

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ СПЕЦИФИКА В КРИКАХ ТРЕВОГИ У КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)

© 2005 г. И. А. Володин

Московский зоопарк, Москва 123242

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2003 г.

Крики тревоги крапчатого суслика имеют очень простую структуру - они практически не модулированы по частоте и мало изменчивы по длительности. Проверяли предположение, что даже такая простая структура вокализаций обеспечивает возможность кодирования индивидуальной принадлежности кричащей особи с очень высокой надежностью. Звуки были записаны от сусликов известного пола и возраста в июне-августе 2001-2002 гг. в Зарайском р-не Московской обл. Всего было проанализировано 892 звука от 19 особей по 15 параметрам. Дискриминантный анализ 389 звуков (по 29-30 звуков от 13 особей) показал 95.9% корректного причисления к соответствующей особи (кроссвалидация - 95.4%), что значительно выше случайного (7.7%). Отдельно для 7 самцов и 6 самок величины корректного причисления составили соответственно 99.0% и 98.9%. Однако величина корректного причисления по полу - 71.5% ($n = 221$ звук, 105 от 7 самок и 116 от 12 самцов) не отличалась от случайной (50%). Таким образом, структурные особенности криков тревоги потенциально позволяют крапчатым сусликам с высокой надежностью различать особей, но не несут ключей для различения пола. Обсуждается возможное биологическое значение индивидуальной специфичности вокализаций у этого вида.

Вокальные репертуары многих видов наземных млекопитающих содержат громкие крики, которые используются для коммуникации в тех случаях, когда визуальный контакт затруднен или невозможен (Никольский, 1984). В первую очередь, это брачные, территориальные и предупреждающие об опасности сигналы, такие как рев оленей, дуэты гиббонов, вой и сериальный лай псовых, пронзительные визги макак, тревожные лающие крики копытных и обезьян. Эти крики, помимо выполнения своей основной функции, также могут нести информацию об индивидуальной принадлежности кричащей особи. К примеру, такие индивидуальные ключи обнаружены в брачном реве самцов лани, *Dama dama* (Reby et al., 1998), трелевых криках саморекламирования самцов мышиноного лемура, *Microcebus murinus* (Zimmermann, Lerch, 1993), вое волка, *Canis lupus* (Tooze et al., 1990), сериальном лае песца, *Alopex lagopus* (Frommolt et al., 1997; 2003), "растянутом вяканье" красного волка, *Cuon alpinus* (Durbin, 1998), контактных криках самок африканских слонов, *Loxodonta africana* (McComb et al., 2003), тревожном лае европейской косули, *Capreolus capreolus* (Reby et al., 1999) и бабуинов чакма, *Papio cynocephalus* (Fischer et al., 2001), пронзительных визгах макак-резусов, *Macaca mulatta* (Gouzoules et al., 1984). Многие грызуны и зайцеобразные также используют громкие звуки как сигнал предупреждения об опасности (Никольский, 1984,

1992), и для некоторых видов показана индивидуальная специфичность таких криков (Conner, 1985; Nikol'skii et al., 1990; Nikol'skii, Suchanova, 1994; Hare, 1998).

Как правило, высокая степень индивидуальных различий определяется множеством структурных признаков криков, что возможно только для звуков сложной структуры. Эти признаки включают изменчивый ход частотной и амплитудной модуляции, объединение криков в последовательности, нелинейные феномены (субгармоники, бифонацию, шумы), которые могут сочетаться различным образом и обеспечивать надежное кодирование индивидуальной принадлежности крика (к примеру, Nikol'skii et al., 1990; Fischer et al., 2001; Fitch et al., 2002). В связи с этим трудно ожидать, чтобы звуки очень простой структуры, практически немодулированные по частоте, мало изменчивые по длительности и не несущие никаких нелинейных феноменов, позволяли надежно кодировать индивидуальную принадлежность кричащего животного. В данной работе мы показываем, что даже такая простая структура вокализаций, которая характерна для сигнала предупреждения об опасности крапчатого суслика, обеспечивает возможность кодирования индивидуальной принадлежности кричащей особи с очень высокой надежностью, и обсуждаем возможное биологическое значение этого феномена.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась на северной границе ареала крапчатого суслика в урочище "Великое поле" в 2 км к северу от г. Зарайска Московской обл. на левом берегу р. Осетр на базе экспедиции ИПЭЭ РАН. Во время четырех посещений поселения в июне-августе 2001 и 2002 гг. на площадке в 1 га были сделаны записи звуков от 19 сусликов; большая часть записей (от 16 животных) была проведена 11-12 июня 2002 г. Использовали профессиональный магнитофон SONY-WM-D6C и динамический микрофон Tesla-AMD-411N, которые позволяли записывать звуки в диапазоне от 50 до 15000 Гц. Звуки были записаны от пойманных в сетчатые живоловки (30 x 10 x 10 см) сусликов известного пола и возраста не более чем через два часа после поимки. Сидя в живоловках, животные кричали спонтанно в ответ на приближение наблюдателя либо их провоцировали на крики, размахивая над ними рукой. Крики записывали с расстояния не более 30 см. Для оценки возможной зависимости структуры криков от дистанции до кричащего животного некоторое число криков было записано с расстояния 10–15 м от сусликов в естественных условиях, когда животные окрикивали стоящего человека.

Для спектрографического анализа использовали полуавтоматическую опцию по экстракции параметров спектра, встроенную в программу Avisoft-SASLab Pro v. 4.2 (© R. Specht). Анализ звуков был проведен с частотой дискретизации 24 кГц. Некоторые звуки были оцифрованы с частотой дискретизации 44 кГц для того, чтобы убедиться в отсутствии значимых частотных полос в области выше 12 кГц. Для расчета спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга; длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрытие по частотной оси (frame) 50%; перекрытие по временной оси (overlap) 93.75%. Соответственно, ширина частотного фильтра составляла 122 Гц, временное разрешение 2.7 мс, частотное - 46 Гц.

В обработку были включены все звуки, записанные от сидящих в живоловках сусликов, за исключением тех, в которых встречались короткие участки с очень низкой амплитудой, делающие звуки как бы "разорванными". Всего было проанализировано 892 звука от 19 особей (12 самцов и 7 самок). Количество проанализированных криков на особь варьировало от 6 до 109.

Для каждого звука измеряли общую длительность и в пяти точках (начале, конце, середине и первой и последней четвертях) измеряли доминантную частоту и ширину частотного пика на расстоянии -20 дБ от максимальной амплитуды (рис. 1). Также измеряли среднее, минимальное и максимальное по всему звуку значения доминантной частоты (частоты максимальной интенсивнос-

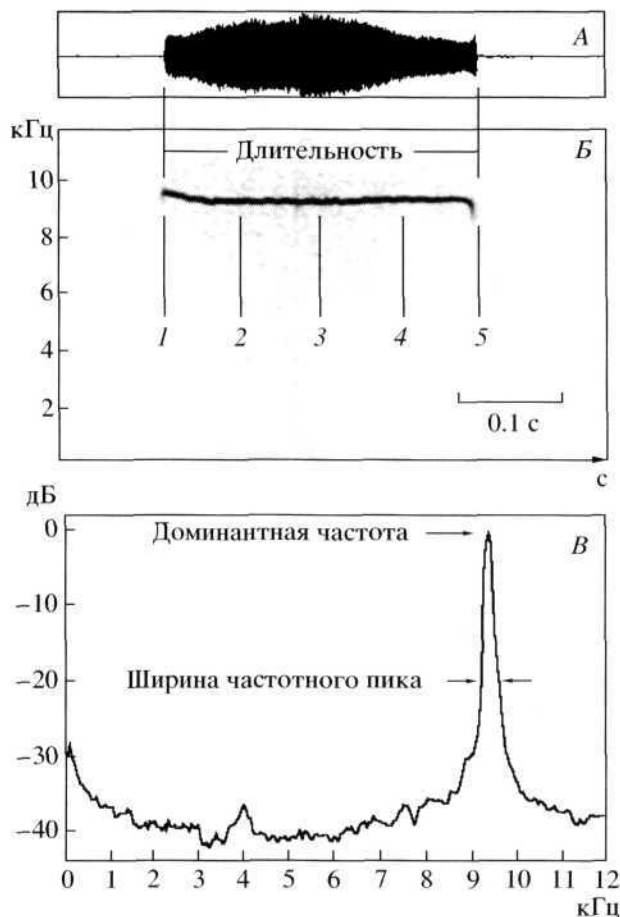


Рис. 1. Осциллограмма (А), спектрограмма (Б) и энергетический спектр (В) крика тревоги крапчатого суслика; 1-5 - точки измерения (начало, конец, середина, первая и последняя четверть каждого крика) доминантной частоты и ширины частотного пика, которые представлены в энергетическом спектре крика.

ти) и среднее по всему звуку значение ширины частотного пика; таким образом для каждого звука измеряли 15 различных параметров. Для некоторых звуков вручную по осциллограмме рассчитывали основную частоту, за которую мы принимали число синусоидальных циклов в одну секунду.

Для оценки индивидуальной и половой изменчивости структуры звуков использовали критерий Манна-Уитни и методы многомерной статистики (дисперсионный, дискриминантный и кроссвалидационный анализы). Статистическая обработка данных проведена в пакете STATISTICA, v. 5.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Крики тревоги крапчатого суслика представляют собой относительно короткий, высокочастотный свист, издаваемый с большой интенсивностью (рис. 2). Длительность криков (по всем кри-

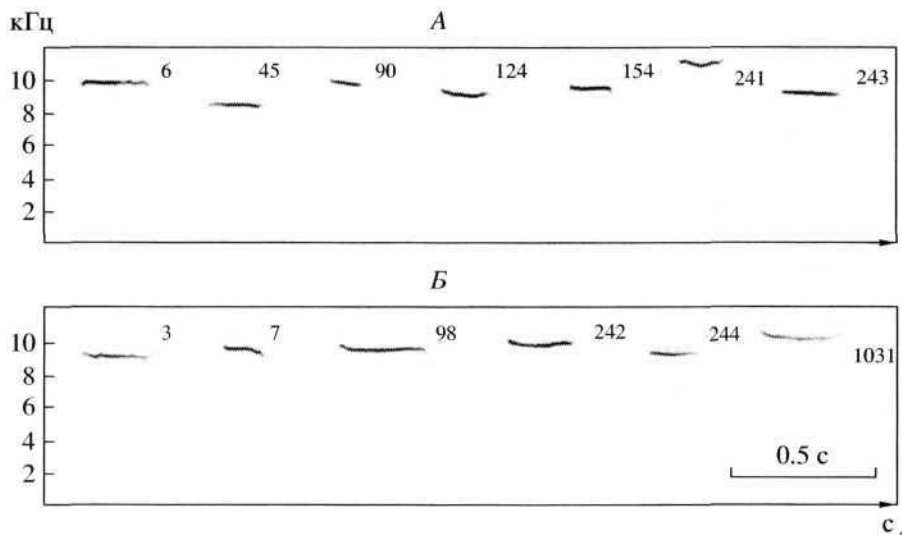


Рис. 2. Спектрограммы криков тревоги крапчатого суслика, по одному крику от 7 самцов (А) и 6 самок (Б), включенных в анализ на индивидуальную изменчивость; номера около спектрограмм соответствуют индивидуальным номерам животных.

кам для 19 особей, $n = 892$) варьирует в пределах от 65 до 380 мс ($m \pm SD = 213 \pm 52$ мс); доминантная частота, совпадающая с основной частотой криков - от 8.2 до 11.06 кГц ($m \pm SD = 9.45 \pm 0.49$ кГц). В большинстве случаев крики слабо модулированы по частоте, причем частотная модуляция обычно встречается в самом конце крика, когда его интенсивность резко снижается (рис. 2). Глубина частотной модуляции составляет 0.77 ± 0.54 кГц (от 0.1 до 3.5 кГц) и в 71.4% криков не превышает 10% от значения основной частоты.

В анализ на индивидуальную изменчивость были включены звуки от 7 самцов и 6 самок - по 30 случайным образом отобранных звуков от каждого из двенадцати животных и 29 от последнего, тринадцатого (всего 389 звуков). Межиндивидуальное сравнение с использованием дисперсионного анализа показало высоко достоверные различия между всеми параметрами криков тревоги этих животных. В табл. 1 приведены средние значения некоторых параметров криков тревоги для 13 крапчатых сусликов и результаты сравне-

Таблица 1. Значения ($m \pm SD$) некоторых параметров криков тревоги для тринадцати крапчатых сусликов и результаты сравнения индивидуальных различий с использованием дисперсионного анализа

Особь	Число криков	Длительность, мс	Средняя доминантная частота, кГц	Максимальная доминантная частота, кГц	Минимальная доминантная частота, кГц	Ширина частотного пика, Гц
Самка 3	30	282 ± 34	10.18 ± 0.14	10.60 ± 0.13	9.60 ± 0.11	344 ± 103
Самец 6	30	227 ± 21	9.75 ± 0.11	9.92 ± 0.07	9.29 ± 0.30	462 ± 105
Самка 7	30	216 ± 33	9.72 ± 0.06	9.89 ± 0.07	9.62 ± 0.06	296 ± 45
Самец 45	30	239 ± 21	8.46 ± 0.14	8.58 ± 0.12	8.05 ± 0.27	287 ± 43
Самец 90	30	159 ± 22	9.57 ± 0.09	9.68 ± 0.10	8.15 ± 0.63	451 ± 86
Самка 98	30	236 ± 40	8.98 ± 0.16	9.18 ± 0.15	8.82 ± 0.27	294 ± 60
Самец 124	30	187 ± 27	9.01 ± 0.07	9.33 ± 0.23	7.76 ± 0.20	383 ± 77
Самец 154	30	156 ± 15	9.40 ± 0.07	9.49 ± 0.07	9.00 ± 0.13	264 ± 64
Самец 241	30	157 ± 30	10.72 ± 0.13	11.08 ± 0.19	10.62 ± 0.13	500 ± 110
Самка 242	30	295 ± 27	9.36 ± 0.08	9.63 ± 0.08	8.50 ± 0.51	474 ± 107
Самец 243	29	207 ± 19	9.11 ± 0.07	9.20 ± 0.07	8.13 ± 0.33	353 ± 33
Самка 244	30	183 ± 19	9.14 ± 0.08	9.26 ± 0.08	8.27 ± 0.34	243 ± 22
Самка 1031	30	163 ± 16	9.46 ± 0.15	9.56 ± 0.12	8.85 ± 0.15	583 ± 94
<i>F</i> -отношение		$F = 98; p < 0.001$	$F = 844; p < 0.001$	$F = 795; p < 0.001$	$F = 107; p < 0.001$	$F = 54; p < 0.001$

Таблица 2. Причисление криков тревоги крапчатого суслика к каждой из особей на основе дискриминантного анализа

Номер животного	Причисление к предсказанной группе													Всего	Процент правильного причисления
	3	6	7	45	90	98	124	154	241	242	243	244	1031		
Самка 3	30													30	100
Самец 6		30												30	100
Самка 7			30											30	100
Самец 45				30										30	100
Самец 90		1			26								3	30	86.7
Самка 98						28						2		30	93.3
Самец 124							25					5		30	83.3
Самец 154								30						30	100
Самец 241									30					30	100
Самка 242		1								28				30	93.3
Самец 243											29			29	100
Самка 244								1				29		30	96.7
Самка 1031													28	30	93.3
Всего	30	32	30	30	26	28	25	31	30	28	31	36	32	389	95.9

Таблица 3. Причисление криков тревоги крапчатого суслика к каждой из особей на основе кроссвалидационного анализа

Номер животного	Причисление к предсказанной группе													Всего	Процент правильного причисления
	3	6	7	45	90	98	124	154	241	242	243	244	1031		
Самка 3	0													0	0
Самец 6		35												35	100
Самка 7			79											79	100
Самец 45				26		1								27	96.3
Самец 90		1			16								2	19	84.2
Самка 98						34	2	2				3		41	82.9
Самец 124							23					4		27	85.2
Самец 154								16						16	100
Самец 241									12					12	100
Самка 242		1	1							62				64	96.9
Самец 243											0			0	0
Самка 244								2				56		58	96.6
Самка 1031													40	40	100
Всего	0	37	80	26	16	35	25	20	12	62	0	63	42	418	95.5

ния индивидуальных различий с использованием дисперсионного анализа.

Пошаговый дискриминантный анализ показал 95.9% корректного причисления криков, что значительно выше случайного (7.7% для 13 особей) (табл. 2). Индивидуальная величина правильного причисления варьировала от 83.3 до 100%, что подтверждает, что все животные надежно выделялись из общей выборки. Дискриминация была

основана на всех 15 параметрах, включенных в анализ; наибольший вклад вносили средняя по звуку доминантная частота и длительность. Для проверки надежности ключей для индивидуальной дискриминации была проведена процедура кроссвалидации, суть которой состоит в том, что рассчитанные на основе одной выборки дискриминационные ключи используются для классификации другой выборки. В качестве тестовой выборки были использованы оставшиеся 418 криков от

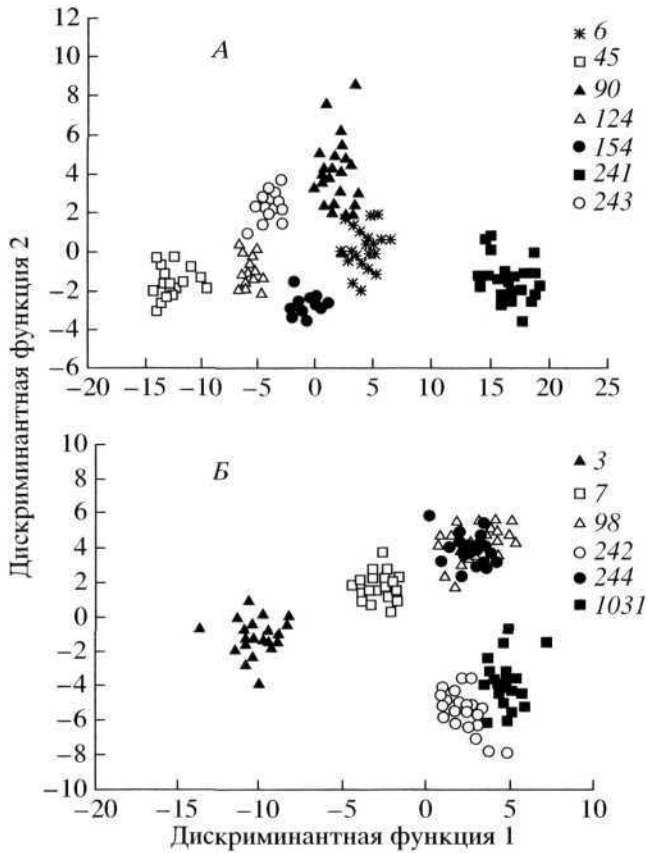


Рис. 3. Распределение криков тревоги 7 самцов (А) и 6 самок (Б) крапчатого суслика в пространстве двух главных дискриминантных функций; номера соответствуют индивидуальным номерам животных.

13 особей, включенных в анализ на индивидуальную изменчивость. Кроссвалидация показала не отличающуюся от первоначальной среднюю величину правильного причисления - 95.5% (табл. 3). Надо отметить, что для двух животных (самки 3 и самца 243) в тестовую выборку не было включено ни одного звука, и в результате кроссвалидационного анализа к этим животным было совершенно правильно не причислено ни одного крика.

Аналогичный анализ на индивидуальную дискриминацию был проведен отдельно для самцов и

самок (рис. 3). Для 7 самцов средняя величина правильного причисления на основе дискриминантного анализа составила 99.0%, кроссвалидация - 99.3%. Для 6 самок дискриминантный анализ показал 98.9% правильного причисления, проверка с помощью процедуры кроссвалидации - 98.6%.

В анализ на половую изменчивость был включен 221 звук от всех 19 животных: 105 звуков от 7 самок (по 15 отобранных случайным образом) и 116 звуков от 12 самцов (по 10 случайно отобранных от 11 животных и 6 от двенадцатого). В табл. 4 приведены средние значения некоторых параметров криков тревоги самцов и самок. Результаты сравнения по критерию Манна-Уитни не показали достоверных различий между 9 параметрами криков из 15. Дискриминантный анализ также не обнаружил различий в криках между полами - величина корректного причисления составила всего 71.5% при случайной для двух полов в 50% (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализированные нами крики были названы криками тревоги, поскольку их издавали в оборонительном контексте испуганные, сидящие в живоловках суслики. По своей структуре эти крики были наиболее близки к описанным Никольским (1979) звукам предупреждающего об опасности сигнала. Сигнал предупреждения об опасности крапчатого суслика представляет собой последовательность криков, которая сопровождается специфическим комплексом двигательных демонстраций - позой столбиком или кричанием из норы, когда видна только голова животного. Поскольку в нашем случае крики были нерегулярными и животные были лишены возможности проявлять естественное защитное поведение, мы предпочли использовать для обозначения издаваемых ими звуков более общий термин крик тревоги.

Наши данные показывают, что крики тревоги крапчатого суслика представляют собой единственную слабо модулированную частотную полосу, лежащую в диапазоне от 8 до 11 кГц. Возможно, что эта спектральная полоса имеет вышеле-

Таблица 4. Значения ($m \pm SD$) некоторых параметров криков тревоги для самцов и самок крапчатых сусликов и результаты сравнения различий между полами с использованием критерия Манна-Уитни

Пол	Число криков	Длительность, мс	Средняя доминантная частота, кГц	Максимальная доминантная частота, кГц	Минимальная доминантная частота, кГц	Ширина частотного пика, Гц
Самцы	116	203 ± 57	9.58 ± 0.57	9.76 ± 0.61	8.97 ± 0.95	409 ± 136
Самки	105	231 ± 52	9.52 ± 0.39	9.76 ± 0.47	9.06 ± 0.65	375 ± 143
Критерий Манна-Уитни		$U = 4383$; $p < 0.001$	$U = 5581.5$; н/д	$U = 6031.5$; н/д	$U = 5738.5$; н/д	$U = 5033.5$; $p < 0.05$

н/д - различия статистически недостоверны.

жащие гармоники, однако использованная нами аппаратура не позволяла качественно записывать частоты выше 15 кГц. Основываясь на анализе осциллограмм и энергетического спектра звуков, мы считаем, что эта частотная полоса представляет собой основную частоту крика тревоги. В проанализированных нами звуках мы ни разу не обнаружили никаких дополнительных частотных полос выше и ниже основной частоты. Таким образом, полученные нами данные не подтверждают мнение Никольского (1979), что основная частота звуков предупреждения об опасности крапчатого суслика равна примерно 2,5 кГц, и за счет фильтрации вокальным трактом сигнала голосового источника происходит перенос максимальной энергии звука на вторую гармонику в области 8 кГц. На представленной в работе Никольского (1979) спектрограмме крика тревоги крапчатого суслика частотные полосы, лежащие выше и ниже 8 кГц спектральной полосы с максимальной энергией, скорее всего являются не гармониками основной частоты, а сайдебандами – частотными полосами, возникающими в результате амплитудной модуляции основной частоты второй, более низкой частотой. Такая модуляция приводит к появлению в спектре звука дополнительных частотных полос, расстояние между которыми и основной частотой равно частоте амплитудной модуляции. Это явление, по-видимому, довольно широко распространено в звуках млекопитающих, однако его изучение началось лишь совсем недавно (Wilden et al., 1998; Frommolt, 1999; Володин и др., 2003). Сайдебанды могут возникать из-за индивидуальных особенностей строения вокального аппарата животного или условий записи (Frommolt, 1999; Fitch et al., 2002). В нашей выборке из 892 криков тревоги крапчатого суслика сайдебанды не были отмечены ни в одном, и основная частота, рассчитанная по осциллограмме, всегда превышала 8 кГц. Мы также не обнаружили никаких дополнительных частотных полос в криках, записанных с расстояния 10-15 м во время окрикивания сусликами наблюдателя. Вероятно, что присутствие или отсутствие дополнительных частотных полос в криках тревоги крапчатых сусликов определяется либо популяционными, либо индивидуальными особенностями.

Несмотря на очень простую структуру звуков предупреждения об опасности, они потенциально позволяют крапчатым сусликам с высокой надежностью отличать отдельных особей. Это подтверждают результаты дискриминантного и кроссвалидационного анализов, в которых были получены очень высокие, практически абсолютные значения величин индивидуальной дискриминации. Однако этого нельзя сказать про половую принадлежность – крики тревоги крапчатого су-

Таблица 5. Причисление криков тревоги крапчатого суслика к определенному полу на основе дискриминантного анализа

Пол животного	Причисление к предсказанному полу		Всего	Процент правильного причисления
	Самцы	Самки		
Самцы	90	26	116	77.6
Самки	37	68	105	64.8
Всего	127	94	221	71.5

лика не несут ключей, позволяющих надежно отличать пол кричащего животного, по крайней мере на основании тех параметров, которые были измерены в данной работе.

У ряда других видов дневных грызунов, а также пищух, также было обнаружено, что звуки предупреждения об опасности могут быть использованы для индивидуального различения. Так, для степного сурка (*Marmota bobak*) показано, что вероятность правильного причисления криков тревоги для 8 животных составляет 92,5%, что значительно выше случайного (Nikol'skii, Suchanova, 1994). Проигрывания записей видоспецифических криков тревоги суслика Ричардсона (*Spermophilus richardsonii*) показали, что животные надежно отличают знакомых особей (соседей) от незнакомых (Hare, 1998). В другом исследовании, проведенном на этом же виде, суслики различали крики особей, которые подавали сигнал тревоги на реального хищника, от тех, которые кричали беспричинно, в отсутствие хищников (Hare, Atkins, 2001). Очень высокая индивидуальная специфичность структуры криков предупреждения об опасности была обнаружена в двух исследованиях, выполненных на пищухах: американской (*Ochotona princeps*) и северной (*O. hyperhorea*) (Conner, 1985; Nikol'skii et al., 1990; Никольский, 1992). В обоих исследованиях был обнаружен очень высокий уровень индивидуальной дискриминации криков и надежное различение животными криков знакомых и незнакомых особей во время трансляций. Эти виды мелких млекопитающих отличаются значительной продолжительностью жизни и относительной устойчивостью социальных отношений, когда память о предыдущих конфликтах может сохраняться в течение нескольких лет (Nikol'skii, Suchanova, 1994; Никольский, 1992). При этом важность индивидуального опознавания конспецификов очень высока, поскольку позволяет поддерживать жизненно важные контакты и избегать опасных или нежелательных, и необходимость привлечения акустического канала наряду с ольфакторным и зрительным к выполнению этой задачи не вызывает сомнений.

Крапчатые суслики часто населяют местообитания с высоким травостоем, такие как посеы люцерны, опушки леса или пойменные луга (Лобков, 1999). В некоторые годы в локальных поселениях плотность особей может быть очень значительной - до 150-200 экз./га, участки обитания отдельных сусликов, как правило, существенно перекрываются (Лобков, 1999; неопубликованные данные за 2001 г. по урочищу "Великое поле", А.В. Чабовский, А.Ф. Бабицкий, личное сообщение). Это согласуется с данными, что у крапчатого суслика в сезон размножения встречаются небольшие группировки стабильного состава - группы территориальных самок с выводками и небольшие устойчивые группы самцов (Лобков, 1999; Титов, 2001). Логично предположить, что в этих группировках животным должно быть выгодно надежно различать друг друга, а также отличать членов данной группы от всех прочих сусликов. В условиях ограниченного поля зрения в густой траве и высокой концентрации запаха от многих особей, индивидуальное вокальное опознавание может способствовать установлению и поддержанию системы персонализированных связей, и, наряду с ольфакторными и визуальными сигналами, формировать вокруг животного стабильную социальную среду, выступая как один из элементов биологического сигнального поля.

Вместе с тем ряд вопросов, связанных с биологическим значением возможности индивидуального опознавания по крику тревоги у крапчатого суслика, остается открытым. Во-первых, неясно, используют ли суслики эту возможность на самом деле. Это можно проверить с помощью трансляции криков от знакомых и незнакомых особей и регистрации ответов особей-реципиентов. Во-вторых, неясно, насколько стабильны индивидуальные характеристики криков и сохраняются ли они неизменными от года к году. Если это так, то крики могут выступать в виде "визитной карточки" особи, ее вокальной сигнатуры, и обеспечивать быстрое обнаружение знакомых особей после зимней спячки. В-третьих, неизвестно, несут ли крики признаки, позволяющие отличать родственных особей, к примеру, детенышей одного выводка или всех детенышей данной самки. Если опять же это так, то крики могут использоваться как один из механизмов для предотвращения близкородственного скрещивания или для образования альянсов между самцами-братьями, что может выступать основой наблюдаемых в природе группировок самцов. Однако эти вопросы не могут быть решены только средствами акустического анализа и требуют комплексного подхода к изучению пространственно-этологической структуры поселений крапчатого суслика.

БЛАГОДАРНОСТИ

Эта работа не могла быть осуществлена без помощи, поддержки и благожелательного расположения С.А. Шиловой, А.В. Чабовского, Л.Е. Савинецкой, А.Ф. Бабицкого и других сотрудников экспедиции ИПЭЭ РАН, которым я приношу свою искреннюю благодарность. Я искренне признателен А.А. Никольскому и Е.В. Володиной за просмотр рукописи и ценные комментарии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (03-04-48919).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А.*, 2003. Субгармоники, ларингеальный шум и бифонации в звуках наземных млекопитающих / Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). М.: С. 80-81.
- Лобков В.А.*, 1999. Крапчатый суслик северо-западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: АстроПринт. 270 с.
- Никольский А.А.*, 1979. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии // Зоол. журн. Т. 58. С. 1183-1194. - 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 197 с. - 1992. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: изд-во МГУ. 120 с.
- Титов С.В.*, 2001. Пространственная структура поселений большого и крапчатого сусликов в Поволжье // Зоол. журн. Т. 80. С. 731-742.
- Conner D.A.*, 1985. The function of the pika short call in individual recognition // Z. Tierpsychol. V. 67. P. 131-143.
- Durbin L.S.*, 1998. Individuality in the whistle call of the Asiatic wild dog *Cuon alpinus* // Bioacoustics. V. 9. P. 197-206.
- Fischer J., Metz M., Cheney D.L., Seyfarth R.M.*, 2001. Baboon responses to graded bark variants // Anim. Behav. V. 61. P. 925-931.
- 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.
- Frommolt K.-H.*, 1999. Sidebands-facts and artefacts // Bioacoustics. V. 10. P. 219-224.
- Frommolt K.-H., Goltsman M.E., Macdonald D.W.*, 2003. Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in territorial mammal // Anim. Behav. V. 65. P. 509-518.
- Frommolt K.-H., Kruchenkova E.P., Russig H.*, 1997. Individuality of territorial barking in Arctic foxes, *Alopex lagopus* (L., 1758) // Z. Saugetierkunde. V. 62. Suppl. 2. P. 66-70.
- Gouzoules S., Gouzoules H., Marler P.*, 1984. Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signaling in the recruitment of agonistic aid // Anim. Behav. V. 32. P. 182-193.

- Hare J.F., 1998. Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers // Anim. Behav. V. 55. P. 451-460.
- Hare J.F., Atkins B.A., 2001. The squirrel that cried wolf: reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 51. P. 108-112.
- McComb K., Reby D., Baker L., Moss C., Sayialel S., 2003. Long-distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants // Anim. Behav. V. 65. P. 317-329.
- Nikol'skii A.A., Suchanova M.V., 1994. Individual variability of alarm call in steppe marmot (*Marmota bobac* Mull., 1776) / Actual problems of marmots investigation (ed. Rumiantsev V.Yu.). Moscow: ABF Publishing House. P. 169-181.
- Nikol'skii A.A., Teryokhin A.T., Srebrodol'skaya Yb.B., et. al., 1990. Correlation between the spatial structure of population and acoustic activity of northern pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) // Zool. Anz. V. 224. P. 342-358.
- Reby D., Cargnelutti B., Joachim J., Aulagnier S., 1999. Spectral acoustic structure of barking in the roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age- and individual-related variations // C R. Acad. Sci. Ser. 3. V. 322. P. 271-279.
- Reby D., Joachim J., Lauga J., Lek S., Aulagnier S., 1998. Individuality in the groans of fallow deer (*Dama dama*) backs // J. Zool. V. 245. P. 79-84.
- Tooze Z.J., Harrington F.H., Fentress J.C., 1990. Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus* // Anim. Behav. V. 40. P. 723-730.
- Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G., 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization // Bioacoustics. V. 9. P. 171-196.
- Zimmermann E., Lerch C., 1993. The complex acoustic design of an advertisement call in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*, Prosimii, Primates) and sources of its variation // Ethology. V. 93. P. 211-224.

INDIVIDUALITY OF ALARM CALLS IN THE SPOTTED SUSLIK (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)

I. A. Volodin

Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail: volodinsvoc@mail.ru

The structure of alarm calls in spotted susliks is very simple. They are practically flat in frequency modulation, their duration is weakly variable, and they do not consist of nonlinear phenomena. A hypothesis that even such a simple vocal structure provides the potential of encoding the individuality of a caller with high reliability is tested. Alarm calls were recorded from animals of known sex and age in June-August, 2001-2002 in Zaraiskii district of Moscow region. In total, 892 sounds from 19 individuals were analyzed by 15 parameters. Discriminant analysis of 389 sounds (29-30 sounds from each of 13 individuals) showed 95.9% of the correct assignment to an individual (crossvalidation 95.4%) that is much higher than random values (7.7%). Separately for 7 males and 6 females, the values of correct assignment were 99.0 and 98.9%, respectively. However, the percentage of correct assignment to sex of 71.5% ($n = 221$ calls, 105 from 7 females and 116 from 12 males) did not differ from the random one (50%). Therefore, structural characteristics of alarm calls allow spotted susliks to identify reliably individuals, but not sex. A probable biological importance of vocal individuality in the species studied is discussed.