

УДК 599.591.582

АКЦЕНТ ПОЛА И БИФОНАЦИЯ В ЗВУКОВОМ СИГНАЛЕ СУСЛИКОВ (MAMMALIA, RODENTIA)

А. А. Никольский

Представлено академиком РАН В.В. Рожновым 25.03.2019 г.

Поступило 27.03.2019 г.

Звуковой предупреждающий об опасности сигнал малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*), подобно сигналу ещё шести видов сусликов Евразии, содержит высокочастотный компонент. В сигнале самцов данный компонент имеет более высокую пиковую и максимальную частоту, чем в сигнале самок. Показана бифонация сигнала малого суслика, горного кавказского (*Sp. musicus*), малоазийского (*Sp. xanthoprymnus*) и алашанского (*Sp. alaschanicus*): низко- и высокочастотные компоненты генерируют разные источники голосового тракта. Материал собран в полевых условиях.

Ключевые слова: суслики, звуковой сигнал, акцент пола, бифонация.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524876706-710>

Млекопитающие в широких пределах управляют параметрами звуковых сигналов, что позволяет им за короткий период времени передавать большой объём информации. В некоторых случаях они используют два акустических источника, что впервые было показано в 1975 г. [1]. Позже этот феномен подтвердился, и его стали называть “бифонация” [2]. Бифонация расширяет возможности кодирования информации, но распространённость бифонии среди млекопитающих и её функциональное значение до настоящего времени исследованы крайне слабо.

Основная задача нашего сообщения состоит в том, чтобы подтвердить бифонацию как специфический феномен генерации звука животными и показать, что бифонация может быть источником акцента пола. Бифонацию мы обсуждаем на примере предупреждающего об опасности сигнала (далее — сигнал) четырёх видов сусликов Евразии: малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*), горного кавказского (*Sp. musicus*), малоазийского (*Sp. xanthoprymnus*) и алашанского (*Sp. alaschanicus*). Акцент пола мы исследуем на примере сигнала малого суслика. Акцент понимается нами в общепотребительном смысле как особенность звучания.

Сигнал малого суслика, который мы используем в качестве основного модельного объекта, представляет собой серию коротких, быстро следующих один за другим звуков [6]. Каждый звук состоит из двух

компонентов — низко- (НЧ) и высокочастотного (ВЧ, рис. 1). Наличие двух компонентов ранее было обнаружено в сигнале шести из 15 видов сусликов Евразии [3–5].

Сигнал малого суслика записан в полевых условиях в Светлинском районе Оренбургской области с 6 по 30 мая 1968 г. Магнитофон “Репортёр-3”. Микрофон D24 (AKG). Сигнал представляет собой реакцию сусликов на оператора. Детали методики описаны ранее [6]. Для анализа использованы записи семи взрослых самок и семи взрослых самцов. Животных отлавливали петлями, определяли пол, наносили на спину чёрной краской (урзол) индивидуальный рисунок и отпускали. Нора присваивали номера меток (взрослые суслики живут в индивидуальных норах [7]). Для спектрального анализа использовали программу SpectraPLUS Professional Edition (“Pioneer Hill Software LLC”, США). Фонограммы, записанные на магнитную ленту, предварительно оцифрованы. Статистический анализ проводили с помощью программы Statgraphics Centurion. В работе принят 95%-й уровень значимости.

Анализ мы начали с проверки гипотезы о равенстве пиковой частоты сигнала самцов и самок. Пиковая (по другой терминологии — доминантная) частота имеет максимальную амплитуду в спектре сигнала ($F_{\text{пик}}$, рис. 1г). Пиковую частоту измеряли по всей длительности первого в серии крика и по длительности всей серии независимо от числа криков, которых в нашей выборке было от 3 до 7, обычно 4 (рис. 1а). Для измерения пиковой частоты

Российский университет дружбы народов,
Москва

E-mail: bobak@list.ru

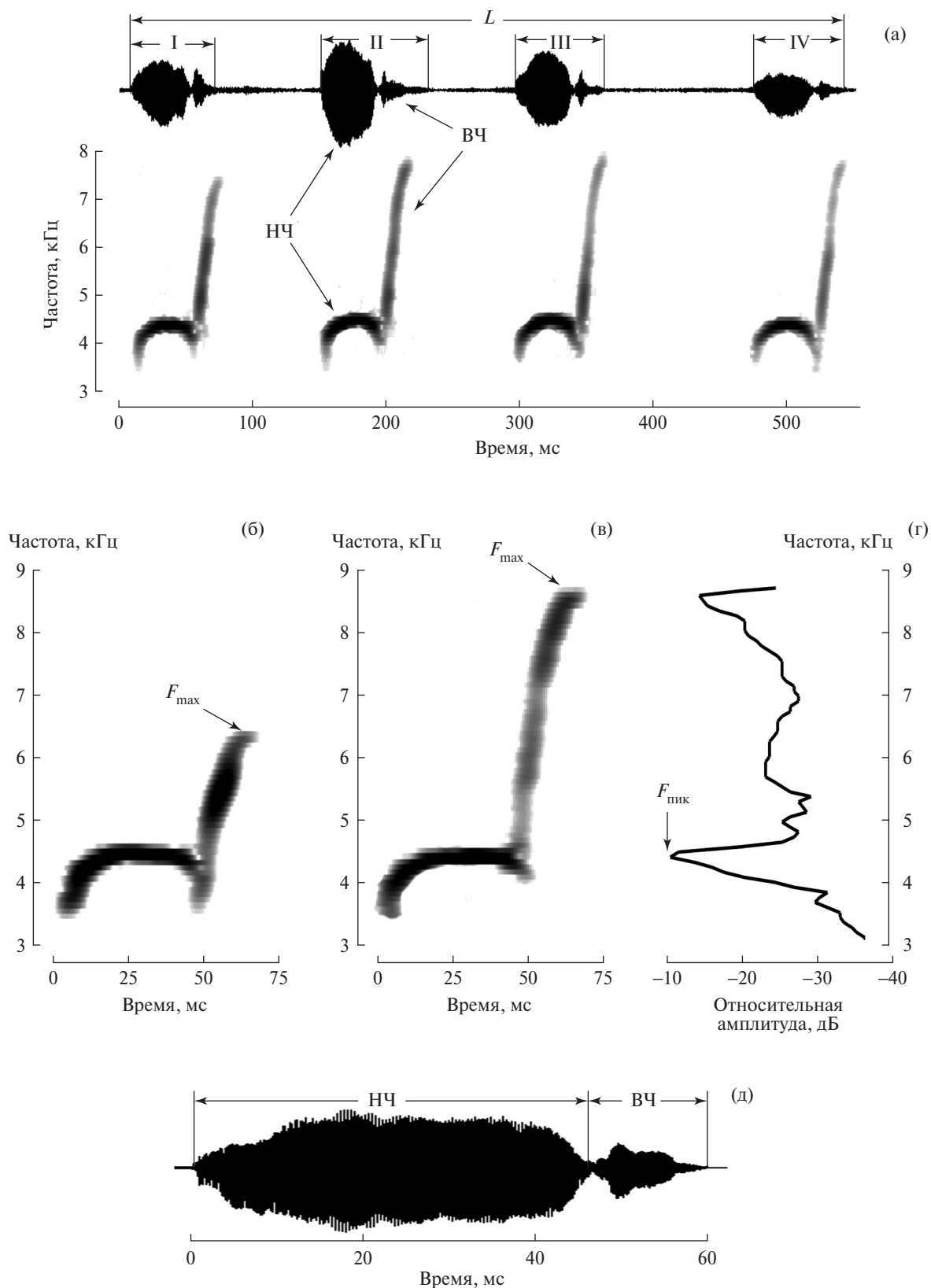


Рис. 1. Предупреждающий об опасности сигнал малого суслика. а — типичная серия сигнала из четырёх звуков, сверху — уровнеграмма, внизу — сонограмма. Сонограмма единичного звука сигнала самки (б) и самца (в). L — общая длительность серии сигнала, I–IV — длительность отдельных звуков сигнала, здесь и на рис. 2 НЧ — низкочастотный компонент, ВЧ — высокочастотный компонент, F_{max} — максимальная частота сигнала.

Таблица 1. Параметры частоты предупреждающего об опасности сигнала малого суслика

Параметр	Значения, Гц			
	Самки		Самцы	
	$\bar{x} \pm s.d.$	Пределы	$\bar{x} \pm s.d.$	Пределы
$F_{\text{пик}}$ первого в серии звука	4430 ± 252,7	4048–4737	4411 ± 164,4	4178–4651
$F_{\text{пик}}$ всех звуков в серии	4467 ± 260,3	4048–4823	4504 ± 128,7	4307–4651
$F_{\text{пик}}$ (НЧ)	4466 ± 227,3	4124–4823	4507 ± 125,8	4307–4737
$F_{\text{пик}}$ (ВЧ)*	5494 ± 435,5	4823–6460	6442 ± 1446,4	5082–8786
F_{max} (ВЧ)*	6223 ± 696,7	5651–7747	7743 ± 922,2	6377–9099

Примечание. $F_{\text{пик}}$ — пиковая частота, F_{max} — максимальная частота, НЧ — низкочастотный компонент, ВЧ — высокочастотный компонент, * — разность средних между параметрами сигнала самок и самцов статистически достоверна ($P \leq 0,05$).

мы выделяли курсором соответствующий фрагмент сигнала и активировали опцию “Peak Frequency”.

Пиковые частоты сигнала самок и самцов практически равны, приближаясь к 4,5 кГц. Незначительные различия статистически недостоверны (табл. 1). Это относится как к первому звуку в серии, так и ко всей серии звуков.

Как сказано выше, сигнал малого суслика состоит из двух компонентов: низкочастотного компонента и следующего за ним высокочастотного. Граница между компонентами хорошо различима на осциллограммах (рис. 1д). Для сравнения отобраны второй и третий звуки из сигнала каждой особи. Первый звук в сериях исключён из рассмотрения, так как у четырёх из семи самок отсутствует высокочастотный компонент в первом в серии звуке. Как следует из табл. 1, пиковая частота низкочастотного компонента ($F_{\text{пик}}$ (НЧ)) сигнала самок мало отличается от пиковой частоты низкочастотного компонента сигнала самцов, а небольшие различия статистически не достоверны.

Напротив, пиковая частота высокочастотного компонента $F_{\text{пик}}$ (ВЧ) сигнала самок значительно ниже, чем сигнала самцов. Различия статистически достоверны (табл. 1). Ещё более существенны различия в максимальной частоте (рис. 1б, в) высокочастотного компонента F_{max} (ВЧ) сигнала самок и самцов (табл. 1).

Таким образом, каждый звук сигнала заканчивается “росчерком”, с быстрым нарастанием частоты. Пиковые и максимальные частоты этого выразительного фрагмента в сигнале самцов статистически значимо выше, чем в сигнале самок, создавая акцент пола. Различие между полами усиливает и то, что в первом звуке серии сигнала самок высокочастотный компонент может отсутствовать.

На фоне статистически значимых различий средних сигнал самок не абсолютно отличается от сигнала самцов: пределы распределения как пиковой,

так и максимальной частоты перекрываются между сигналами самцов и самок (табл. 1).

Более длительный низкочастотный компонент, в котором сосредоточена основная энергия сигнала, и короткий высокочастотный, ответственный за акцент пола, генерируют разные источники голосового тракта. На это указывает характер изменения частоты: в одних временных координатах низко- и высокочастотный компонент имеют разное направление изменения частоты.

Существует ли акцент пола в сигнале других видов сусликов, кроме малого, не известно.

На рис. 2 показаны сонограммы сигнала четырёх видов сусликов Евразии, для которых характерна бифонация: малый суслик (рис. 2а), горный кавказский (рис. 2б), малоазийский (рис. 2в) и алашанский (рис. 2г). Место и время сбора полевого материала опубликованы ранее [4, 6]. На рис. 2 стрелками обозначено направление изменения частоты в обоих компонентах сигнала. Из рисунка следует, что частота в каждом из компонентов изменяется в противоположном направлении. Когда частота низкочастотного компонента понижается, частота высокочастотного стремительно нарастает. Затухание низкочастотного компонента совпадает по времени с нарастанием высокочастотного. На рис. 2а этот выразительный момент пересечения под разными углами линий сонограммы заключён в овал.

Высокочастотному компоненту сигнала малоазийского и алашанского сусликов свойственна большая длительность и глубокая частотная модуляция. Такой вариант высокочастотного компонента И. Шнайдерова [8] называет частотно-модулированным вторым элементом.

Мы не обнаружили ни генетически, ни экологически детерминированную связь бифонации с какими-либо факторами. Виды сусликов — носителей бифонации не образуют кластеров генетически близких форм [9, 10]. Некоторые из них, разделённые огромным пространством, населяют различные

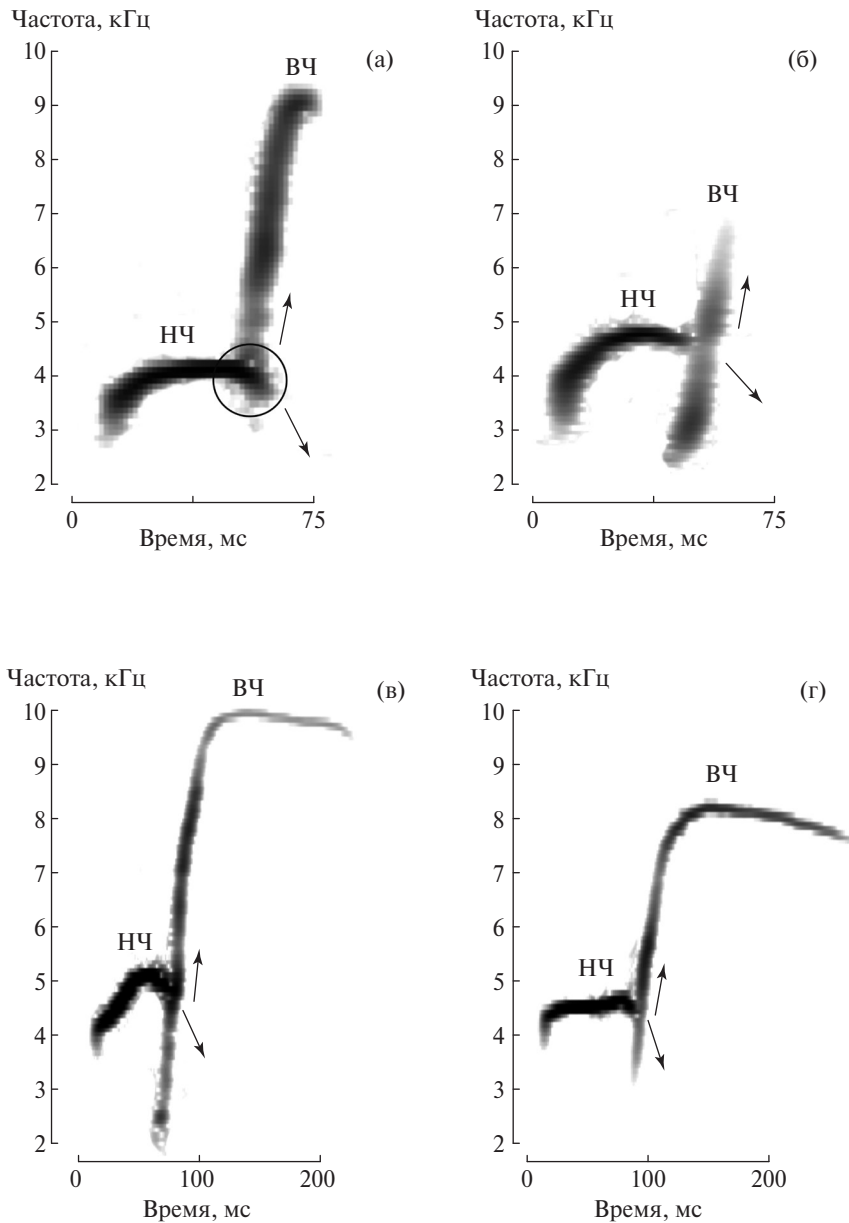


Рис. 2. Сонограммы единичных звуков предупреждающего об опасности сигнала сусликов. а — малый суслик, б — горный кавказский суслик, в — малоазийский суслик, г — алашанский суслик. Стрелки показывают направление изменения частоты в сигнале каждого из двух компонентов, овалом выделено совпадение во времени низко- и высокочастотного компонентов, подтверждающее бифонацию.

биотопы, что делает маловероятной связь бифонации с помехозащищённостью передаваемого сообщения. Отсутствует также связь бифонации со спецификой дыхательных ритмов, зависящих от ритмической структуры сигнала. У горного кавказского, малого и алашанского сусликов сигнал представляет собой серию быстроследующих звуков, у трёх других видов, носителей бифонации, — это ряды одиночно следующих звуков.

Как сказано выше, в первом в серии крике сигнала самок малого суслика высокочастотный компонент может отсутствовать. По наблюдениям

И. Шнайдеровой [8], иногда он отсутствует и в сигнале других видов сусликов — европейского, малоазийского и таврического.

Предварительный анализ показывает, что у малого суслика высокочастотный компонент подвержен географической изменчивости. У сусликов Поволжья он менее выражен, чем у сусликов, населяющих Южный Урал, а у сусликов Северного Приаралья на сонограммах едва заметен.

Механизм бифонации не исследован. Не исключено, что высокочастотный компонент является побочным эффектом фонации как результат непол-

ного смыкания голосовой щели, а различия между сигналами самцов и самок (акцент пола) вызваны различиями в давлении и скорости потока воздуха, выталкиваемого из лёгких. Возможно, что механизм генерации высокочастотного компонента аналогичен генерации звука флейтой, где колебания возбуждает струя воздуха [11].

Даже если акцент пола является побочным эффектом, а не результатом отбора, нельзя исключить, что животные используют его в качестве одного из маркёров для опознавания пола соседей на расстоянии.

Учитывая, что среди млекопитающих бифонация распространена значительно шире, чем принято думать [13], её дальнейшие исследования могут оказать заметное влияние на понимание механизмов фонации у млекопитающих, включая фонацию человека.

Благодарности. Это исследование инициировано публикациями Ирены Шнайдеровой [5, 8, 12], за что автор выражает ей свою глубокую и искреннюю благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Никольский А.А.* // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 12. С. 1897–1900.
2. *Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G.* // Bioacoustics. 1998. V. 9. P. 171–196.
3. *Никольский А.А.* // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 6. С. 1183–1194.
4. *Никольский А.А., Ермаков О.А., Тутов С.В.* // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 11. С. 1379–1388.
5. *Schneiderova I., Policht R.* // Naturwissenschaften. 2012. V. 99. № 1. S. 55–64.
6. *Никольский А.А.* Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 199 с.
7. *Слудский А.А., Варшавский С.Н., Исмагилов М.И., Капитонов В.И., Шубин И.Г.* Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука Каз. ССР, 1969. 455 с.
8. *Schneiderova I.* // Current Zoology. 2012. V. 58. № 5. P. 749–757.
9. *Ляпунова Е.А.* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. № 1. С. 3–12.
10. *Harrison R.G., Bogdanowicz S.M., Hoffmann R.S., Yensen E., Sherman P.W.* // J. Mammalian Evolution. 2003. V. 10. № 3. P. 249–276.
11. *Кузнецов Л.А.* Акустика музыкальных инструментов. М.: Легпромбытиздат, 1989. 368 с.
12. *Schneiderova I., Policht R.* Bioacoustics. 2010. V. 20. № 1. P. 29–43.
13. *Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А.* // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 4. С. 346–362.

SEXUAL ACCENT AND BIPHONATION IN THE GROUND SQUIRRELS' SOUND SIGNAL (MAMMALIA, RODENTIA)

A. A. Nikol'skii

Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russian Federation

Presented by Academician of the RAS V.V. Rozhnov March 25, 2019

Received March 27, 2019

The spectral structure of the alarm call of ground squirrels was studied. A sexual accent was found in the signal of a small ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus*): in the signal of males, the high-frequency component has a higher peak and maximum frequency than in the signal of females. In the signal of four species of ground squirrels (*Sp. pygmaeus*, *Sp. musicus*, *Sp. xanthoprymnus*, *Sp. alaschanicus*) biphonation was detected. It is suggested that in the signal of these species of ground squirrels low and high frequency components generate different sources of the vocal tract. Material collected in the field.

Keywords: Ground squirrels, alarm call, sexual accent, biphonation.