

**БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ**

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 111, вып. 5 2006 Сентябрь—Октябрь

Выходит 6 раз в год

**BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS**

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 111, part 5 2006 September—October

There are six issues a year

REPRODUCTIVE COSTS IN FEMALES OF SPECKLED SOUSLIK (SPERMOPHILUS SUSLICUS GÜLD., 1770)

A.F. Babitsky, A. V. Tchabovsky, L.E. Savinetskaya

Summary

The assumption that reproduction is costly is crucial for life history theory. At the same time prevalence — or even existence — of costs of reproduction in real populations has been widely disputed. We sought for evidence of costs of reproduction in female speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*). We also tested the hypothesis that costs of reproduction, if existent, might affect the reproductive decisions. To address these questions we analyzed data on the reproductive rate, body mass dynamics, and survival of females in a population of the speckled ground squirrel in Moscow region, Russia. From 2001 to 2005 we live-trapped and individually marked 187 adult females at a 1-ha study grid.

Reproductive rate increased with age (oldest females being most likely to reproduce) and differed significantly between years, but didn't correlate with population density. On the other hand, body mass dynamics and survival did not differ between years, but were strongly influenced by reproductive status of females. Specifically, reproductive females were heavier at emergence than non-reproductive ones, but gained weight slower and weighed less at the time of entry into hibernation. Consequently, reproductive females suffered marginally higher over-winter mortality.

Our data suggest that in speckled ground squirrels reproduction incurs costs in terms of lower fattening success and increased subsequent mortality. Females' reproductive decisions appear to be influenced by age and mass at emergence rather than population density. Thus individual differences between the females might be more important determinants of reproduction than density-dependent regulation. These results are partly consistent with previous studies of different ground squirrels.

УДК 591.582+599.322

РАЗНООБРАЗИЕ КРИКОВ, ИЗДАВАЕМЫХ ПОЙМАННЫМИ В ЖИВОЛОВКИ КРАПЧАТЫМИ СУСЛИКАМИ *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (RODENTIA, SCIURIDAE)

В. А. Матросова, И. А. Володин, Е. В. Володина

Звуковой коммуникации наземных беличьих (Rodentia, Marmotinae) посвящено большое количество исследований, однако большинство из них касается только сигнала предупреждения об опасности как наиболее характерного и заметного в репертуаре вида (например, Owings, Virginia, 1978; Никольский, 1979, 1984; Schwagmeyer, 1980). Для некоторых американских видов рода *Spermophilus* (*S. beecheyi* — Owings, Leger, 1980; *S. armatus* — Balph, Balph, 1966; *S. beldingi* — Turner, 1973; Sherman, 1977; Leger et al., 1984; *S. richardsonii* — Davis, 1984) и представителей подрода *Urocitellus* (*S. parryi* — Melchior, 1971; *S. undulatus* — Никольский, 1984) показано существование двух разных типов сигнала предупреждения об опасности. Их использование связано с типом хищника (воздушного или наземного), который угрожает кричащему животному (Melchior, 1971; Никольский, 1979, 1984; Owings, Leger, 1980; Davis, 1984). Для представителей подрода *Colobotis* (т.е. большинства евразийских видов) описано существование только одного — тонального высокочастотного сигнала предупреждения об опасности (Никольский, 1979, 1984). Для этих видов в литературе отсутствуют описания вокальных репертуаров, за исключением кратких упоминаний, без проведения спектрографического

анализа структуры звуков (Яцентовский, 1925; Лобков, 1999).

Для крапчатого суслика (*S. suslicus*) все проведенные до настоящего времени исследования акустической коммуникации также были посвящены изучению характерного свистового сигнала предупреждения об опасности (Никольский, 1979, 1984; Володин, 2005). Однако пойманные в живоловки животные при подходе к ним человека могут издавать помимо сигналов предупреждения об опасности также и другие разнообразные звуки. Цель данного исследования — дать количественное и качественное описание их структурных особенностей.

Исследование проведено в 2 км севернее г. Зарайск Московской обл. (54°47,68' с.ш., 38°42,23' в.д.) на краю поселения Великое поле (Шекарова и др., 2003). Звуки были записаны в течение двух сезонов наземной активности сусликов: с 7 мая по 31 июля 2003 г. и с 17 апреля по 17 июля 2004 г.

Записи криков сделаны от пойманных в сетчатые живоловки сусликов, издававших звуки в ответ на нахождение поблизости человека. Все записи получены от индивидуально меченных животных известного пола. В случае если суслики не кричали спонтанно, их дополнительно провоцировали на крики, размахивая над ними бейсболкой. Как только животные начинали кричать, стимуляцию прекращали. Звуки записаны с расстояния около 30 см, каждая запись продолжалась около 5 мин. Для записи криков использованы магнитофон SONY-WM-D6C с динамическим микрофоном Tesla-AMD-411N или магнитофон

Marantz-PMD-222 с конденсаторным микрофоном AKG-C1000S, с частотным ответом для обоих комплектов 50—15 000 Гц.

Анализ звуков выполнен в программе Avisoft-SASLab Pro v. 4.3 (© R. Specht). Звуки, записанные в 2003 г., оцифровали с частотой дискретизации 24 кГц, в 2004 г. — с частотой дискретизации 44 кГц. Для построения спектрограмм использовали следующие параметры: окно Хэмминга; длина быстрого преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; перекрывание по частотной оси (frame) 50%; перекрывание по временной оси (overlap) 93,75%. Соответственно для звуков 2003 г. ширина частотного фильтра составляла 122 Гц, разрешение по времени 1,3 мс, разрешение по частоте 46 Гц, для звуков 2004 г. — 224 Гц, 0,7 мс и 86 Гц соответственно.

Для описания акустического репертуара крапчатого суслика использованы 47 записей от взрослых животных (23 самцов и 24 самок), которые содержали звуки как минимум двух типов. Всего проанализировано 1313 звуков, от 1 до 10 звуков каждого из представленных в записи типов для каждой особи (таблица).

В каждом звуке измеряли общую длительность и частоту максимальной интенсивности. Кроме того, для типов звуков с выраженной основной частотой (тональных) измеряли начальное, конечное, максимальное и минимальное значения основной частоты. Для звуков, в которых основная частота не могла быть прослежена (широкополосных), измеряли значения от одного до трех наибольших энергетических пиков в спектре звука. Для звуков, издаваемых короткими сериями (стрекот и щебет), также измеряли интервалы между отдельными элементами, для ритмического звука (трещание) — период пульсации.

Все статистические анализы были сделаны в пакете программ STATISTICA, v. 6.0.

Вокализации, издаваемые в живоловках крапчатыми сусликами, мы подразделили на 7 типов (рисунк), составляющих два структурных класса — **тональные** (свист и щебет) и **широкополосные** (хрюканье, стрекот, трещание, ворчание, шумное дыхание). Ниже мы приводим описание этих типов, а также средние значения $\pm SD$ параметров криков.

Свист — интенсивный звук с максимальной основной частотой $9,66 \pm 0,75$ кГц; с небольшим понижением частоты к концу сигнала и глубиной частотной модуляции $0,61 \pm 0,6$ кГц. Начальная основная частота свиста составляла $9,46 \pm 0,80$ кГц, конечная — $9,17 \pm 0,97$ кГц. Длительность свиста (241 ± 62 мс) наибольшая среди всех типов звуков. Чаще всего свисты издаются длинными сериями с регулярными интервалами, формируя сигнал предупреждения об опасности (Никольский, 1979).

Щебет — короткие тональные звуки, которые в свою очередь могут быть разделены на два подтипа: «связанный со свистом» и «не связанный со свистом» щебет. **Связанный со свистом щебет** представлял собой очень короткие (19 ± 7 мс) звуки, которые

встречались в виде серий с нерегулярными интервалами, включавших 1—5 элементов. Последовательность таких щебетов всегда завершалась свистом. Общий ход частоты последовательности неизменно оказывался восходящим, охватывая диапазон частот от 3,45 до 11,03 кГц. Интервал между звуками составлял 41 ± 30 мс. **Не связанный со свистом щебет** — звук длительностью 29 ± 12 мс, встречавшийся независимо от свиста. Чаще всего этот звук состоял из одного элемента, реже они образовывали серию.

Хрюканье — самый изменчивый по структуре широкополосный звук длительностью 84 ± 47 мс. В частотном спектре энергетически наиболее выражены частотные области $0,43 \pm 0,12$ и $4,25 \pm 0,76$ кГц.

Стрекот — короткие (32 ± 10 мс) звуки, организованные в серии из 2—7 быстро следующих друг за другом элементов длительностью 203 ± 99 мс ($n = 84$ серии). Как и в хрюканье, в частотном спектре наиболее энергетически выражены частотные области $0,48 \pm 0,23$ и $4,51 \pm 0,75$ кГц.

Трещание — длительный (123 ± 56 мс) и интенсивный звук с хорошо выраженной ритмической структурой (период пульсации $10,8 \pm 1,7$ мс). В частотном спектре трещания хорошо выражены три частотные области: нижняя ($0,44 \pm 0,09$ кГц), верхняя ($8,38 \pm 1,36$ кГц) и средняя, причем средняя распадается на два частотных пика ($3,46 \pm 0,72$ и $5,22 \pm 0,85$ кГц соответственно).

Ворчание — длительный (183 ± 72 мс) звук, в спектре которого выражена только нижняя частотная область ($0,37 \pm 0,05$ кГц).

Шумное дыхание представляет собой серии шумных выдохов, длительность отдельного выдоха в которых составляет 47 ± 17 мс, а интервалы между ними 66 ± 24 мс. В частотном спектре дыхания выделялись две частотные области: средняя $5,15 \pm 0,30$ кГц и верхняя $9,29 \pm 0,79$ кГц. Это единственный широкополосный тип звука, у которого отсутствовала энергия в низкочастотной области спектра.

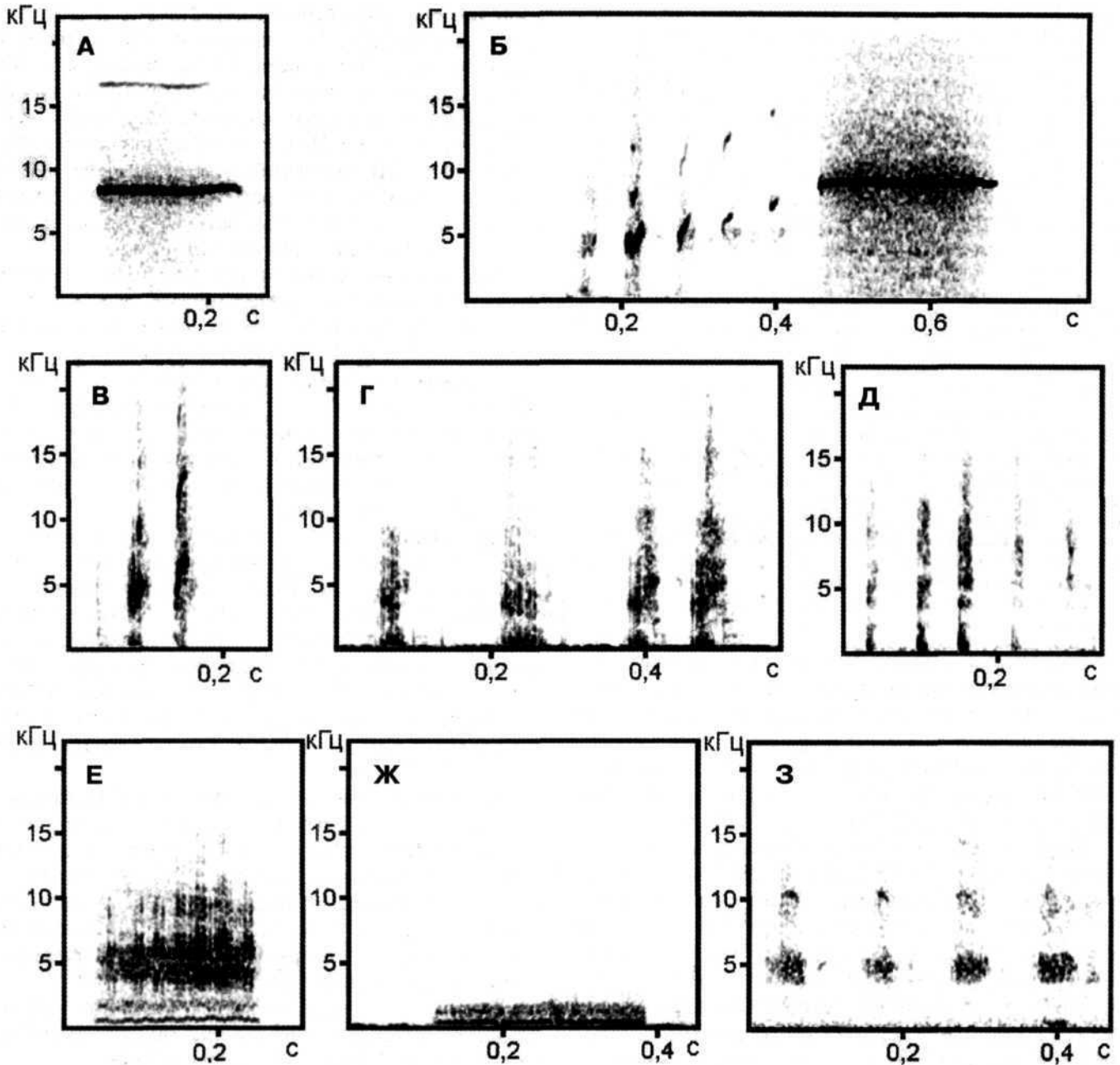
Кроме того, среди звуков, издаваемых крапчатыми сусликами, мы отмечали **шипение**, которое иногда предшествовало свисту, и **стук зубами**.

Обсуждение результатов

Наши данные свидетельствуют, что в оборонительном репертуаре крапчатого суслика помимо свистового предупреждающего об опасности сигнала

Число звуков разных типов, использованных для описания репертуара взрослых крапчатых сусликов

Пол	Число особей	Тип звука							
		свист	щебет		хрюканье	трещание	стрекот	дыхание	ворчание
			связанный со свистом	несвязанный со свистом					
Самцы	23	228	82	29	124	25	193	74	3
Самки	24	235	72	21	79	34	74	24	16
Всего	47	463	154	50	203	59	267	98	19



Типы звуков крапчатого суслика:

А — свист, Б — связанный со свистом щебет, В — не связанный со свистом щебет, Г — хрюканье, Д — стрекот, Е — трещание, Ж — ворчание, З — шумное дыхание

имеются разнообразные звуки, как тональные, так и широкополосные. Для многих видов американских сусликов (*S. armatus* — Balph, Balph, 1966; *S. beldingi* — Turner, 1973; Sherman, 1977; *S. tridecemlineatus* — Schwagmeyer, 1980; *S. beecheyi* — Owings, Leger, 1980), а также видов подрода *Uroditellus* (Никольский, 1984) показано, что одни и те же типы звуков встречаются как реакция на появление хищника и при внутривидовых социальных взаимодействиях. Однако неизвестно, используют ли крапчатые суслики широкополосные звуки, такие, как стрекот, для предупреждения об опасности, а также, напротив, используется ли высокочастотный свист во внутривидовых конфликтах или служит исключительно для предупреждения

об опасности со стороны как наземных, так и воздушных хищников.

За исключением свиста, используемого в качестве сигнала предупреждения об опасности (Никольский, 1979, 1984), функция других типов звуков у этого вида неизвестна, но исходя из тех условий, в которых мы записывали звуки, возможно, что они издаются либо когда источник опасности находится в непосредственной близости от животного, либо во время внутривидовых агрессивных конфликтов. Необходимы дальнейшие исследования вокального и социального поведения крапчатого суслика наряду с детальным акустическим анализом и экспериментами по проигрыванию звуков, чтобы больше узнать о

функциональном значении разных типов криков оборонительного репертуара этого вида.

Авторы выражают глубокую признательность за помощь сотрудникам экспедиции ИПЭЭ РАН: С.А. Шиловой, А.В. Чабовскому, Л.Е. Савинецкой, А.Ф. Бабицкому, а также студентам

Д. Володиной, А. Володину и М. Нагайлику, помогавшим нам при сборе материала в поле. Мы искренне благодарны А.А. Никольскому за ценные замечания и предоставленные литературные источники, а также Н.А. Формозову за конструктивную критику.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты №03-04-48919, 06-04-48400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Володин И.А. Индивидуальная специфика в криках тревоги у крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. 2005. Т. 84. Вып. 2. С. 228-235.

Лобков В.А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья. Биология и функционирование популяций. Одесса, 1999. 270 с.

Никольский А.А. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 8. С. 1183-1193.

Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984. 199 с.

Шекарова О.Н., Краснова Е.Д., Савинецкая Л.Е. Крапчатый суслик // Красная книга Московской области. М., 1998. С. 23.

Яценковский Е.В. Суслики в Белоруссии // Труды опытной станции борьбы с вредителями. Вып. 5. Минск, 1925.

Balph D.M., Balph D.F. Sound communication of Uinta ground squirrels // J. Mammol. 1966. Vol. 47. P. 440-450.

Davis L.S. Alarm calling in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) // Z. Tierpsychol. 1984. Vol. 66. P. 152-164.

Leger D.W., Berney-Key S.D., Sherman P.W. Vocalizations of Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*) // Anim. Behav. 1984. Vol. 32. P. 753-764.

Melchior H.R. Characteristics of Arctic ground squirrel alarm calls // Oecologia. 1971. Vol. 7. P. 184-190.

Owings D.H., Leger D.W. Chatter vocalizations of California ground squirrels: predator- and social-role specificity // Z. Tierpsychol. 1980. Vol. 54. P. 163-184.

Owings D.H., Virginia R.A. Alarm calls of California ground squirrels // Ibid. 1978. Vol. 46. P. 58-70.

Schwagmeyer P.L. Alarm calling behavior of the Thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1980. Vol. 7. P. 195-200.

Sherman P.W. Nepotism and the evolution of alarm calls // Science. 1977. Vol. 197. P. 1246-1253.

Turner L.W. Vocal and escape responses of *Spermophilus beldingi* to predators // J. Mammol. 1973. Vol. 54. P. 899-993.

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
Московский зоопарк
matrosova_zoo@mail.ru

THE DIVERSITY OF CALLS PRODUCED BY LIVE-TRAPPED SPECKLED GROUND SQUIRRELS *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (RODENTIA, SCIURIDAE)

V.A. Matrosova, I.A. Volodin, E.V. Volodina

Summary

The description of vocal repertoire of adult speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*), made on the base of calls recorded from live-trapped animals, is given. The calls were subdivided into seven call types, belonging to the two structural classes: tonal (whistle and chatter) and wideband (grunt, short rhythmic grunt, chirr, snarl, pant).

УДК 551.525:591.521:599.322/.324

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА В НОРАХ МАЛОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS PYGMAEUS* PALLAS, 1778)

К. И. Беловежец

Суслики — животные, проводящие в норах большую часть жизни, в том числе период спячки. Одним из недостаточно проработанных вопросов является оценка микроклиматических условий в норе, так как микроклимат и температурный режим нор заметно отличаются от условий на поверхности. Изучение этого аспекта экологии норных животных требует значительных по длительности и сложности полевых наблюдений. Одним из способов упростить

задачу и дать качественное и количественное описание температурного режима нор является математическое моделирование.

Возможность математического моделирования температурного режима в норах млекопитающих была высказана и обоснована ранее (Никольский, Хуторской, 2001). Было показано, что температура в норе находится под контролем грунта, в котором вырыто подземное укрытие. Связано это с тем, что конвек-