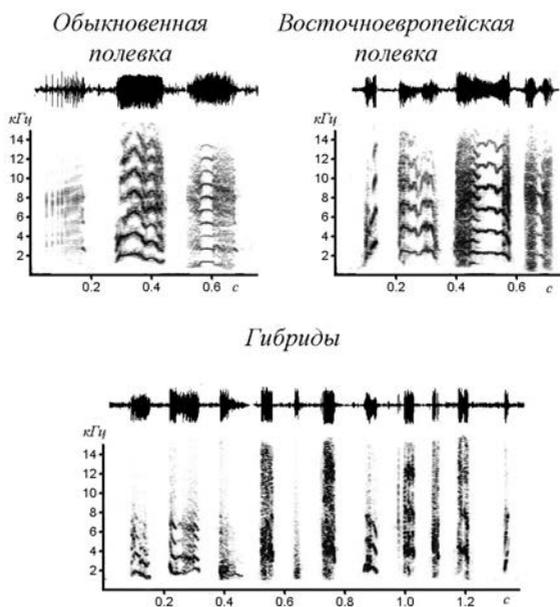
ется от величины, полученной при кроссвалидации – 93.0% ( $\chi^2 = 0.35, p = 0.56$ ), но превышает случайную величину, полученную при рандомизации ( $52.2 \pm 0.4\%$ ,  $n = 100$ ) ( $\chi^2 = 72.04, p = 0.001$ ). Основной вклад в различия между сигналами особей вносят: квартиль 50%, 75%, «энтропия» и длительность.

Расположение особей по совокупности характеристик звуков в осях расстояния Махаланобиса по отношению к родительским видам показывает, что влияние отца (рыжая полевка) сильнее, все особи расположены ближе к рыжей, чем к тяньшанской полевке (рис. 69).

## Наследование признаков звуковых сигналов гибридов обыкновенной и восточноевропейской полевок

Обыкновенная и восточноевропейская полевки являются видами-двойниками (Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996). Звуковые сигналы обыкновенной и восточноевропейской полевки чрезвычайно схожи (Рутовская, 1999, 2001, 2005; Рутовская, Ковальская, 1999; Rutovskaya, 2008) и не имеют качественных признаков, по которым их можно было бы различить. Мы имели записи только двух самцов гибридов обыкновенной и восточноевропейской полевки, отловленных в Московской области. Дистресс-сигналы самцов обыкновенной и восточноевропейской полевки имеют гармонические модулированные продолжительные сигналы, как правило, с выраженным шумовым компонентом (рис. 70). Гибриды 1-го поколения издают дистресс-сигналы короче, спектральные характеристики их расположены в более низкочастотной области, чем у родительских видов (табл. 65).

Звуковые сигналы родительских видов не отличаются по пиковой частоте (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 3.36$ ,  $p = 0.067$ ), в то время как гибриды имеют значительно более низкие пиковые частоты (Kruskal-Wallis ANOVA, медианный тест:  $\chi^2 = 33.0$ ,  $p = 0.001$ ) (рис. 71).



**Рис. 70.** Примеры сонограмм и осциллограмм дистресс-сигналов самцов обыкновенной *Microtus arvalis* и восточноевропейской *M. rossiaemerdionalis* полевки и их гибридов.

**Таблица 65.** Параметры сигналов самцов обыкновенной *Microtus arvalis* и восточноевропейской *M. rossiaemeridionalis* полевков и их гибридов 1-го поколения и их сравнение методом однофакторной ANOVA. Жирным шрифтом выделены достоверные значения. Одинаковыми буквами-индексами обозначены не различающиеся значения в строчке, разными – достоверно различающиеся. Пост-хок анализ – Tukey HSD test

	Обыкновенная полевка (n = 63)	Гибриды (n = 26)	Восточно-европейская полевка (n = 39)	ANOVA
Длительность, с	0.100 ± 0.006 <sup>a</sup>	0.042 ± 0.005 <sup>b</sup>	0.098 ± 0.006 <sup>a</sup>	<b>F<sub>2,392</sub> = 13.32</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	4.5 ± 0.2 <sup>a</sup>	3.3 ± 0.3 <sup>b</sup>	4.5 ± 0.2 <sup>a</sup>	<b>F<sub>2,392</sub> = 5.95</b> <b>p = 0.003</b>
Квартиль 50%, кГц	7.2 ± 0.2 <sup>a</sup>	5.2 ± 0.4 <sup>b</sup>	6.7 ± 0.2 <sup>a</sup>	<b>F<sub>2,392</sub> = 6.97</b> <b>p = 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	9.3 ± 0.2	8.6 ± 0.7	8.8 ± 0.2	F <sub>2,392</sub> = 1.35 p = 0.260
«Энтропия»	0.682 ± 0.008 <sup>a</sup>	0.551 ± 0.020 <sup>b</sup>	0.682 ± 0.008 <sup>a</sup>	<b>F<sub>2,392</sub> = 21.43</b> <b>p = 0.001</b>

Отсутствие явно выраженных отличий между параметрами сигналов родительских видов отражается и в том, что при дискриминантном анализе по 5 параметрам, сигналы восточноевропейской полевки причисляются, в основном, к обыкновенной, в то время как звуки гибридов легко отличаются от родительских видов (табл. 66). Среднее значение правильных причислений практически не отличалось от величины, полученной при кросс-валидации ( $\chi^2 = 1.20$ ,  $p > 0.05$ ), но превышал случайную величину, полученную при рандомизации ( $44.6 \pm 0.9\%$ ,  $n = 100$ ) ( $\chi^2 = 21.8$ ,  $p = 0.001$ ).



**Рис. 71.** Полигон распределения пиковых частот в сигналах самцов обыкновенной *Microtus arvalis* и восточноевропейской *M. rossiaemeridionalis* полевков и их гибридов. По оси абсцисс – пиковая частота, Гц.

**Таблица 66.** Причисление дистресс-сигналов обыкновенной *Microtus arvalis* и восточноевропейской *M. rossiaemeridionalis* полевков и их гибридов на основе дискриминантного и кроссвалидационного анализа

Вид полевков	Число звуков	Причисление к своему виду			Дискриминантный анализ	Кроссвалидационный анализ
		(1)	(2)	(3)		
Обыкновенная (1)	63	53	5	5	78.1%	83.9%
Восточно-европейская (2)	39	31	6	2	35.0%	10.5%
Гибриды (3)	26	2	1	23	92.9%	91.7%
Всего	128	86	12	30	68.2%	62.9%

Основной вклад в различия между сигналами особей вносят: квартиль 50%, 75% и «энтропия».

Поскольку дистресс-сигналы родительских видов очень схожи, то мы не можем говорить, какой родительский вид вносит наибольший вклад, можем только констатировать, что сигналы гибридов отличаются.

Таким образом, дистресс-сигналы полевков и их гибридов не имеют качественных признаков, по которым можно было бы их различать, как это можно сделать по предупреждающему об опасности сигналу байбаков и серых сурков в зоне их вторичного контакта (Никольский и др., 1982). Более того, минимальные и максимальные значения характеристик сигналов у разных видов перекрываются, так как дистресс-сигнал имеет широкую изменчивость в зависимости от эмоционального состояния особей. Однако модальные значения параметров сигналов гибридов во многих случаях различаются в зависимости от происхождения, и могут коррелировать с наследованием некоторых характерных для видов морфологических признаков. У гибридов 1-го поколения разного происхождения распределения пиковой частоты писков достоверно отличаются, и модальные значения пиковой частоты сигнала ближе значению пиковой частоты вида, представленного отцом. Наследование частотных характеристик гибридами 2-го поколения не имеет четко выраженной закономерности. Интересно, что у гибридов F<sub>2.4</sub> (возвратное скрещивание на красную полевку) частотные характеристики сигналов имеют наиболее высокие значения, выше таковых всех гибридов и родительских видов, что вероятно можно отнести к влиянию генотипа красной полевки, выступающей здесь опять в роли отца. Таким образом, в наследование частотных характеристик дистресс-сигнала существенное значение вносит генотип отца.

Длительность сигнала, вероятно, наследуется промежуточно и коррелирует с кровностью у гибридов рыжей и красной полевков. Однако, у гиб-

ридов, полученных от других видов (тяньшанской и рыжей полевок, обыкновенной и восточноевропейской полевок), сигналы достоверно короче, чем у родительских видов.

Отсутствие закономерностей при анализе наследования признаков сигналов у гибридов, возможно, происходит в результате того, гибридные особи имеют по ряду признаков не только промежуточное наследование, но и расщепление признаков. Мы обнаружили статистическую корреляцию между некоторыми характеристиками сигнала и морфологическими признаками зверьков. Наши результаты в большинстве случаев подтверждают скоррелированность наследования признаков звукового сигнала и морфологических признаков. Во всех случаях промежуточного наследования морфологических признаков обычно проявляется и промежуточное наследование параметров сигналов.

## ГЛАВА 7. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЗВУКОВОЙ КОММУНИКАЦИИ ПОЛЕВОК

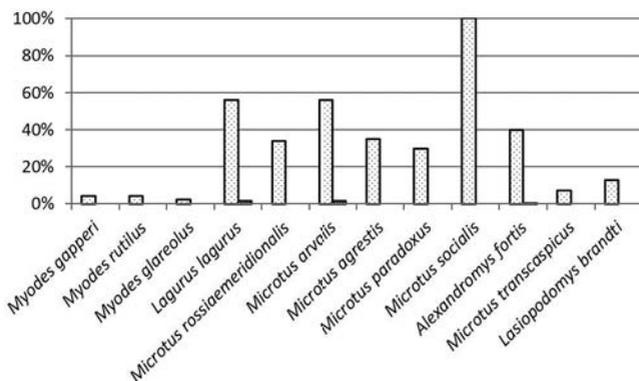
Как было описано выше полевки подсемейства Arvicolinae активно пользуются звуковой коммуникацией, однако разные виды и роды имеют различные вокальные репертуары, как по числу звуковых сигналов, так и по их звуковым параметрам. Схожее строение тела определяет достаточно близкий репертуар двигательных реакций и элементов социальных взаимодействий (Johst, 1967). Однако широкое распространение повсеместно в северном полушарии в пределах Голарктики (Громов, Поляков, 1977) определяет большое разнообразие условий обитания, и как следствие большое разнообразие пространственного распределения и социальной структуры популяций (Громов, 2008). Группа считается молодой, поэтому она представлена популяциями, имеющими разные уровни филогенетических связей: подвидовые, видовые, родовые. Это позволяет нам при сравнении вокальных репертуаров полевок оценить роль различных факторов на формирование акустической коммуникации этой группы в эволюционном процессе.

Н. Тинберген предположил, что коммуникации возникли из неспецифического поведения (Tinbergen, 1952). Таким неспецифическим акустическим сигналом можно считать дистресс-сигнал (писки) полевок. Как мы уже пытались показать, этот сигнал является отражением уровня возбуждения зверька преимущественно в ситуации отрицательного эмоционального состояния: боли, страха, фрустрации (Рутовская, 1990а). Этот сигнал мы регистрируем у всех исследованных видов, причем для некоторых видов он является единственным голосовым сигналом в звуковом диапазоне, например, у лесных полевок. К тому же у лесных полевок мы регистрируем практически полное отсутствие видимой реакции на сигнал особей партнеров и других особей в пределах его слышимости (Рутовская, 1990а). Это позволило нам предположить, что функция дистресс-сигнала в первую очередь – отражение уровня возбуждения и регуляция чрезмерного возбуждения структур центральной нервной системы путем перевода избытка возбуждения в звуковые сигналы (Гримак, 1987). Ситуации, в которых издаются дистресс-сигналы можно также выстроить в ряд по

уровню напряженности взаимодействий от нейтрально-дружелюбных до жесткой агрессии, и этому тренду можно сопоставить изменения характеристик сигнала в континуальном ряду: от низкоамплитудных дистресс-сигналов до высокоамплитудных. При этом для элементов мягкой агрессии могут встречаться и те, и другие, в одном ряду (Рутовская, 2015).

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

Сравнивая акустическую активность при разных типах взаимодействий у видов, из которых мы формировали экспериментальные группы, надо отметить, что при половых взаимодействиях, а именно при садках, у ряда видов акустическая активность значительно выше, чем у других (рис. 72). При садках, как мы уже упоминали выше, дистресс-сигналы (чаще низкоамплитудные) издает, как правило, самка не готовая к спариванию. Таким образом, рисунок 72 можно интерпретировать таким образом, что для достижения успеха в спаривании некоторым видам требуется больше усилий для координации поведения самца и самки, а в некоторых случаях дистресс-сигналы начинает издавать и самец при ситуации фрустрации. Неодинаковую акустическую активность в этих ситуациях можно объяснить раз-



**Рис. 72.** Акустическая активность (дистресс-сигналы) при спариваниях у самок (светлый столбик) и самцов (черный столбик) разных видов.

личием в социальных структурах популяций видов и в их системах спаривания. При промискуитетном характере размножения для успешного спаривания, по-видимому, не требуется дополнительная стимуляция, кроме запаховой. Поэтому у ряда видов лесных полевок, популяции которых составляют агрегации особей (участки самок практически не перекрываются, а самцы используют общую территорию с установлением иерархической структуры (Громов, 2008)), мы не находим других звуковых сигналов, кроме общего для всех видов изменчивого дистресс-сигнала. Похожий тип спаривания у закаспийской полевки, которые живут большими семьями, включающими как несколько половозрелых самцов, так и самок, и не образующих отдельных пар. Напротив, пашенная полевка – вид территориальный и для успешного размножения необходимо преодолеть территориальную агрессию самки. Для полевок, имеющих семейно-групповую структуру популяций, видимо, возникает необходимость дополнительной стимуляции для успешного размножения. Появление и становление такого сигнала (пения самцов) мы находим почти у всех видов серых полевок. Он формируется из низкоамплитудной части континуального ряда дистресс-сигнала, который чаще всего издается зверьками при дружелюбных взаимодействиях или мягкой агрессии.

Пение мы выделяем по структурным характеристикам от низкоамплитудного диапазона континуального ряда дистресс-сигналов. В первую очередь звуки пения организованы в ритмические последовательности. По своим физическим характеристикам пение имеет большее сходство с низкоамплитудными сигналами (то есть с частью континуального ряда, соотношенного с минимальным эмоциональным напряжением). Для некоторых видов при анализе пения и низкоамплитудных сигналов иногда трудно провести границу между ними. Кладограмма разных сигналов на примере дальневосточной полевки из Монголии показывает, что низкоамплитудные сигналы и пение имеют большее сходство между собой, чем с высокоамплитудными дистресс-сигналами (Зоренко, Рутовская, 2006) (рис. 73).

Изменчивость параметров пения, как правило, меньше, чем низкоамплитудных дистресс-сигналов, что выражается в достоверно меньшем коэффициенте вариации (табл. 67). Надо отметить, что меньшая изменчивость пения по сравнению с низкоамплитудными сигналами характерна, в основном, для видов, образующих плотные поселения – колонии, или ведущие семейно-групповой образ жизни, т. е. для социальных видов. Эти сравнения дают основу для предположения, что пение является производной низкоамплитудных дистресс-сигналов, сопровождающих дружелюбные и половые взаимодействия. Процесс формирования коммуникативного сигнала пение сопровождается уменьшением его изменчивости по сравнению с



**Рис. 73.** Кладограмма разных сигналов дальневосточной полевки *Alexandromys fortis michnoi* из Монголии. Цифры обозначают значение расстояния  $t$ , рассчитанное по 5 параметрам звуков.

низкоамплитудными дистресс-сигналами (табл. 67) и появлением ритмической организации – пение чаще всего издается сериями.

Увеличение социальности и сдвиг суточной активности к светлому времени дня дает предпосылку для появления предупреждающей об опасности сигнализации (Shelley, Blumstein, 2005). И действительно у некоторых видов, обитающих на открытых пространствах и создающих плотные по-

**Таблица 67.** Среднее значение коэффициентов вариации по 5 параметрам (длительности, пиковой частоте, «энтропии», основной частоте и глубине модуляции) пения и низкоамплитудных дистресс-сигналов ряда видов подсемейства Arvicolinae и вероятность их различия по тесту хи-квадрат

	Пение	Низкоамплитудный сигнал	$\chi^2$	$P$
<i>Microtus agrestis</i>	31.6%	32.9%	0.08	0.782
<i>Microtus arvalis obscurus</i>	34.0%	23.7%	<b>5.87</b>	<b>0.015</b>
<i>Microtus arvalis arvalis</i>	26.1%	27.7%	0.13	0.721
<i>Microtus. rossiaemeridionalis</i>	29.9%	32.3%	0.26	0.608
<i>Microtus socialis</i>	31.9%	48.0%	<b>10.38</b>	<b>0.001</b>
<i>Microtus. paradoxus</i>	37.0%	40.4%	0.48	0.488
<i>Microtus transcaspicus</i>	33.4%	33.0%	0.01	0.932
<i>Alexandromys oeconomus</i>	33.7%	33.3%	0.01	0.932
<i>Alexandromys limnophilus</i>	24.8%	23.8%	0.055	0.814
<i>Alexandromys middendorffii</i>	15.5%	24.1%	<b>4.043</b>	<b>0.044</b>
<i>Alexandromys fortis michnoi</i>	30.7%	43.1%	<b>6.27</b>	<b>0.012</b>
<i>Alexandromys fortis pelliceus</i>	24.8%	50.8%	<b>26.52</b>	<b>0.001</b>
<i>Lasiopodomys gregalis gregalis</i>	26.6%	37.0%	<b>4.64</b>	<b>0.031</b>
<i>Lasiopodomys g. castaneus</i>	26.8%	40.4%	<b>7.68</b>	<b>0.006</b>
<i>Lasiopodomys brandti</i>	28.6%	39.7%	<b>5.15</b>	<b>0.023</b>
<i>Lasiopodomys mandarinus</i>	24.0%	36.4%	<b>5.87</b>	<b>0.015</b>

**Таблица 68.** Сравнение параметров высокоамплитудного дистресс-сигнала и предупреждающего об опасности сигнала у полевки Брандта *Lasiopodomys brandti*

	Высокоамплитудный дистресс-сигнал	Предупреждающий об опасности сигнал	Сравнение по тесту Стьюдента
<i>n</i>	98	298	
Длительность, с	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.01	<b><i>t</i> = 2.12, <i>p</i> &lt; 0.05</b>
Пиковая частота, кГц	4.4 ± 0.3	10.2 ± 0.1	<b><i>t</i> = 18.34, <i>p</i> &lt; 0.001</b>
Квартиль 25%, кГц	3.4 ± 0.2	9.7 ± 0.1	<b><i>t</i> = 28.17, <i>p</i> &lt; 0.001</b>
Квартиль 50%, кГц	4.6 ± 0.2	10.1 ± 0.1	<b><i>t</i> = 24.60, <i>p</i> &lt; 0.001</b>
Квартиль 75%, кГц	6.1 ± 0.3	10.6 ± 0.1	<b><i>t</i> = 14.23, <i>p</i> &lt; 0.001</b>
«Энтропия»	0.44 ± 0.01	0.52 ± 0.01	<b><i>t</i> = 5.65, <i>p</i> &lt; 0.001</b>
Глубина модуляции, кГц	2.3 ± 0.2	5.3 ± 0.1	<b><i>t</i> = 13.41, <i>p</i> &lt; 0.001</b>

селения, появляется предупреждающий об опасности сигнал (полевка Брандта, узкочерепная полевка, возможно, полевка Хартинга). По сравнению характеристик сигнала и комплекса поведения, в который он включается, с аналогичным поведением других грызунов открытых пространств (например, наземным беличьим), можно говорить о том, что это относительно молодое в эволюционном плане приобретение (Никольский, 1992). Предупреждающий об опасности сигнал происходит, видимо, из дистресс-сигналов, относящихся к высокоамплитудной части континуума.

Формирование предупреждающего об опасности сигнала можно представить, как результат типологической преемственности: высокоамплитудные сигналы полевок при испуге, как результат высокого уровня возбуждения при появлении опасности (хищника), закрепляются в качестве предупреждающего об опасности сигнала. Новый сигнал в эволюции получает строгую ситуативную привязанность, меняется его функциональное значение и появляются отличия в параметрах от исходного звука. Например, у полевки Брандта предупреждающий об опасности сигнал более короткий и имеет более высокие значения частотных параметров и глубину модуляции по сравнению с высокоамплитудными сигналами (табл. 68).

Кладограмма разных типов звуков на примере узкочерепной полевки показывает, что высокоамплитудные сигналы более сходны с предупреждающим об опасности сигналом, чем с низкоамплитудными звуками (рис. 74). Как и в случае с формированием пения как коммуникативного сигнала, образование предупреждающего об опасности сигнала сопровождается уменьшением его изменчивости (табл. 69), и полевки издают сигнал сериями.

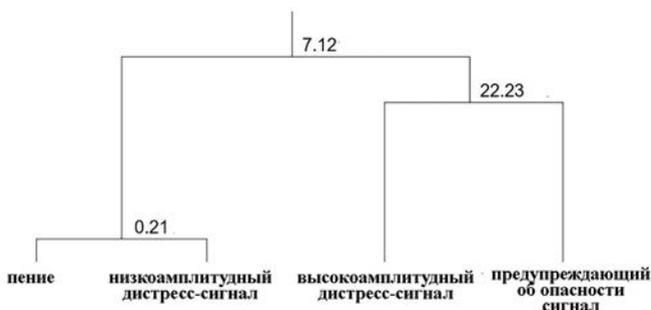
Для предупреждающего об опасности сигнала сусликов разных видов существует аналогичное представление о происхождении его из агонисти-

**Таблица 69.** Среднее значение коэффициентов вариации по 5 параметрам (длительности, пиковой частоте, «энтропии», основной частоте и глубине модуляции) разных типов сигналов у полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* и узкочерепной полевки *Lasiopodomys gregalis castaneus* и вероятность их различия по хи-квадрат тесту

	Дистресс-сигнал	Предупреждающий об опасности сигнал	$\chi^2$	<i>p</i>
<i>L. gregalis castaneus</i>	42.4%	24.6%	<b>17.08</b>	<b>0.001</b>
<i>L. brandti</i>	45.4%	24.1%	<b>24.80</b>	<b>0.001</b>

ческой вокализации. А.А. Никольский (1984) предположил, 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.

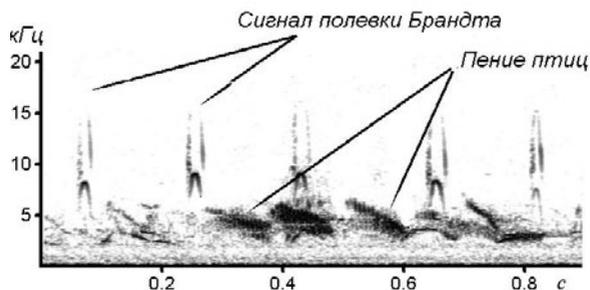
Привязка сигналов к конкретной ситуации, появление коммуникативной значимости предполагает возможность появления направленного отбора, увеличивающего, во-первых, однозначность восприятия его реципиентом и, во-вторых, увеличения помехозащищенности сигнала. Первое приводит к уменьшению изменчивости характеристик сигналов и увеличению их повторяемости. Однако если у всех видов полевок предупреждающий об опасности сигнал имеет меньшую изменчивость по сравнению с дистресс-сигналами, что вполне логично – неоднозначность восприятия



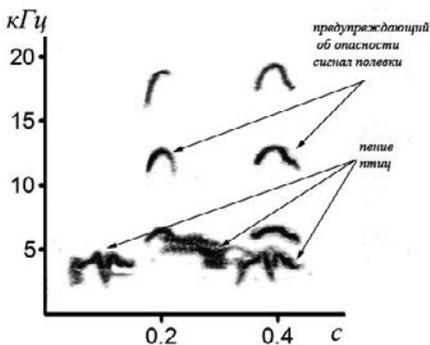
**Рис. 74.** Кладограмма разных сигналов узкочерепной полевки *Lasiopodomys gregalis*. Цифры обозначают значение расстояния *t*, рассчитанное по 5 параметрам звуков.

может стоить жизни, то уменьшение изменчивости параметров пения, мы отмечаем только для тех видов, у которых пение становится неотъемлемой частью полового поведения. Второе, повышение помехозащищенности сигнала, может приводить к изменению параметров звуков, например, к сдвигу спектральных характеристик в диапазон частот, который имеет наиболее оптимальные характеристики для распространения в конкретных условиях, например, в условиях норы у китайской полевки. Этим же можно объяснить и различия в степени изменения предупреждающего об опасности сигнала по сравнению с высокоамплитудными дистресс-сигналами полевки Брандта и узкочерепной полевки. Пиковая частота предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта увеличена по сравнению с «первично-оптимальной частотой» высокоамплитудных сигналов более чем в 2 раза (табл. 68). При низкой относительной влажности воздуха, которая обычна в пустынных и полупустынных областях, где обитает полевка Брандта, происходит значительное затухание высоких частот (Ingard, 1953), то есть для дистантного сигнала повышение частоты не выгодно. Повышение пиковой частоты предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта можно объяснить давлением отбора на характеристики звука в местности, где в дневное время высок шум в диапазоне от 2 до 7 кГц, создаваемый пением птиц (рис. 75). То есть, как раз оптимальный для голосового тракта полевки Брандта диапазон частот оказывается занят. Увеличение пиковой частоты повышает помехозащищенность сигнала за счет того, что он выводится за пределы спектра маскирующего шума, в результате чего его легче обнаружить (Рутовская, 2012).

Сдвиг спектральных характеристик одного из сигналов вокального репертуара вида под действием направленного отбора, по-видимому, может приводить к сдвигу спектральных характеристик и других сигналов в том же направлении, что мы отметили для дистресс-сигналов у китайской по-



**Рис. 75.** Сонограмма фрагмента записи предупреждающего об опасности сигнала полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* и пения птиц.



**Рис. 76.** Сонограмма фрагмента записи предупреждающего об опасности сигнала узкочерепной полевки *Lasiopodomys gregalis* и пение птиц в Монголии.

физической возможности голосового аппарата вида требуется морфологическое и физиологическое изменение этого аппарата, а следствием такого изменения будет сдвиг характеристик и всех остальных сигналов репертуара вида.

У узкочерепной полевки пиковая частота предупреждающего об опасности сигнала не увеличена, по сравнению с параметрами дистресс-сигнала, поскольку она исходно высокая ( $6.0 \pm 0.1$  кГц,  $n = 443$ ) и пиковая частота предупреждающих об опасности сигналов ( $7.5 \pm 0.1$  кГц,  $n = 894$ ) узкочерепной полевки оказываются исходно выше зашумленного диапазона частот (рис. 76).

А.А. Никольский (1992) считает, что предупреждающий об опасности сигнал является частью специализированного поведения, составляющего целый морфобиологический комплекс у наземных беличьих открытых пространств. Он включает, прежде всего, высоко расположенные глаза, вставание столбиком, вытягивание вертикально, высоко поднимаясь на пальцах задних ног. Полевки и песчанки обладают подобным морфобиологическим комплексом, однако менее выраженным: они «горбятся», их поза не так высока, а глаза поставлены ниже, чем у сусликов. Еще ниже по этому ряду специализации располагается узкочерепная полевка. У нее не так выражена дневная активность, она не так часто встает столбиком, чаще только привстает, отрывая одну из передних лап. И в отличие от других видов этот сигнал редко издается сериями (Никольский, 1992).

Возникновение тревожной вокализации у грызунов Е. Шелли и Д. Блумштейн (Shelley, Blumstein, 2005) связывают в первую очередь с формиро-

левки. Пение китайской полевки в условиях подземного образа жизни получает большое коммуникативное значение для координации поведения. Однако в норах с наименьшими потерями распространяются звуки с низкой частотой, что, видимо, определило и формирование вокализации на более низких частотах этого вида, чем первично-оптимальная. Такую взаимосвязь характеристик разных сигналов одного вокального репертуара можно видимо объяснить тем, что для существенного сдвига характеристик хотя бы одного сигнала за пределы

ванием дневного образа жизни, при котором основное значение играет возможность зрительного обнаружения хищника и, во вторую очередь, с усилением социальности вида. Такого же мнения придерживается А.В. Чабовский (2006). Некоторые авторы связывают тревожную вокализацию не столько с необходимостью предупредить сородичей, сколько исходно с информированием хищника о своем состоянии и готовности к отпору (Blumstein, 1999; Cresswell, 1994; Fitzgibbon, Fanshawe, 1988; Hasson, 1991). Есть гипотеза о возникновении тревожной вокализации в связи с необходимостью предупреждения неопытных детенышей, хотя она подвергается критике, поскольку у грызунов забота о потомстве слабо развита, особенно у самцов (Dunford, 1977; Sherman, 1977; Blumstein et al., 1997). А наличие тревожной вокализации у одиночно живущих бурундуков *Tamias striatus* (Burke da Silva et al., 1994) говорит против гипотезы о ее формировании под действием заботы о ближнем.

Из разных областей континуального ряда неспециализированных изменчивых звуковых сигналов могут формироваться новые сигналы (пение как элемент ухаживания и дружелюбного поведения и предупреждающий об опасности сигнал) в результате возникновения необходимости в появлении нового функционального и коммуникативного значения исходных звуковых реакций. Формирование новых коммуникативных звуковых сигналов сопровождается уменьшением изменчивости их характеристик, по сравнению с исходными звуками. Фактором, определяющим расширение вокального репертуара у разных видов полевок, может быть характер социальной структуры вида, и сдвиг суточной активности к светлому времени дня. Появление коммуникативного значения сигналов предполагает необходимость их адекватного восприятия реципиентом, а, следовательно, сигналы могут подвергаться направленному отбору для повышения помехозащитности.

Однако, мы имеем ряд видов высоко социальных, у которых акустический репертуар в звуковом диапазоне включает всего лишь один дистресс-сигнал. К ним относятся лесные полевки, пеструшки и афганские полевки. Лесные полевки ведут одиночно-групповой образ жизни, при котором территория используется несколькими особями, между которыми устанавливается иерархическая система подчинения на основе агрессивных взаимодействий (Галанина, 1990; Чистова, 2002). В такой ситуации звуковая коммуникация не играет, видимо, существенной роли в поддержании социальной структуры популяции. В отличие от лесных полевок, степная пеструшка образует большие колонии, основной структурной единицей которых являются моногамные семейные группировки с несколькими поколениями выводков, занимающие отдельную нору с прилегающим

участком (Крыльцов, 1955; Шевченко, 1965). Отсутствие других типов звуковых сигналов, кроме дистресс-сигналов, характерно и для желтой пеструшки (Рутовская, 2015), живущей, вероятно, моногамными парами (Тупикин, Ильченко, 2012). Это дает основания предположить, что акустическая коммуникация у пеструшек развивалась в филогенезе независимо от других родов подсемейства. Род *Lagurus* вместе с родом *Eolagurus* (желтой пеструшкой и пеструшкой Пржевальского *Eolagurus przewalskii*) и родом *Lemmyscus* (американские пеструшки) отделились от трибы Arvicolini в раннем плиоцене (Абрамсон и др., 2009а).

Степные пеструшки широко используют дистресс-сигнал в социальной жизни, сопровождая до 50% агрессивных, нейтральных и дружелюбных контактов, причем низкоамплитудные звуки преобладали при дружелюбных типах взаимодействий, а высокоинтенсивные при жесткой агрессии (Рутовская, 2017). Надо отметить, что у пеструшек очень высокий показатель акустической активности по сравнению с другими видами, для которых мы формировали экспериментальные группы и у которых в среднем этот показатель составлял 25.5%. Напротив, развитие акустической коммуникации у пеструшек пошло, по-видимому, по другому пути: усиление эмоциональной составляющей акустической коммуникации без увеличения числа дискретных сигналов. Таким образом, вокальный репертуар степных пеструшек беден, но имеет широкую изменчивость и активно используется особями в социальном поведении, отражая эмоциональное состояние зверьков, что, возможно, играет свою значительную роль в формировании и поддержании социальных отношений в популяции.

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

сколько ниже вероятность пения у узкочерепной полевки (50–65%). Таким образом, паттерн пения активно эволюционировал в тех линиях развития видов полевок, у которых отмечена многотолчковая модель спаривания. Исключения составляют самцы видов из родов *Blanfordimys* и *Neodon*, у которых пение не отмечено (Зоренко, 2013).

Видовая специфика признаков звуковых сигналов при отсутствии направленного отбора определяется, видимо, в большей степени экологическими факторами опосредованно через морфологию вида, например, общего размера тела полевок, и условиями обитания вида в разных типах биотопов. Механизмы этой зависимости пока, однако, непонятны, и требуют дальнейших исследований, в том числе, морфологии голосового аппарата полевок и особенностей его функционирования в разных условиях.

В целом, эволюция формирования вокальных репертуаров безусловно связана с филогенией видов и могла пойти двумя путями: первый – увеличение числа специализированных коммуникативных сигналов, связанных с конкретными ситуациями, второй – усиление эмоциональной составляющей неспециализированного сигнала.

### **Благодарности**

Представленная работа не могла бы состояться без помощи и поддержки многих людей. Прежде всего, это сотрудники, которые делились со мной животными и разрешали работать на базе своих вивариев: Ю.М. Ковальская, д.б.н. Т.А. Зоренко, к.б.н. О.В. Осипова, к.б.н. А.В. Сморгачева, д.б.н. С.В. Найденко, а также безвременно ушедшие от нас М.А. Сербенюк, Т.М. Галанина, Г.Н. Тихонова. Я благодарю д.б.н., проф. А.А. Никольского за предоставление мне коллекционных записей некоторых видов полевок.

## Литература

- Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Банникова А.А., Тесаков А.С., 2009а. Этапы радиации в филогении полевок (Arvicolinae, Rodentia): данные по ядерным генам // Докл. АН. Т. 428. № 5. С. 713–717.
- Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Тесаков А.С., Банникова А.А., 2009б. Надвидовые родственные связи в подсемействе полевоцких (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia): неожиданный результат анализа ядерных генов // Молекулярная биология. Т. 43. № 5. С. 897–909.
- Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Костыгов А.Ю., 2009в. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интродукции мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*Cl. rutilus*) // Генетика. Т. 45. № 5. С. 610–623.
- Абрамсон Н.И., Голенцев Ф.Н., Костыгов А.Ю., Тесаков А.С., 2011. Таксономическая интерпретация молекулярно-генетической кладограммы полевок трибы Microtini (Arvicolinae, Rodentia), построенной по ядерным генам // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX съезд Териологического общества). 1–4 февраля 2011 г., Москва. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 7.
- Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И., 1974. Эхолокация в природе. Л.: Наука, Изд. 2-е. 512 с.
- Башенина Н.В. (ред.), 1981. Европейская рыжая полевка М.: Наука. 351 с.
- Бородин А.В., Давыдова Ю.А., Бердюгин К.И., Киняшев И.А., Фоминых М.А., 2010. Природный гибрид красной (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) и рыжей (*M. glareolus* Schreber, 1780) полевок на среднем Урале: морфология и экологическая детерминированность // Мат. Конференции “Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация” 12–17 мая 2010. Петергоф. С. 19.
- Бородин П.М., Башева Е.А., Голенцев Ф.Н., 2012. Взлет и падение У-хромосомы // Природа. №. 1 С. 45–50.
- Бурлак С.А., 2011. Происхождение языка: Факты, исследования, гипотезы. М.: Corpus. 462 с.
- Володин И.А., Гольцман М.Е., 2000 Звуковая активность при агонистических взаимодействиях у больших и светлых песчанок // ДАН. Т. 371. № 4. С. 553–555.
- Володин И.А., Гольцман М.Е., Борисова Н.Г., 1994. Ситуативные изменения звуков больших песчанок (*Rhombotus opimus* Licht.) при оборонительном поведении // ДАН. Т. 334. № 4. С. 529–532.
- Володин И.А., Володина Е.В., Гоголева С.С., Доронина Л.О., 2009. Индикаторы эмоционального возбуждения в звуках млекопитающих и человека // Ж. общей биол. Т. 70. № 3. С. 210–224.
- Володина Е.В., Володин И.А., 2001. Вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих // Успехи соврем. биологии. Т. 121. № 2. С. 180–189.
- Галанина Т.М., 1990. Социальные отношения рыжих полевок в экспериментальных группах. Дисс. ... к.б.н. Москва. 283 с.
- Гольцман М.Е., 1983. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Сб.: Итоги науки и техники. серия зоология позвоночных. Т. 12. Проблемы этиологии наземных позвоночных. М. С. 71–150.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М., 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombotus opimus*) // В кн.: Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 5–69.
- Гримак Л.П., 1987. Резервы человеческой психики. М.: Политиздат. 285 с.
- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов // М.: Т-во науч. изд. КМК. 581 с.
- Громов В.С., 2013. Забота о потомстве у грызунов. Физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М.: Тов-во научных изд. КМК. 338 с.

- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Наука. 522 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (*Microtinae*) // Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука. Т. 3. Вып. 8. 504 с.
- Дарвин Ч., 1953. Выражение эмоций у человека и животных. М.: Из-во АН СССР. Т. 5. С. 909–920.
- Дмитриев П.П., 2006. Млекопитающие в степных экосистемах внутренней Азии // Биологические ресурсы и природные условия Монголии // Труды совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции. (Отв. ред. Л.В.Жирнов, О. Шагдарсурэн). Москва. Т. 48. 224 с.
- Зоренко Т.А., 1983. Половое поведение полевок // Поведение животных в сообществе. М.: Наука. С. 266–269.
- Зоренко Т.А., 1990. Этологический анализ в систематике грызунов на примере полевок трибы *Microtini* фауны СССР: автореф. дис. д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 41 с.
- Зоренко Т.А., 2013. Общественные полевки подрода *Sumeriomys* систематика, биология и поведение. Palmarium Academic Publishing. 548 с.
- Зоренко Т.А., Рутовская М.В., 2006. Социальное поведение и звуковые сигналы дальневосточных полевок *Microtus fortis* (Rodentia, Arvicolini) // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 983–997.
- Ильичев В.Д., 1975. Локация птиц (адаптивные механизмы пассивной локации сов). М.: Наука. 196 с.
- Ильичев В.Д., Васильев Б.Д., Жантиев Р.Д., Протасов В.Р., Романенко Е.В., Симкин Г.Н., 1975. Биоакустика. М.: Высшая школа. 257 с.
- Исакович М.А., 1973. Общая акустика: учебное пособие. М.: Наука. 496 с.
- Козаровицкий Л.Б., 1965. Некоторые данные о звукоподражании у обезьян в связи с проблемой антропогенеза // В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.: Наука. С. 43–47.
- Коробкова А.М., Филева Т.В., 1984. Звуковая сигнализация европейской рыжей полевки // В кн.: Животные компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. Сыктывкар. С. 122–131.
- Корсини Р., Ауэрбах А., 2006. Психологическая энциклопедия. СПб.: Питер. 1096 с.
- Крудсм Д.Е., Миллер Э.Х., 2009. Экология и эволюция акустической коммуникации у птиц. Перевод с англ. О.А. Астаховой п/р д.б.н. И.Р. Беме, Н.А. Формозова. М.: 590 с.
- Крыльцов А.И., 1955. О подземном размножении мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Бюл. МОИП. Отд. биолог. Т. 60. Вып. 2. С. 1–8.
- Кузьмин А.А., Шмыров А.А., Титов С.В., 2011. Особенности наследования морфологических и акустических признаков родительских видов гибридами большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Guld.) сусликов // Изв. Пензенск. гос. пед. у-та. Естеств. науки. № 25. С. 216–222.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенцев Ф.Н., 2009. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // ДАН. Т. 426. № 1. С. 135–138.
- Ладыгина-Котс И.Н., 1965. 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. С. 49–57.
- Лисицына Т.Ю., 1980. Звуковая сигнализация и поведение самок и молодых сивучей *Eumetopias jubatus* на лежбищах // Зоол. журн. Т. 59. № 1 С. 120–129.
- Лисицына Т.Ю., 1981. Структура лежбищ и социальное поведение ушастых тюленей // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 99–150.

- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 465 с.
- Мальгин В.М., 1983. Систематика обыкновенной полевки М.: Наука. 206 с.
- Мальгин В.М., Орлов В.И., Яценко В.Н., 1990. О видовой самостоятельности приозерной полевки *Microtus timphorhilus*, ее родственных связях с полевкой-экономкой *M. oeconomus* и распространении этих видов в Монголии // Зоол. журн. Т. 69. № 4. С. 115–126.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1972. О номенклатуре 46- и 54-хромосомных полевков типа *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 51. № 1. С. 157–161.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л., 1996. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб: Наука. Т. 232. 320 с.
- Мовчан М.В., 1983. Исследование биологически значимых признаков в акустических сигналах дискомфорта детенышей полевков *Clethrionomys rufocanus* // Ж. эволюц. биохим. физиол. Т. 18. № 2. С. 197–200.
- Наумов Н.П., 1963. Экология животных: учебник. М.: Высшая школа. 618 с.
- Никольский А.А., 1973. Адаптивная изменчивость параметров звуковых сигналов млекопитающих как объект моделирования // В кн.: Бионика. М.: Изд-во АН СССР. Т. 4. С. 88–94.
- Никольский А.А., 1979. Параллелизмы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки *Rhombomys opimus* и полевки Брандта *Microtus brandti* (Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 58. № 7. С. 1047–1054.
- Никольский А.А., 1980. Вокализация и звуковая сигнализация грызунов // В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып. 14. С. 5–43.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- Никольский А.А., 1992. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 120 с.
- Никольский А.А., 2000. Нора степного сурка как акустическое устройство // Биология сурков Палеарктики: Сб. научн. тр. (отв. ред. Брандлер О.В. М.: МАКС Пресс. С. 78–92.
- Никольский А.А., 2007а. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала сурков (*Marmota*, Rodentia, Sciuridae) // Известия РАН. Серия биол. № 4. С. 428–436.
- Никольский А.А., 2007б. Сравнительный анализ частоты звукового предупреждающего об опасности сигнала разных возрастных групп грызунов // Зоол. журн. Т. 86. № 4. С. 499–504.
- Никольский А.А. 2011. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала оленей // ДАН. Т. 437. № 3. С. 426–429.
- Никольский А.А., Поярко А.Д., 1979. Слияние индивидуальных признаков в групповом вое шакалов // Журн. общ. биол. Т. 40. № 5. С. 785–789.
- Никольский А.А., Рutowская М.В., 2011. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала монгольской пищухи (Mammalia, Lagomorpha) // ДАН. Т. 439. № 1. С. 135–138.
- Никольский А.А., Фроммольт К.-Х., 1989. Звуковая активность волка М.: Изд-во МГУ, 128 с.
- Никольский А.А., Переладова О.Б., Рutowская М.В., Формозов Н.А., 1979. Географическая изменчивость признаков брачного крика самцов настоящих оленей // Бюл. МОИП, отд. биол. Т. 84. № 6. С. 46–55.
- Никольский А.А., Рutowская М.В., Формозов Н.А., Янина И.Ю., 1982. Гибридизация степного и серого сурков в зоне контакта (биоакустический анализ) // 3 съезд Всес. териол. об-ва, М., 1-5 февр. Т. 1. С. 128–129.
- Никольский А.А., Семихатова С.Н., Мокеева М.Л., Кулаков С.С., 1976. Наследование признаков звукового сигнала гибридами малого и крапчатого суслика // В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 4 (6). С. 25–32.

- Никольский А.А., Янина И.Ю., Рutowская М.В., Формозов Н.А., 1983. Изменчивость звукового сигнала степного и серого сурков (*Marmota bobac*, *M. baibacina*, Sciuridae, Rodentia) в зоне вторичного контакта // Зоол. журн. Т. 62. № 8. С. 1258–1266.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7 М.-Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Осипова О.В., Соктин А.А., 2006. Гибридизация рыжих и красных полевков в экспериментальных условиях // ДАН. Т. 410. № 1. С. 139–141.
- Осипова О.В., Соктин А.А., 2008. Моделирование процесса древней гибридизации рыжих и красных полевков в эксперименте // ДАН. Т. 420. № 1. С. 139–141.
- Павлинов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во МГУ. Т. 47. 206 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.), 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Т-во научн. изд. КМК. 604 с.
- Панов Е.Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Пешев Ц., Пешев Д., Попов В., 2004. Фауна на България. Т. 27 – Mammalia. София, Академично изд-во «Марин Дринов». 632 с.
- Попов С.В., Ильченко О.Г., 2008. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в зоопарках // Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М.: Московский зоопарк. С. 3–66.
- Романенко Е.В., 1974. Физические основы биоакустики. М.: Наука. 178 с.
- Рutowская М.В., 1983. Некоторые особенности наследования признаков звуковых сигналов у копытных // 3 Всес. конф. по поведению животных. М. Т. 2. С. 37–39.
- Рutowская М.В., 1988а. Спектральный анализ звуковых сигналов лесных полевков р. *Clethrionomys* // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. Москва. Ч. 2. С. 418–432.
- Рutowская М.В., 1988б. Социальные факторы, влияющие на звуковую сигнализацию рыжих полевков // Сб.: Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М.: Изд-во ВТО АН СССР. С. 152–155.
- Рutowская М.В., 1988в. Ультразвуковая вокализация детенышей рыжей полевки в онтогенезе // Грызуны. Тез. докл. 7 Всес. совещ. Нальчик, 27 сент.-1 окт. 1988, Свердловск. Т. 1. С. 158–159.
- Рutowская М.В., 1990а. Звуковая сигнализация лесных полевков (р. *Clethrionomys*): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. М.: ИЭМЭЖ. 170 с.
- Рutowская М.В., 1990б. Звуковая активность лесных полевков в социальных экспериментальных группах // 5 Съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР, 29 янв.-2 февр. 1990. М. Т. 3. С. 60–61.
- Рutowская М.В., 1992а. Ультразвуковая вокализация лесных полевков (р. *Clethrionomys*) // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука. С. 154–167.
- Рutowская М.В., 1992б. Факторы, влияющие на звуковую активность лесных полевков // Известия АН СССР, сер. биол. Т. 5. Р. 753–760.
- Рutowская М.В., 1998. Акустическая активность и социальное поведение рыжих полевков // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих / Ред. Соколов В.Е., Рожнов В.В., Сербенюк М.А. М.: ИПЭЭ РАН. С. 177–188.
- Рutowская М.В., 1999. Сравнение звуковой сигнализации видов двойников: обыкновенной и восточноевропейской полевков // Тез. докл. 6 съезда териол. о-ва, 13-16 апреля 1999. М. С. 222.
- Рutowская М.В., 2001. Звуковая сигнализация обыкновенной и восточноевропейской полевков // Новые материалы и технологии. Инновации XXI века. Тр. конф. Научные исследования в наукоградах Московской обл., 1–4 окт. Черногловка. С. 46–47.
- Рutowская М.В., 2005. Анализ звуковых сигналов видов-двойников: обыкновенной и восточноевропейской полевков // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Мат. научной конф. 4-8 октября 2005. Черногловка. С. 216–219.

- Рutowская М.В., 2007. Звуковые реакции восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Зоол. журн. Т. 86. № 1. С. 106–112.
- Рutowская М.В., 2009а. Звуковая коммуникация полевок рода *Lasiopodomys* // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы конференции 9-12 ноября 2009. Черноголовка. С. 67.
- Рutowская М.В., 2009б. Звуковая сигнализация афганской полевки *Blanfordimys afghanus* // Всеросс. научно-практ. конф. с междунар. участием «Экология, эволюция и систематика животных» 17–19 ноября 2009. Рязань. С. 265–267.
- Рutowская М.В., 2011. Звуковая коммуникация китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*, Rodentia) // Зоол. журн. Т. 90. № 2. С. 232–239.
- Рutowская М.В., 2012. Звуковые сигналы полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) // Сенсорные системы. Т. 26. № 1. С. 31–38.
- Рutowская М.В., 2014. Внутривидовая изменчивость звуковых сигналов некоторых видов полевок // Поведение и поведенческая экология млекопитающих., Черноголовка, 14-18 апр. 2014. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 108.
- Рutowская М.В., 2015. Изменчивость и формирование звуковой коммуникации полевок подсемейства Arvicolinae // Дисс. ... д.б.н. М.: ИПЭЭ РАН. 329 с.
- Рutowская М.В., 2017. Акустическая коммуникация степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773) в экспериментальных условиях // Успехи соврем. биологии. Т. 137. № 4. С. 437–450.
- Рutowская М.В., Ковальская Ю.М., 1999. Звуковые реакции обыкновенных полевок (*Microtus arvalis*) // Зоол. журн. Т. 78. № 1. С. 1–7.
- Рutowская М.В., Никольский А.А., 2014. Звуковая сигнализация узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) // Сенсорные системы. Т. 28. № 3. С. 76–83.
- Рutowская М.В., Осипова О.В., 2018. Вокальное поведение темной полевки (*Microtus agrestis*, Cricetidae, Rodentia) в экспериментальных условиях // Зоол. журн. Т. 97. № 1. С. 89–100.
- Рutowская М.В., Осипова О.В., Соктин А.А., 2017. Признаки звуковых сигналов межвидовых гибридов рыжей и красной полевок // Известия РАН. Серия биолог. № 3. С. 283–294.
- Смирин В.М., Орлов О.Ю., 1971. Сигнализация и ориентация у грызунов // Природа. № 5. С. 85–88.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1987. Вариабельность социальных отношений половозрелых самцов рыжих полевок в экспериментальных условиях // Доклады АН СССР. Т. 294. Вып. 3. С. 757–760.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1988. Взаимоотношения половозрелых рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreb 1880) в экспериментальных условиях // Известия АН СССР. Вып. 5. С. 645–654.
- Соколов В.Е., Рutowская М.В., Сербенюк М.А., 1991. Сравнительный анализ криков красно-серой и шикотанской полевок // ДАН СССР. Т. 319. № 3. С. 758–762.
- Суханова М.В., 1994. Ситуативные изменения спектральной структуры звукового предупреждающего об опасности сигнала некоторых видов грызунов (Rodentia) и зайцеобразных (Lagomorpha) // Автореф. дис. ... к.б.н. М.: МГУ. 23 с.
- Тушкин А.А., Ильченко О.Г., 2012. Формирование репродуктивных пар жёлтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) в лабораторных условиях // «V Всероссийская конференция по поведению животных» 20–23 ноября 2012 г. М: ИПЭЭ РАН. С. 185.
- Фант Г., 1964. Акустическая теория речеобразования. М.: Наука. 284 с.
- Формозов Н.А., 1991. Звуковая сигнализация пищух (*Ochotona*, Lagomorpha) (географические, систематические и экологические аспекты). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Хайнд Р., 1975. Поведение животных. М.: Мир. 856 с.
- Чабовский А.В., 2006. Эволюция социальности грызунов открытых пространств: экологические аспекты. Дис. ... док-ра биол. наук. М.: ИПЭЭ. 202 с.

- Чернявский Ф.Б., Козловский А.И., 1980. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 2. С. 266–273.
- Чистова Т.Ю., 2002. Особенности внутривидовых отношений рыжей полевки: результаты наблюдений в природе // Докл. АН. Т. 382. № 5. С. 714–717.
- Шевченко В.Л., 1965. Основные черты экологии степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Уральской области и опыт борьбы с ней. Дис. ... канд. биол. наук. Харьков. 24 с.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 261 с.
- Шмыров А.А., Кузьмин Ан.А., Кузьмин Ал.А., Титов С.В., 2012. Характеристика гибридов большого (*Spermophilus major* Pall., 1778.) и желтого (*S. fulvus* Licht., 1823) сусликов по морфологическим и акустическим признакам // Зоол. журн. Т. 91. № 1. С. 119–126.
- Abramson N.I., Lebedev V.S., Tesakov A.S., Bannikova A.A., 2009. Supraspecies Relationships in the Subfamily Arvicolinae (Rodentia, Cricetidae): An Unexpected Result of Nuclear Gene Analysis // Molecular Biology. V. 43. No. 5. P. 834–846.
- Allin J.T., Banks E.M., 1972. Functional aspects of ultrasound production by infant albino rats (*Rattus Norvegicus*) // Anim.l Behav. V. 20. № 1. P. 175–185.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I., Obolenskaya E.V., Tesakov A.S., 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. Lin. Soc. V. 99. P. 595–613.
- Barnett S.A., Stewart A.P., 1975. Audible signals during intolerant behaviour of *Rattus fuscipes* // Aust. J. Zool. V. 23. P. 103–112.
- Batzli G.O., Henttonen H., 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*) // J. Mamm. V. 74. P. 868–878.
- Bee J.W., Hall E.R., 1956. Mammals of northern Alaska on the Arctic Slope // Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas. V. 8. P. 1–309.
- Begall S., Lange S., Schleich C.E., Burda H., 2007. Acoustics, audition and auditory system // Subterranean Rodents: News from Underground / Eds Begall S., Burda H., Schleich C.E. Berlin Heidelberg New York: Springer. P. 109–112.
- Bell R.W., Nitschke W., Zachman T.A., 1972. Ultra-sounds in three inbred strains of young mice // Behav. Biol. V. 7. P. 805–814.
- Berke G.S., Long J.L., 2010. Functions of the larynx and production of sounds // Handbook of mammalian vocalization. An integrative neuroscience approach (Ed. S.M. Brudzynski). P. 419–426.
- Blake B.H., 2002. Ultrasonic calling in isolated infant prairie voles (*Microtus ochrogaster*) and montane voles (*M. montanus*) // J. Mamm. V. 83 P. 536–545.
- Blake B.H., 2012. Ultrasonic calling in 2 species of voles, *Microtus pinetorum* and *M. pennsylvanicus*, with different social systems // J. Mamm. V. 94. P. 1051–1060.
- Blumstein D.T., 1999. The evolution of functionally referential alarm communication. Multiple adaptations; multiple constraints // Evolution of Communication. V. 3. P. 135–147.
- Blumstein D.T., 2007. The Evolution, Function, and Meaning of Marmot Alarm Communication // Advances in the study of behavior. V. 37. P. 371–403.
- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls // Amer. Naturalist. V. 150. P. 179?200.
- Blumstein D.T., Steinmetz J., Armitage K.B., Daniel J.C., 1997. Alarm calling in yellow-bellied marmots. 2: the importance of direct fitness // Anim. Behav. V. 53 P. 173–184.
- Bradbury J.W., Vehrencamp S.L., 1998. Principles of Animal Communication. Sunderland MA.: Sinauer Associates. 697 p.
- Brennan J.F., Santucci D., Sranchi I., Alleva E., 1999. Ultrasonic vocalizations elicit orienting and associative reactions in preweaning mice // Acta Neurobiol. Exp. V. 59. P. 23–30.

- Briefer E.F., 2012. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence // J. Zool. V. 288. P. 1–20.
- Brooks R.J., Banks E.M., 1973. Behavioural biology of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* (Traill)): an analysis of acoustic communication // Anim. Behav. Mongr. V. 6. 83 p.
- Brouette-Lahlou I., Vernet-Maury E., Vigouroux M., 1992. Role of pups' ultrasonic calls in a particular maternal behavior in Wistar rat: pups' anogenital licking // Behav. Brain Res. V. 50. P. 147–154.
- Brudzynski S.M., 2007. Ultrasonic calls of rats as indicator variables of negative or positive states: Acetylcholine-dopamine interaction and acoustic coding // Behav. Brain Res. V. 182. P. 261–273.
- Brudzynski S.M., 2010. Vocalization as an ethotransmitter: introduction to the Handbook of Mammalian Vocalization // Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach / Ed. Brudzynski S.M. Amsterdam: Elsevier. P. 3–9.
- Brudzynski S.M., Fletcher N.H., 2010. Rat ultrasonic vocalization: short-range communication // Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach / Ed. Brudzynski S.M. Amsterdam: Elsevier. P. 69–76.
- Burke da Silva K., Kramer D.L., Weary D.M., 1994. Context-specific alarm calls of the eastern chipmunk, *Tamias striatus* // Can. J. Zool. V. 72. P. 1087–1092.
- Campbell P., Pasch B., Pino J.L., Crino O.L., Phillips M., Phelps S.M., 2010. Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation // Evolution. V. 64. P. 1955–1972.
- Carleton M.D., Musser G.G., 2005. Superfamily Muroidea // In: Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference. (eds. D.E. Wilson, D.M. Reeder). 3rd ed Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press. V. 2. P. 894–1531.
- Charlton B.D., Frey R., McKinnon A.J., Fritsch G., Fitch W.T., Reby D., 2007. Koalas use a novel vocal organ to produce unusually low-pitched mating calls // Current Biology. V. 23. № 23. P. 1035–1036.
- Cherry J.A., Lepri J.J., 1986. Sexual dimorphism and gonadal control of ultrasonic vocalizations in adult pine voles, *Microtus pinetorum* // Horm. Behav. V. 20. P. 34–48.
- Choi H., Park S., Ki, D., 2011. Two genetic loci control syllable sequences of ultrasonic courtship vocalizations in inbred mice // BMC Neurosci. V. 12. P. 104–112.
- Colak E., Sýzen M., Yiğit N., 1998. A study on ecology and biology of *Microtus guentheri* Danford and Alston, 1880 (Mammalia: Rodentia) in Turkey // Tr. J. Zoology. V. 22. P. 289–295.
- Cole F.R., Wilson E. don, 2010. *Microtus miurus* (Rodentia: Cricetidae) // Mammalian species. V. 42. P. 75–89.
- Colvin M.A., 1973. Analysis of the acoustic structure and function in ultrasounds of neonatal *Microtus* // Behaviour. V. 44. P. 234–263.
- Credner S., Burda H., Ludescher F., 1997. Acoustic communication underground: vocalizations characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae) // J. Comp. Physiol. A. V. 180. P. 245–255.
- Cresswell W., 1994. Song as a pursuit-deterrence signal and its occurrence relative to other antipredator behaviors of the skylark on attack by merlins // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 34. P. 217–223.
- D'Amato F.R., Scalera E., Sarli C., Moles A., 2005. Pups call, mothers rush: does maternal responsiveness affect the amount of ultrasonic vocalizations in mouse pups // Behav. Genet. V. 35. P. 103–112.
- Dawkins R., Krebs J.R., 1978. Animal signals: information or manipulation. In: Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach (ed. J. R. Krebs, N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific. P. 282–309.
- Doty R.L., 2010. The great pheromone myth. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 278 p.

- Dunford C., 1977. Kin selection for ground squirrel alarm calls // *Am. Nat.* V. 111. P. 782–785.
- Ehret G., 2006. Common rules of communication sound perception // In: *Behavior and Neurodynamics for Auditory Communication* (eds. J. Kanwal, G. Ehret). Cambridge University Press, Cambridge, UK. P. 85–114.
- Ehret G., Kurt S., 2010. Selective perception and recognition of vocal signals // *Handbook of mammalian vocalization. An integrative neuroscience approach* (ed. S.M. Brudzynski). Academic Press is an imprint of Elsevier. P. 125–134.
- Eisenberg J.F., 1962. Studies on the behavior of *Peromyscus maniculatus gambelii* and *P. californicus parasiticus* // *Behav.* V. 19. P. 197–207.
- Eisenberg J.F., 1974. The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations // In: *The biology of hystricomorph rodents* (ed. J. W. Rowlands). N. Y.: Acad. Press. Symp. Zool. Soc. London. No 34. P. 211–247.
- Ey E., Torquet N., LeSourd A.M., Leblond C.S., Boeckers T.M., Faure P., Bourgeron T., 2013. The Autism ProSAP1/Shank2 mouse model displays quantitative and structural abnormalities in ultrasonic vocalizations // *Behav. Brain. Res.* V. 256. P. 677–689.
- Fernandez-Vargas M., Tang-Martinez Z., Phelps S.M., 2011. Singing, allogrooming, and allomarking behaviour during inter- and intra-sexual encounters in the Neotropical short-tailed singing mouse (*Scotinomys teguina*) // *Behav.* V. 148. P. 945–965.
- Fitch W.T., 2000. The evolution of speech: A comparative review // *Trends Cogn. Sci.* V. 4. P. 258–267.
- Fitch W.T., Hauser M.D., 1995. Vocal production in nonhuman primates – Acoustics, physiology, and functional constraints on honest advertisement // *Am. J. Primatol.* V. 37. P. 191–219.
- Fitch W.T., Neubauer J., Herzel H., 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production // *Anim. Behav.* V. 63. P. 407–418.
- Fitch W.T., Reby D., 2001. The descended larynx is not uniquely human // *Proc. Royal Soc. B.* V. 268. P. 1669–1675.
- Fitzgibbon C.D., Fanshawe J.H., 1988. Stotting in Thomson gazelles: an honest signal of condition // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 23. P. 69–74.
- Fletcher N.H., 2007. *Animal bioacoustics* // *Springer Handbook of Acoustics* (ed. T.D. Rossing), New York, Springer V. 19. P. 785–804.
- Fletcher N.H., 2010. A frequency scaling rule in mammalian vocalization // *Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach* / Ed. Brudzynski S.M. Amsterdam: Elsevier. P. 51–56.
- Francescoli G., Altuna C.A., 1998. Vibrational communication in subterranean rodents: the possible origin of different strategies // *Evolution of communication.* V. 2. P. 217–231.
- Frank F., 1967. Twittering – a voice mutation in *Microtus* // *Heredity.* V. 22. P. 607–610.
- Geyer L.A., 1979. Behavioral responses of pine vole young and adults to olfactory cues // *Eastern Pine and Meadow Vole Symposia.* P. 186.
- Giannoni S.M., Marquez R., Borghi C.E., 1997. Airborne and substrate-borne communications of *Microtus (Terricola) gerbei* and *M. (T.) duodecimcostatus* // *Acta Theriol.* V. 42. P. 123–141.
- Gubernick K., Klopfer P.H.(ed), 1981. *Parental care in mammals.* New-York: Plenum Press. 459 p.
- Gustison M.L., Townsend S.W., 2015. A survey of the context and structure of high- and low-amplitude calls in mammals // *Anim. Behav.* V. 105. P. 281–288.
- Hahn M.E., Lavooy M.J., 2005. A review of the methods of studies on infant ultrasound production and maternal retrieval in small rodents // *Behav. Genet.* V. 35. P. 31–52.
- Hahn M.E., Thornton L.M., Weinreb L., Henry A., Schanz N., Hahn E.M., 1998. Genetic and developmental influences on infant mouse ultrasonic calling. II. Developmental patterns in the calls of mice 2–12 days of age // *Behav. Genet.* V. 28. P. 315–325.

- Hammerschmidt K., Reisinger E., Westekemper K., Ehrenreich L., Strenzke N., Fischer J., 2012. Mice do not require auditory input for the normal development of their ultrasonic vocalizations // *BMC Neurosci.* V. 13. P. 40.
- Harrison D.L., Bates P.J.J., 1991. The mammals of Arabia. Sevenoaks // *Harrison Zool. Mus.* P. 1–354.
- Hart F.M., King J.A., 1966. Distress vocalization of young in two subspecies of *Peromyscus maniculatus* // *J. Mammal.* V. 47. P. 297–293.
- Hashimoto H., Saito T., Furudate S., Takahashi K.W., 2001. Prolactin level and maternal behavior induced by ultrasonic vocalizations of the rat pup // *Exp. Anim.* V. 50. P. 307–312.
- Hauser M.D., 1996. *The Evolution of Communication.* Cambridge: MIT Press. 770 p.
- Heffner R.S., Heffner H.E., 1992. Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*) // *Hearing research.* V. 62. P. 206–216.
- Heth G., Frankenberg E., Nevo E., 1986. Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*) // *Experientia.* V. 42. P. 1287–1289.
- Heth G., Frankenberg E., Pratt H., Nevo E., 1991. Seismic communication in the blind of subterranean mole rat: patterns of head thumping and their detection in the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel // *J. Zool., London.* V. 224. P. 633–638.
- Hirth D.H., McCullough D.R., 1977. Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer // *Am. Nat.* V. 111. P. 31–42.
- Hoh J. F.Y., 2010. Laryngeal muscles as highly specialized organs in airway protection, respiration and phonation // *Handbook of mammalian vocalization. An integrative neuroscience approach* (ed. S.M. Brudzynski). Academic Press is an imprint of Elsevier. P. 13–22.
- Hrouzkova E., Dvorja'kova' V., 2013. Seismic communication in demon African mole rat *Tachyoryctes daemon* from Tanzania // *J. Ethol.* V. 31. P. 255–259.
- Huxley J.S., 1914. The courtship habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection // *Proc. Zool. Soc. Lond.* P. 491–562.
- Ingard U., 1953. A review of the influence of meteorological conditions on sound propagation // *J. Acoust. Soc. Amer.* V. 25. No 3. P. 405–411.
- Iwasa M., Serizawa K., Sato M., 2001. Taxonomic problems of the dark red-backed vole, *Clethrionomys rex* II // *Rishiri-kenkyu.* V. 20. P. 43–53 (in Japanese with English summary).
- Johst V., 1967. Vergleichende untersuchung des agonistischen verhaltens einiger Arten von *Clethrionomys* // *Z. Tierpsychol.* V. 24. № 5. P. 558–579.
- Kalcounis-Rueppell M.C., Petric R., 2013. Female and male adult brush mice (*Peromyscus boylii*) use ultrasonic vocalizations in the wild // *Behav.* V. 150. P. 1747–1766.
- Kalcounis-Rueppell M.C., Petric R., Briggs J.R., Carney C., Marshall M.M., Willse J.T., Rueppell O., Ribble D.O., Crossland J.P., 2010. Differences in ultrasonic vocalizations between wild and laboratory california mice (*Peromyscus californicus*) // *PLoS ONE* V. 5. e9705. doi:10.1371/journal.pone.0009705.
- Kapusta J., Pochron E., 2011. Effect of gonadal hormones and sexual experience on vocalizations and behavior of male bank voles (*Myodes glareolus*) // *Can. J. Zool.* V. 89. P. 1117–1127.
- Kapusta J., Sales G.D., 2009. Male-female interactions and ultrasonic vocalization in three sympatric species of voles during conspecific and heterospecific encounters // *Behav.* V. 14. P. 939–962.
- Kapusta J., Pachinger K., Marchlewska-Koj A., 1999. Behavioural variation in two populations of root voles // *Acta Theriol.* V. 44. P. 337–343.
- Kapusta, J., Sales G.D., Czuchnowski R., 2007. Aggression and vocalization behaviour of three sympatric vole species during conspecific and heterospecific same-sex encounters // *Behav.* V. 144. P. 283–305.

- Kikusui T., Nakanishi K., Nakagawa R., Nagasawa M., Mogi K., Okanoya K., 2011. Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate // PLoS One. V. 6. e17721. doi:10.1371/journal.pone.0017721.
- Kiley M., 1972. The vocalization of ungulates, their causation and function // Z. Tierpsychol. Bd. 31. H. 2. S. 171–222.
- Kobayasi K.I., Riquimaroux H., 2012. Classification of vocalizations in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus* // J. Acoust. Soc. Am. V. 131 P. 1622–1631.
- Konig C., 1973. Mammals. Collins & Co.P. 114–115.
- Kotenkova E., Ambaryan A., Maltsev A., 2017. Cross-fostering of *Mus musculus* and *M. spicilegus*: Effect on response to conspecific odors // Chemical Senses. V. 42. e 37.
- Kryštufek B., Vohralik V., 2005. Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae // Univerza na Primorskem, Znanstveno-raziskovalno središče Koper, Založba Annales, Zgodovinsko društvo za južno Primorsko, Ljubljana. 292 p.
- Lamprecht J., 1970. Duettgesang beim Siamang *Symphalangus syndactylus* (Hominoidea, Hylobatinae) // Z. Tierpsychol. Bd. 27. S. 186–204.
- Lange S., Burda H., Wegner R.E., Dammann P., Begall S., Kawalika M., 2007. Living in a stethoscope: burrow-acoustics promotes auditory specializations in subterranean rodents // Naturwiss. V. 94. P. 134–138.
- Lea B.N., 2006. Ultrasonic vocalization in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): evidence for begging behavior in infant mammals // A Thesis ...the Degree of Master of Arts. Wilmington: Univ. of North Carolina. 33 p.
- Lepri J.J., Theodorides M., Wysocki C.J., 1988. Ultrasonic vocalizations by adult prairie voles, *Microtus ochrogaster* // Experientia. V. 44. P. 271–273.
- Li J.G., Wang T.Z., He J.P., Min Y.J., 2001. Seismic communication in subterranean Gansu zokor (*Myospalax cansus*) // Acta Theriol. Sin. V. 21. P. 153–154.
- Lieberman P., 1968. Primate vocalization and human linguistic ability // J. Acoust. Soc. Am. V. 44. P. 1574–1584.
- Lisovsky A.A., Obolenskaya E.V., 2011. The structure of craniometrical diversity of grey voles *Microtus* subgenus *Alexandromys* // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 315. № 4. P. 461–477.
- Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincev N.I., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Abramson N.I., 2018. Multilocus phylogeny and taxpnomoy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // Zoologica Scripta. V. 47. P. 9–20.
- Ma S.T., Resendez S.L., Aragona B.J., 2014. Sex differences in the influence of social context, salient social stimulation and amphetamine on ultrasonic vocalizations in prairie voles // Integrative Zoology V. 9. P. 280–293.
- Maggio J.C., Whitney G., 1986. Ultrasonic vocalizing by adult female mice (*Mus musculus*) // J. Comp. Psychol. V. 99. P. 420–436.
- Mahrt E.J., Perkel D.J., Tong L., Rubel E.W., Portfors C.V., 2013. Engineered deafness reveals that mouse courtship vocalizations do not require auditory experience // J. Neurosci. V. 27. P. 5573–5583.
- Mandelli M.-J., Sales G., 1997. Ultrasound and mating behaviour in the field vole *Microtus agrestis* // Bioacoustics. V. 8. P. 272.
- Mandelli M.-J., Sales G., 2004. Ultrasonic vocalizations of infant short-tailed field voles, *Microtus agrestis* // J. Mammal.V. 85. P. 282–289.
- Maynard Smith J., 1965. The evolution of alarm calls // Am. Nat. V. 99. P. 59–63.
- Merten von S., Hoier S., Pfeifle C., Tautz D., 2014. A role for ultrasonic vocalisation in social communication and divergence of natural populations of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) // PLoS ONE. V. 9. e97244. doi:10.1371/journal.pone.0097244.
- Morton E.S., 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds // Am. Nat. V. 111. P. 855–869.

- Murie A., 1961. A naturalist in Alaska. NY: The Devin-Adair Company. 302 p.
- Musolf K., Penn D.J., 2012. Ultrasonic vocalizations in house mice: a cryptic mode of acoustic communication // Evolution of the house mouse / Eds Macholan M.; Baird S.J.E; Munclinger P.; Pialek J. Cambridge: Cambridge University Press. P. 253–277.
- Musolf K., Hoffmann F., Penn D.J., 2010. Ultrasonic courtship vocalizations in wild house mice, *Mus musculus musculus* // Anim. Behav. V. 79. P. 757–764.
- Negus V.E., 1929. The Mechanism of the Larynx. The C.V. Mosby Company, St. Louis, London.
- Newman J. D., 2010. Evolution of the communication brain in control of mammalian vocalization // In: Handbook of mammalian vocalization. An integrative neuroscience approach (ed. S.M. Brudzynski). Academic Press is an imprint of Elsevier. P. 23–28.
- Nishiyama K., Kobayasi K.I., Riquimaroux H., 2011. Vocalization control in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) during locomotion behavior // J. Acoust. Soc. Am. V. 130. P. 4148–4157.
- Noble J., 1998. The Evolution of Animal Communication Systems: Questions of Function Examined through Simulation: PhD thesis, School of Cognitive and Computing Sciences, University of Sussex.
- Noirot E., 1974. Nest-building by the virgin female mouse exposed to ultrasound from inaccessible pups // Anim. Behav. V. 22. P. 410–420.
- Pandourski I., 2011. Case of alarm vocalization in a colony of *Microtus guentheri* (Danford & Alston, 1880) (Mammalia, Rodentia, Arvicolidae) from Southern Bulgaria // ZooNotes. № 20. P. 1–3.
- Panksepp J., 2010. Emotional causes and consequences of social-affective vocalization // Handbook of mammalian vocalization. An integrative neuroscience approach (ed. S.M. Brudzynski). Academic Press is an imprint of Elsevier. P. 201–208.
- Pasch B., Abbasi M.Z., Wilson M., Zhao D., Searle J., Webster M.S., Rice A.N., 2016. Cross-fostering alters advertisement vocalizations of grasshopper mice (*Onychomys*): Evidence for the developmental stress hypothesis // Physiol. Behav. V. 157. P. 265–269.
- Pepper J.W., Stanton H.B., Lacey E.A., Sherman P.W., 1991. Vocalization of the naked mole-rat // In: The biology of the naked mole-rat. Princeton Univ. Press. P. 243–274.
- Pierce J., Sawrey D.K., Dewsbury D.A., 1989. A comparative study of rodent ultrasonic vocalizations during copulation // Behav. Neural. Biol. V. 51. P. 211–221.
- Pleštilová L., Hrouzková E., Burda H., Šumbera R., 2016. Does the morphology of the ear of the Chinese bamboo rat (*Rhizomys sinensis*) show “Subterranean” characteristics? // J. Morphol. V. 277. P. 575–584.
- Portfors C., 2007. Types and functions of ultrasonic vocalizations in laboratory rats and mice // J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci. V. 46. P. 28–34.
- Rabon D.R., Jr., Sawrey D.K., Webster W.D., 2001. Infant ultrasonic vocalizations and parental responses in two species of voles (*Microtus*) // Canad. J. Zool. V. 79. P. 830–837.
- Rado R., Himelfarb M., Arensburg B., Terkel J., Wollberg Z., 1989. Are seismic communication signals transmitted by bone conduction in the blind mole rat? // Hearing Research. V. 41. P. 23–30.
- Rado R., Levi N., Hauser H., Witcher J., Adler N., Intrator N., Wollberg Z., Terkel J., 1987. Seismic signaling as a means of communication in a subterranean mammal // Anim. Behav. V. 35. P. 1249–1251.
- Rado R., Wollberg Z., Terkel J., 1992. Dispersal of young mole rats (*Spalax ehrenbergi*) from the natal burrow // J. Mamm. V. 73. P. 885–890.
- Robison W.T., Myers M.M., Hofer M.A., Shair H.N., Welch M.G., 2016. Prairie vole pups show potentiated isolation-induced vocalizations following isolation from their mother, but not their father // Develop. Psychobiol. V. 58. P. 687–699.
- Rutovskaya M.V., 2008. Comparative analyses of acoustic signals in three species of common voles: *Microtus arvalis*, *M. rossiaemeridionalis* and *M. transcaspicus* // 11th International Conference on Rodent Biology, Myshkin, Russia, 24–28 July. P. 108.

- Rutovskaya M.V., 2017. Vocal communication in two lemming species *Lagurus lagurus* and *Eolagurus luteus* // Bioacoustics. DOI:10.1080/09524622.2017.1361338
- Rutovskaya M.V., 2018. Sound communication in social voles (subgenus *Sumeriomys*) // Bioacoustics. DOI: 10.1080/09524622.2018.1482787
- Sales G.D., 1972a. Ultrasound and mating behavior in rodents with some observation on other behavioral situations // J. Zool. V. 168. No 2. P. 149–164.
- Sales G.D., 1972b. Ultrasound and aggressive behavior in rats and other small mammals // Anim. Behav. V. 20. P. 88–100.
- Sales G.D., 1979. Strain differences in the ultrasonic behavior of rats (*Rattus norvegicus*) // Am. Zool. V. 19. P. 513–527.
- Sales G.D., Smith J.C., 1978. Comparative studies of the ultrasonic calls of infant murid rodents // Develop. Psychobiol. V. 11. P. 595–619.
- Sales G.D., Pye J.D., 1974. Ultrasonic communication by animals. Chapman and Hall, London. 270 p.
- Scattoni M.L., Ricceri L., Crawley J.N., 2011. Unusual repertoire of vocalizations in adult BTBRT+tf/J mice during three types of social encounters // Genes Brain Behav. V. 10. P. 44–56.
- Schleich C.E., Busch C., 2002. Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates // J. Ethol. V. 20. P. 123–131.
- Schleit W., 1948. Tone hoher Frequenz bei Mause (Zweite Mitteilung) // Experientia. V. 4. P. 145–146.
- Searcy W.A., Andersson M., 1986. Sexual selection and the evolution of song // Ann. Rev. Ecol. Sys. V. 17. P. 807–533.
- Searcy W.A., Nowicki S., 2005. The Evolution of Communication: Reliability and Deception in Animal Signaling Systems. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 270 p.
- Sewell G.D., 1970. Ultrasonic communication in rodents // Nature. V. 227. P. 410.
- Sewell G.D., 1969. Ultrasound in small mammals: Ph D. thesis Univ. London.
- Shapiro L.E., Insel T.R., 1990. Infant's response to social separation reflects adult differences in affiliative behavior: a comparative developmental study in prairie and montane voles // Develop. Psychobiol. V. 23. P. 375–393.
- Shelley E.L., Blumstein D.T., 2005. The evolution of vocal alarm communication in rodents // Behav. Ecol. V. 16. P. 169–177.
- Sherman P.W., 1977. Nepotism and evolution of alarm calls // Science. V. 197. P. 1246–1253.
- Smith W.J., 1977. The behavior of communicating. An Ethological Approach. Cambridge, MA Harvard Univ. Press.
- Smith W.J., 1979. The study of ultrasonic communication // Amer. Zool. V. 10. No 2. P. 531–533.
- Solmsen E., Apfelbach R., 1979. Brutpflegewirksame Komponenten im Weinen neonater Frettchen (*Mustela putorius f. furo* L.) // Z. Tierpsychol. Bd. 50. H. 4. S. 337–347.
- Solow A.R., 1990. A randomization test for misclassification probability in discriminant analysis // Ecology. V. 71. P. 2379–2382.
- Soltis J., Alligood C.A., Blowers T.E., Savag A., 2012. The vocal repertoire of the Key Largo woodrat (*Neotoma floridana smalli*) // J. Acoust. Soc. Am. V. 132. P. 3550–3558.
- Somers P., 1976. Basis of dialects in pikas (*Ocotona princeps*) // J. Arison. Acad. Sci. V. 11. P. 435.
- Steiner H.M., 1972. Systematik und Ökologie von Wühlmausarten (Microtinae, Mammalia) der vorderasiatischen Gebirge Ostpontus, Talysch und Elbrus. Sitzungsber. Österr // Akad. Wiss. Mat.-naturwiss. K1. Abt. Bd. 180. H. 5–7. S. 99–103.
- Szentgyurgyi H., Kapusta J., Marchlewska-Koj A., 2008. Ultrasonic calls of bank vole pups isolated and exposed to cold or to nest odor // Physiol. Behav. V. 93. P. 296–303.
- Taylor A.M., Reby D., 2010. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research // J. Zool. V. 280. P. 221–236.

- Taylor A.M., Charlton B.D., Reby D., 2015. Vocal production by terrestrial mammals: source, filter and function // *Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication*. Springer Handbook of Auditory Research / Eds Suthers R., Fitch W.T., Popper A., Fay D. Springer. P. 229–260.
- Terkel J., Damassa D.A., Sawyer C.H., 1979. Ultrasonic cries from infant rats stimulate prolactin release in lactating mothers // *Horm. Behav.* V. 12. P. 95–102.
- Terleph T.A., 2011. A comparison of prairie vole audible and ultrasonic pup calls and attraction to them by adults of each sex // *Behav.* V. 148. P. 1277–1296.
- Ter-Mikaelian M., Yapa W.B., Rübsamen R., 2012. Vocal behavior of the Mongolian gerbil in a seminatural enclosure // *Behav.* V. 149. P. 461–492.
- Tinbergen N., 1952. “Derived” activities, their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution // *Q. Rev. Biol.* V. 27. P. 1–32.
- Titze R., Riede T., 2010. A cervid vocal fold model suggests greater glottal efficiency in calling at high frequencies // *PLoS Computational Biology*. V. 6. No. 8. P. 1–14.
- Veil S., Begall S., Burda H., 2000. Ecological determinants of vocalization parameters: the case of the coruro *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), a fossorial social rodent // *Bioacoustics*. V. 11. P. 129–148.
- Vigo M., 2002. Guia dels mamífers terrestres de Catalunya. Enciclopèdia Catalana, col·lecció Pòrtic Natura, núm. 18. Barcelona. P. 164–165.
- Voinilowitch M., Volodin I., Volodina E., 2004. Defence calls reflect levels of discomfort in the pallid gerbil (*Gerbillus perpallidus*) // 5th International Symposium on Physiology, Behaviour and Conservation of Wildlife, Berlin. P. 88.
- Walker S.F., 1998. Animal Communication // *Concise Encyclopedia of Pragmatics* / Ed. Mey J.L. Amsterdam: Elsevier. P. 26–35.
- Wannaprasert T., 2016. Functional morphology of the ear of the lesser bamboo rat (*Cannomys badius*) // *Mammal Study*. V. 41. P. 107–117.
- Watts C.H.S., 1975. Vocalizations of Australian hopping mice (Rodentia, Muridae) // *J. Zool.* V. 177. P. 247–263.
- Watts G.H.S., 1976. Vocalizations of the plain rat *Pseudomys australis* Gray (Rodentia: Muridae) // *Aust. J. Zool.* V. 42. P. 95–103.
- Watts C.H.S., 1980. Vocalizations of nine species of rat (*Rattus*, Muridae) // *J. Zool.* V. 191. No 4. P. 531–555.
- Williams H.W., Sorenson M.W., Thompson P., 1969. Antiphonal calling of the tree shrew *Tupaia palovanensis* // *Folia primatol.* V. 11. P. 200–205.
- Winter P., Handey P., Ploog L., Schott D., 1973. Ontogeny of squirrel monkey call under normal condition and under acoustic isolation // *Behaviour*. V. 47. No 3-4. P. 230–239.
- Wyatt T.D., 2014. Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 419 p.
- Youngman P.M., 1975. Mammals of the Yukon Territory. Ottawa, National Museums of Canada, National Museum of Natural Sciences Publications in Zoology. V. 10. P. 1–192.
- Yu P., Wang J., Tai F., Broders H., An S., Zhang X., He F., An X., Wu R., 2011. The effects of repeated early deprivation on ultrasonic vocalizations and ontogenetic development in mandarin vole pups // *Behav. Proc.* V. 88 P. 162–167.
- Zahavi A., 1975. Mate selection – a selection for a handicap // *J. Theor. Biol.* V. 53. P. 295–214.
- Zippelius H.M., Schleidt V.M., 1956. Ultrashallaute bei jungen Mäusen // *Naturwissenschaften*. Bd. 43. H. 21. S. 502.

## Содержание

ВВЕДЕНИЕ .....	3
ГЛАВА 1. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, ОПРЕДЕЛЕНИЯ .....	13
ГЛАВА 2. ВОКАЛЬНАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ ПОЛЕВОК В ЗВУКОВОМ ДИАПАЗОНЕ .....	22
Дистресс-сигнал (писк) у представителей 10 родов полевок подсемейства Arvicolinae .....	22
Внутривидовая ситуативная изменчивость звуковых сигналов полевок подсемейства Arvicolinae .....	43
Функциональное значение дистресс-сигналов на примере рыжей полевки .....	58
Пение .....	69
Звуковые сигналы, предупреждающие об опасности .....	82
ГЛАВА 3. УЛЬТРАЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ ПОЛЕВОК .....	86
Ультразвуковая сигнализация у детенышей полевок .....	87
Ультразвуковая вокализация у взрослых полевок .....	91
ГЛАВА 4. НЕВОКАЛЬНЫЕ ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ ПОЛЕВОК .....	93
ГЛАВА 5. ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ .....	96
ГЛАВА 6. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ .....	108
Наследование признаков дистресс-сигналов гибридов рыжей и красной полевок .....	109
Корреляции наследования морфологических признаков и признаков звуковых сигналов гибридов лесных полевок .....	121
Наследование признаков дистресс-сигналов гибридов красных и рыжих полевок 1-го поколения с Урала .....	124
Наследование признаков звуковых сигналов гибридов рыжей и тяньшанской полевок .....	128
Наследование признаков звуковых сигналов гибридов обыкновенной и восточноевропейской полевок .....	131
ГЛАВА 7. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЗВУКОВОЙ КОММУНИКАЦИИ ПОЛЕВОК .....	135
Благодарности .....	145
ЛИТЕРАТУРА .....	146