

УДК 591.582+599.322

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРИКА ТРЕВОГИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE): ВЛИЯНИЕ ПОЛА, ВОЗРАСТА И МАССЫ ТЕЛА

© 2012 г. В. А. Матросова^{1,4}, С. В. Пиванова², Л. Е. Савинецкая³, И. А. Володин^{4,5},
Е. В. Володина⁵, О. Н. Шекарова³

¹ Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Москва 119991, Россия

² Естественно-географический факультет Липецкого государственного педагогического университета, Липецк 398020, Россия

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

⁴ Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

⁵ Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

e-mail: v.matrosova@gmail.com

Поступила в редакцию 17.06.2011 г.

Оценивали внутри- и межпопуляционную изменчивость криков тревоги и массы тела крапчатых сусликов (*Spermophilus suslicus*) из двух географически разделенных поселений, расположенных в пойменно-луговом и антропогенном ландшафтах. Крики тревоги, записанные от 160 сусликов (по 80 особей в каждой популяции), по 20 особей в каждом половозрастном классе (самцы, самки, взрослые, детеныши) проанализированы по четырем акустическим параметрам. Обнаружены значительные и достоверные различия в значениях параметров основной частоты криков и массе тела между популяциями. Многофакторный дисперсионный анализ показал, что пол сусликов не влиял на параметры криков; возраст оказывал небольшое, но достоверное влияние на длительность и основную частоту, в то время как принадлежность сусликов к той или иной популяции оказывала очень сильное влияние на все параметры криков тревоги. Регрессионный анализ не выявил достоверного влияния массы тела на параметры криков тревоги взрослых и детенышей ни в одном из поселений. Таким образом, сохраняя в целом видовую специфичность акустической структуры, крики тревоги крапчатых сусликов из разных поселений заметно различались по акустическим характеристикам.

Ключевые слова: внутривидовая изменчивость, крик тревоги, межпопуляционные различия, наземные беличьи, крапчатый суслик.

Наземные беличьи — один из характерных и наиболее заметных компонентов экосистем открытых ландшафтов, от пустынь до тундры (Шилова, 2000). Дневной образ жизни, жизнь в открытых местообитаниях, разнообразные позы настороженности и звуковой сигнал предупреждения об опасности определяют использование этих животных в качестве традиционного объекта исследования поведения, направленного на защиту от хищников (к примеру, Никольский, 1984; Чабовский, 2005; Blumstein, 2007). Отсутствие способности к вокальному научению (Matocha, 1975) — это еще одна особенность, делающая наземных беличьих удобной моделью для изучения влияния пространственно-экологических факторов на изменчивость звуков. Исследование изменчивости звукового предупреждающего об опасности сигнала (крика тревоги) среди близких видов наземных беличьих показало, что различия в структуре

криков нарастают по мере пространственной дивергенции. Наиболее полно влияние географической изменчивости было показано для сурков и сусликов Евразии (Никольский, 1976, 1979, 1984). Направления структурной изменчивости крика тревоги могут определяться географическими барьерами (Никольский, Румянцев 2004) или изоляцией в рефугиумах ледникового периода и последующим расселением из них (Никольский, Орленев, 1984; Никольский и др., 2007).

Анализ межпопуляционной изменчивости помогает понять механизмы дивергенции видообразования. Межпопуляционная изменчивость была показана для криков тревоги красного сурка (*Marmota caudata*) (Никольский, Орленев, 1984), луговых собачек Гуннисона (*Cynomys gunnisoni*) (Slobodchikoff, Coast, 1980; Slobodchikoff et al., 1998) и малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*)

(Никольский и др., 2007). В разделенных непреодолимыми географическими барьерами популяциях красных сурков крики тревоги различались по временным параметрам, таким как длительность и число импульсов в серии, в то время как непрерывные поселения сурков того же вида не различались по этим характеристикам (Никольский, Орленев, 1984). У луговых собачек Гуннисона была обнаружена связь между удаленностью колоний и различиями во временных параметрах криков тревоги (Slobodchikoff, Coast, 1980; Slobodchikoff et al., 1998; Perla, Slobodchikoff, 2002). Крики малого суслика из поселений левого и правого берега р. Волги, представляющей непреодолимый географический барьер, различались по комплексу признаков (Никольский и др., 2007).

На структуру криков тревоги также могут оказывать влияние характеристики местообитаний, такие как обзорность (Чабовский, 2005), рельеф (Никольский, 1984) и зашумленность (Rabin et al., 2003, 2006). Для мелких млекопитающих высокая растительность, камни и выбросы из нор затрудняют визуальное обнаружение хищников и могут служить преградой для распространения звука (Никольский, 1984; Чабовский, 2005; Ebensperger, Hurtago, 2005). У луговых собачек Гуннисона максимальная частота криков тревоги увеличивалась после отрастания травы в сезон дождей (Perla, Slobodchikoff, 2002). В другом исследовании было показано, что сложность местообитания (высота растительности, камни и пни) была положительно связана с числом нот и общей длительностью крика тревоги этого вида (Slobodchikoff, Coast, 1980). Период следования звуков в криках тревоги серых сурков (*Marmota baibacina*) был короче в местообитаниях с вертикально расчлененным рельефом, который затруднял обзорность (Nikol'skii, 1994). У калифорнийских сусликов (*Spermophilus beecheyi*), живущих в зашумленных местообитаниях рядом с автострадой, энергия криков тревоги была смещена в верхнюю часть спектра звука, на вторую или третью гармонику в отличие от спектра звука у сусликов, живущих в условиях низкого фонового шума. Благодаря этому крики тревоги не маскировались фоновым шумом дороги (Rabin et al., 2003). Трансляция записей видовых криков тревоги показала, что высокий уровень шума повышал тревожность калифорнийских сусликов (Rabin et al., 2006).

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus*) — важный компонент биоразнообразия степных экосистем. Ареал крапчатого суслика ранее охватывал практически всю степную зону европейской части России и Украины (Семенов, Семенов, 1902; Предтеченский, 1928; Северцов, 1950; Барабаш-Никифоров, 1957). В средней полосе России численность крапчатого суслика почти повсеместно сокращается. В настоящее время ранее непрерывный ареал вида сильно фрагменти-

рован на отдельные популяции, изолированные друг от друга участками сплошной распашки, населенными пунктами, железными и автомобильными дорогами (Шилова, Шекарова, 2005; Шекарова, 2006; Недосекин, 2007). Фрагментация ареала потенциально может способствовать дивергенции признаков криков тревоги в пространственно разделенных поселениях.

Крики тревоги крапчатых сусликов издаются длительными рядами с интервалами между криками значительно большими, чем длительность самого крика (Никольский, 1979, 1984; Володин, 2005). Ранее влияние пола, возраста и массы тела на структурные признаки крика тревоги крапчатого суслика было изучено для одной популяции (Володин, 2005; Matrosova et al., 2007), а межпопуляционная изменчивость была исследована только на качественном уровне (Никольский, 1984). В этой работе мы сравниваем акустические признаки криков тревоги из двух пространственно разделенных и различных по условиям обитания поселений крапчатого суслика и оцениваем влияние пола, возраста, массы тела и принадлежности к географической популяции на эти признаки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Крики тревоги крапчатого суслика записаны с конца апреля по начало июля в двух природных поселениях — “Зарайск” и “Липецк”. Поселения располагались в 540 км друг от друга в направлении север-юг. В обоих поселениях суслики принадлежат к одному и тому же подвиду *S. s. guttatus* Pall. 1770 (Огнев, 1947).

“Зарайск” (54°47'68" с.ш., 38°42'23" в.д.) — природное поселение крапчатого суслика на северной границе ареала вида, расположенное на пойменном лугу площадью около 120 га на левом берегу р. Осетр в Московской обл. (Шекарова и др., 1998; 2003). Пойма реки в данном месте представляет собой сухой луг с тонкой дерновиной на легкосуглинистой дерново-луговой почве. В растительном покрове доминируют овсяница красная (*Festuca rubra*), земляника зеленая (*Fragaria viridis*), полевица тонкая (*Agrostis tenuis*) и бедренец-камнеломка (*Pimpinella saxifraga*) (Шекарова и др., 2003; Бабицкий, 2008). Ровная местность наряду с низкой растительностью в начале вегетации при сильном выпасе и после покосов обеспечивает хороший обзор. Суслики издали замечают людей и активно подают звуковые сигналы. В сезон вегетации обзор и доступность пищевых ресурсов могут меняться из-за отрастания травы, которая становится слишком грубой для поедания ее сусликами. Поселение “Зарайск” испытывает умеренную агротехническую нагрузку за счет частичной распашки, выпаса скота и сенокоса и незначительную рекреационную нагрузку (рыбалка, посещение пляжей). Отношение населе-

ния и администрации района к сусликам этого поселения положительное и специально их не преследуют. Выход из зимней спячки (в среднем за семилетний период) происходит во второй-третьей декаде апреля. Средняя доля размножающихся самок невысока и составляла всего 43% (Бабицкий, 2008). В этом исследовании в поселении “Зарайск” отлов животных и запись криков тревоги проводили на двух экспериментальных площадках, площадью около 1 га каждая, расположенных в 50 м от уреза воды.

“Липецк” (52°36'28" с.ш., 39°26'38" в.д.) – недавно возникшее поселение крапчатых сусликов, расположенное на кладбище площадью около 60 га в 5 км от г. Липецк, созданном на месте сельскохозяйственных земель в 1980 г. Это поселение располагается в центре прежних границ ареала крапчатого суслика (Семенов, Семенов, 1902; Предтеченский, 1928; Барабаш-Никифоров, 1957), но относительно изолировано из-за распашки окрестных полей (Недосекин, 2007; Пиванова, 2009, 2009а; Пиванова, Шубина, 2009). Территория кладбища имеет слабо выраженный волнистый рельеф, почвы представляют собой выщелоченные черноземы на глинистой подпочве (Пиванова, Шубина, 2010). Памятники, ограждения и древесно-кустарниковая растительность предоставляют сусликам множество укрытий. Однако из-за структурированного ландшафта поле зрения сильно ограничено, повышая вероятность встречи “лицом к лицу” с другим сусликом или хищником. Частое появление людей вызывает привыкание к ним животных, суслики подходят к людям на 1–2 м и редко их окрикивают. На кладбище суслики имеют возможность питаться дикорастущими и культурными растениями, имеющими питательные луковицы, корневища, плоды и семена. Это обстоятельство наряду с традицией приносить на кладбище еду (конфеты, печенье, яйца) обеспечивают для сусликов стабильную кормовую базу в течение всего сезона их наземной активности, в том числе после спячки и при выходе детенышей из нор (Литвинова и др., 2009). Отношение населения к сусликам по большей части негативное из-за того, что суслики разрыгают могилы и из-за ошибочных представлений о характере их питания. Люди стараются снизить численность животных путем отстрела, затравливания и выливания из нор (Пиванова, 2008). Выход из зимней спячки происходит на месяц раньше, чем в поселении “Зарайск”, во второй-третьей декаде марта (Пиванова, 2008а). Доля размножающихся самок в “Липецке” была в два раза выше, чем в “Зарайске” и составляла 91% в 2009 г. (Пиванова, Шубина, 2010а) и 86.5% ($n = 111$) в 2010 г. (наши неопубликованные данные). В поселении “Липецк” отлов животных и запись криков тревоги проводили на всей территории кладбища.

Все крики индивидуально помеченных животных известного пола и возраста были записаны в 2003–2006 гг. в поселении “Зарайск” и в 2010 г. в поселении “Липецк”. В категорию “взрослых” мы включали особей в возрасте один год и старше, в категорию “детенышей” – сеголетков, рожденных в год, когда проводилась запись. Записи криков взрослых сусликов в каждом из поселений были сделаны в течение месяца после пробуждения весной; большая часть криков детенышей сусликов была записана в течение первой недели после выхода из нор, т.е. в возрасте 4–5 недель.

Сусликов отлавливали во время дневной активности с 8:00 до 19:00 с помощью сетчатых живоловок 30 × 10 × 10 см (Щипанов, 1987) с приманкой из семян подсолнечника. Крики записаны от сидящих в живоловках животных в пределах часа после поимки. Суслики издавали крики в ответ на присутствие рядом наблюдателя или в ответ на движения его руки. С началом криков стимуляцию прекращали. Для записи использовали аналоговый кассетный магнитофон Marantz-PM2-222 или цифровой магнитофон Marantz-PM2-660 с электретным кардиоидным микрофоном AKG-C1000S. Запись продолжалась 2–6 (обычно 3–4) мин, что позволяло записать несколько десятков криков тревоги. Дистанция до микрофона составляла около 30 см. Часть записей (использованная для иллюстраций) была параллельно сделана на ультразвуковой магнитофон Pettersson D1000X со встроенным ультразвуковым микрофоном с частотой дискретизации 192 кГц. После записи животных взвешивали (на весах Tefal Ovelys 79881 с точностью до 1 г), определяли пол, возраст и индивидуальную метку.

Для акустического анализа использованы записи криков 160 особей: 40 взрослых (20 самцов, 20 самок) и 40 детенышей (20 самцов, 20 самок) сусликов из поселения “Зарайск”, и 40 взрослых (20 самцов, 20 самок) и 40 детенышей (20 самцов, 20 самок) из поселения “Липецк”. От каждой особи было проанализировано по 10 криков тревоги хорошего качества, без искажений, шума ветра и наложений других звуков. Всего в анализ включено 800 криков тревоги сусликов из “Зарайска” (400 от взрослых, 400 от детенышей) и 800 криков тревоги сусликов из “Липецка” (400 от взрослых, 400 от детенышей). Благодаря этому, был выровнен вклад разных особей, половозрастных классов и популяций в анализ акустической изменчивости криков тревоги.

Все акустические анализы проведены в спектрографической программе Avisoft-SASLab Pro. Звуки оцифрованы с частотой дискретизации 24.0 кГц, шумы ниже 1 кГц отфильтрованы. Для построения спектрограмм использовали окно Хэмминга, длину Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек, перекрытие по частотной оси (frame) 50% и перекрытие по вре-

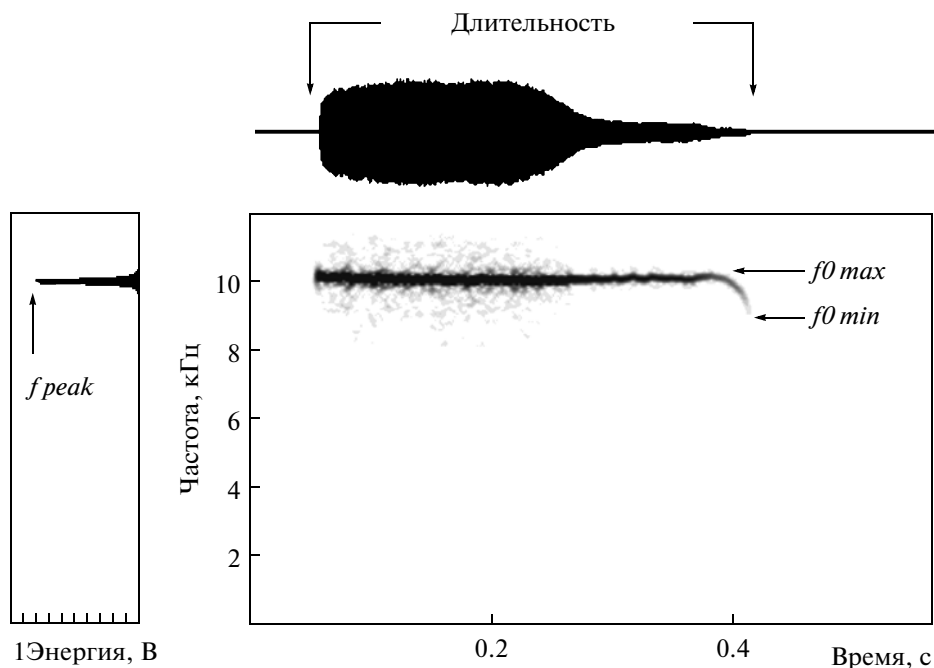


Рис. 1. Параметры крика тревоги крапчатого суслика: $f0\ max$ – максимальная основная частота, $f0\ min$ – минимальная основная частота, $f\ peak$ – доминантная частота. Левое окно – энергетический спектр, правое – спектрограмма, сверху – осциллограмма.

менной оси (overlap) 96.87%. Поскольку в криках тревоги крапчатого суслика основная частота совпадает с доминантной (частотой максимальной амплитуды) (Володин, 2005; Matrosova et al., 2007, 2009, 2011), все измерения проводили с помощью полуавтоматической опции по экстракции параметров спектра звуков, встроенной в программу Avisoft. Стандартный курсор устанавливали на начало и конец каждого крика и далее автоматически измеряли длительность всего крика и доминантную частоту в 22 точках, взятых через равные интервалы между началом и концом крика. Максимальное из 22 значений принимали в качестве максимальной основной частоты крика ($f0\ max$), а минимальное – в качестве минимальной основной частоты ($f0\ min$). По суммарному энергетическому спектру крика автоматически измеряли доминантную частоту $f\ peak$ (рис. 1). Все измерения автоматически заносятся в электронную таблицу Excel. Глубину частотной модуляции рассчитывали как разницу между максимальным и минимальным значениями основной частоты.

В статистическую обработку включены средние значения параметров криков тревоги от всех 160 сусликов. Поскольку ни одно из 32 распределений акустических параметров и 8 распределений массы тела не отличалось от нормального (тест Колмогорова-Смирнова, $p > 0.1$ для всех случаев), мы могли использовать параметрические тесты. Поскольку каждый половозрастной класс в каждом из поселений был представлен

20 особями (табл. 1), для проверки влияния факторов пола, возраста и принадлежности суслика к одному из двух поселений на структуру криков тревоги мы использовали многофакторный дисперсионный анализ с пост-хок тестом Ньюмана-Кейла. Для оценки влияния возраста на частоту криков отдельно для каждого поселения использовали однофакторный дисперсионный анализ. Поскольку возраст является детерминантом массы тела, оценка влияния этого фактора была проведена отдельно с использованием коэффициента корреляции Пирсона, рассчитанного для взрослых и для детенышей каждого поселения. Статистическая обработка проведена в пакете программ STATISTICA, v. 6.0. Все средние значения приведены как среднее $\pm SD$. Все тесты были двухсторонними, различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Крики тревоги крапчатых сусликов представляли собой гармонические высокочастотные звуки, слабо или совсем не модулированные по частоте, с максимальной основной частотой в 9.09 ± 0.85 кГц ($n = 160$) и минимальной частотой в 8.60 ± 0.85 кГц. Глубина частотной модуляции составляла 0.49 ± 0.33 кГц и только у 15 животных (9.4%) превышала 10% от значения основной частоты. Длительность криков тревоги составляла

Таблица 1. Значения параметров криков тревоги и массы тела крапчатых сусликов из двух поселений, взрослых и детенышей, самцов и самок

Параметр крика	Зарайск				Липецк			
	Взрослые		Детеныши		Взрослые		Детеныши	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Длительность, мс	222 ± 32	259 ± 61	230 ± 39	219 ± 42	222 ± 33	210 ± 35	188 ± 31	184 ± 36
	122–302	135–371	170–310	140–309	164–283	168–314	118–244	117–276
f_{peak} , кГц	9.56 ± 0.41	9.26 ± 0.76	9.28 ± 0.45	9.76 ± 0.43	8.16 ± 0.48	8.25 ± 0.62	8.43 ± 0.57	8.45 ± 0.65
	8.60–10.40	7.73–10.41	8.67–10.51	9.16–10.63	7.11–8.80	7.04–9.52	7.58–10.00	7.23–9.90
f_{0max} , кГц	9.73 ± 0.43	9.47 ± 0.76	9.59 ± 0.51	10.05 ± 0.53	8.31 ± 0.45	8.42 ± 0.60	8.59 ± 0.57	8.56 ± 0.64
	8.97–10.76	7.97–10.67	8.83–10.82	9.30–11.01	7.24–8.85	7.12–9.62	7.65–10.09	7.3–9.94
f_{0min} , кГц	9.33 ± 0.52	8.97 ± 0.79	8.96 ± 0.48	9.55 ± 0.46	7.82 ± 0.44	7.86 ± 0.56	8.11 ± 0.59	8.18 ± 0.66
	8.04–10.31	7.67–10.37	8.06–9.77	8.85–10.41	6.96–8.52	6.81–9.28	6.93–9.26	6.85–9.31
Масса тела, г	221 ± 32	202 ± 24	92 ± 36	72 ± 20	248 ± 55	220 ± 53	125 ± 24	110 ± 19
	163–303	161–245	47–170	45–127	110–300	146–300	85–168	60–137

Примечания. Каждая сравниваемая выборка состоит из 20 особей. Верхняя строка $X \pm SD$, нижняя – min–max.

217 ± 47 мс. Максимум энергии всегда был сконцентрирован на основной частоте (рис. 2).

Крики тревоги сусликов разных половозрастных классов из разных поселений имели сходные характеристики частотной модуляции (рис. 2); различия в структуре их криков тревоги носили не качественный, а количественный характер (табл. 1). Для того чтобы оценить влияние поселения, пола и возраста на структуру криков тревоги, мы провели дисперсионный анализ по этим трем факторам (табл. 2). Поскольку число степеней свободы для всех F -отношений Фишера было одинаковым, мы могли непосредственно сравнить относительный вклад каждого фактора в характер изменчивости каждого параметра крика

тревоги. Результаты дисперсионного анализа показали, что пол сусликов не влиял на параметры криков, возраст оказывал небольшое, но достоверное влияние на длительность и основную частоту, тогда как принадлежность сусликов к поселению “Зарайск” или “Липецк” оказывало наибольший эффект на все параметры криков тревоги (табл. 2).

Длительность и частотные параметры криков не различались у самцов и самок независимо от их возраста или принадлежности к тому или иному поселению (табл. 1, пост-хок тест Ньюмана-Кейла, $p > 0.05$ для всех сравнений). Крики детенышей были достоверно короче криков взрослых для самцов из “Липецка” ($p < 0.05$) и самок из

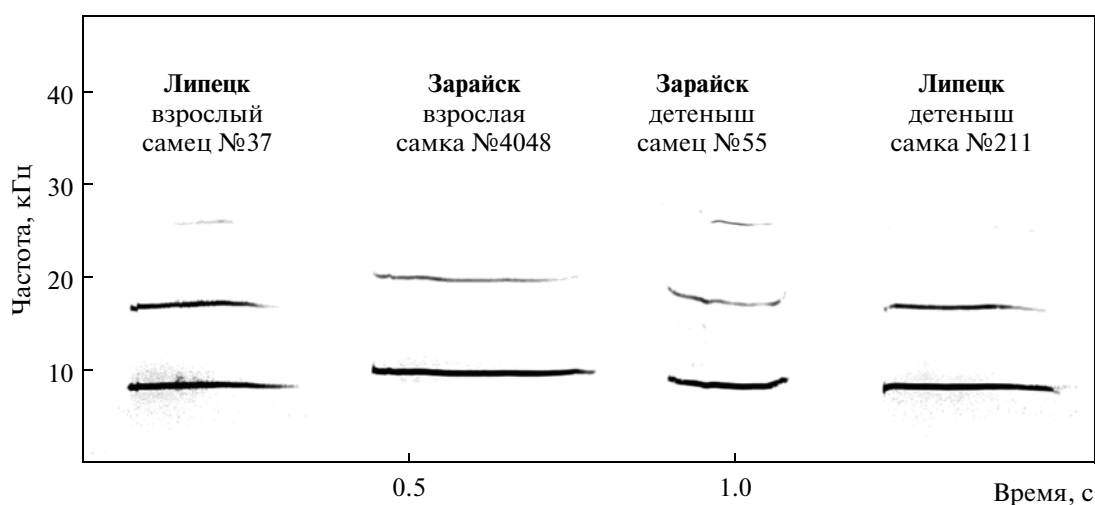


Рис. 2. Спектрограммы криков тревоги крапчатых сусликов разных половозрастных классов из поселений “Зарайск” и “Липецк”. Частота дискретизации 96 кГц.

Таблица 2. Значения параметров криков тревоги крапчатого суслика ($\bar{X} \pm SD$) и оценка влияния факторов “поселение”, “пол” и “возраст” с использованием дисперсионного анализа

Параметр крика	Фактор								
	Поселение			Пол			Возраст		
	Зарайск	Липецк	<i>F, p</i>	самцы	самки	<i>F, p</i>	взрослые	детеныши	<i>F, p</i>
Длительность, мс	233 ± 50	201 ± 37	<i>F</i>_{1,156} = 21.90 <i>p</i> < 0.001	216 ± 41	217 ± 52	<i>F</i> _{1,156} = 0.11 <i>p</i> = 0.74	228 ± 49	205 ± 42	<i>F</i>_{1,156} = 11.97 <i>p</i> < 0.001
<i>f</i> peak, кГц	9.46 ± 0.56	8.32 ± 0.58	<i>F</i>_{1,156} = 161.41 <i>p</i> < 0.001	8.86 ± 0.75	8.93 ± 0.87	<i>F</i> _{1,156} = 0.64 <i>p</i> = 0.43	8.81 ± 0.84	8.98 ± 0.77	<i>F</i> _{1,156} = 3.69 <i>p</i> = 0.06
<i>f</i> 0 max, кГц	9.71 ± 0.60	8.47 ± 0.57	<i>F</i>_{1,156} = 183.35 <i>p</i> < 0.001	9.06 ± 0.78	9.10 ± 0.92	<i>F</i> _{1,156} = 0.56 <i>p</i> = 0.45	8.98 ± 0.84	9.20 ± 0.85	<i>F</i>_{1,156} = 5.60 <i>p</i> < 0.05
<i>f</i> 0 min, кГц	9.20 ± 0.62	7.99 ± 0.58	<i>F</i>_{1,156} = 165.87 <i>p</i> < 0.001	8.56 ± 0.79	8.64 ± 0.91	<i>F</i> _{1,156} = 0.82 <i>p</i> = 0.37	8.50 ± 0.89	8.70 ± 0.81	<i>F</i>_{1,156} = 4.86 <i>p</i> < 0.05

Примечания. Каждая сравниваемая выборка состоит из 80 особей. *F* – *F*-отношение Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы, жирным шрифтом выделены случаи достоверного влияния фактора на параметр.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции (*r*) между массой тела и параметрами криков тревоги взрослых и детенышей крапчатого суслика из поселений “Зарайск” и “Липецк”

Параметр крика	Зарайск		Липецк	
	Взрослые	Детеныши	Взрослые	Детеныши
Длительность	<i>r</i> = -0.14 <i>p</i> = 0.39	<i>r</i> = 0.12 <i>p</i> = 0.43	<i>r</i> = 0.18 <i>p</i> = 0.26	<i>r</i> = 0.09 <i>p</i> = 0.58
<i>f</i> peak	<i>r</i> = 0.16 <i>p</i> = 0.33	<i>r</i> = -0.17 <i>p</i> = 0.29	<i>r</i> = 0.16 <i>p</i> = 0.31	<i>r</i> = -0.21 <i>p</i> = 0.19
<i>f</i> 0 max	<i>r</i> = 0.15 <i>p</i> = 0.34	<i>r</i> = -0.12 <i>p</i> = 0.45	<i>r</i> = 0.11 <i>p</i> = 0.51	<i>r</i> = -0.17 <i>p</i> = 0.30
<i>f</i> 0 min	<i>r</i> = 0.12 <i>p</i> = 0.44	<i>r</i> = -0.21 <i>p</i> = 0.20	<i>r</i> = 0.19 <i>p</i> = 0.25	<i>r</i> = -0.07 <i>p</i> = 0.65

Примечание. Каждая сравниваемая выборка состоит из 40 особей.

“Зарайска” (*p* < 0.05). Между самцами в “Зарайске” и у животных обоих полов в “Липецке” частоты криков детенышей и взрослых не различались (табл. 1), и только для детенышей-самок в “Зарайске” основная и доминантная частоты криков были достоверно выше, чем у взрослых самок (*p* < 0.05). Сравнение двух поселений показало, что длительность криков тревоги сусликов всех половозрастных классов (за исключением детенышей-самцов) из “Зарайска” была достоверно больше, чем у сусликов из “Липецка” (табл. 1, *p* < 0.05 для всех сравнений). Основная и доминантная частоты криков сусликов из “Зарайска” были более чем на килогерц выше, чем у сусликов из “Липецка” (табл. 1, *p* < 0.001 для всех сравнений).

Поскольку пол сусликов не оказывал влияния на параметры криков (табл. 2), а частота криков сусликов из “Зарайска” была значительно выше, чем у сусликов из “Липецка” (табл. 1), мы оценили влияние возраста на доминантную и максимальную основную частоту криков отдельно для каждого поселения (рис. 3). Хотя крики детенышей в обоих поселениях были несколько выше по

частоте, чем у взрослых, дисперсионный анализ во всех случаях показал отсутствие достоверных различий (рис. 3).

Масса тела взрослых самцов, взрослых самок и детенышей самцов из “Зарайска” была достоверно ниже, чем у сусликов “Липецка” (табл. 1, *p* < 0.05 для всех сравнений), масса тела детенышей самок из двух поселений не различалась. Регрессионный анализ не обнаружил достоверного влияния массы тела на параметры криков тревоги взрослых и детенышей ни в одном из поселений (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализированные крики были названы криками тревоги, поскольку их издавали в оборонительном контексте сидящие в живоловках суслики (Володин, 2005). Сигнал предупреждения об опасности крапчатого суслика (Никольский, 1979, 1984) представляет собой последовательность криков, которая сопровождается специфическим комплексом двигательных демонстраций – позой

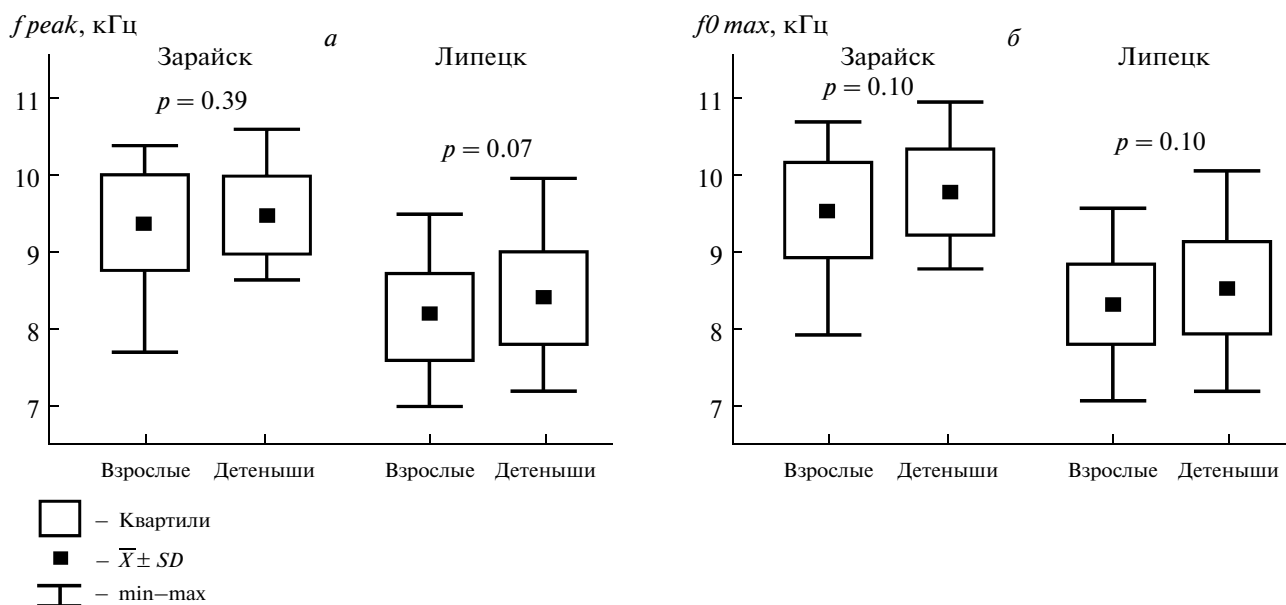


Рис. 3. Значения (а) доминантной частоты и (б) максимальной основной частоты криков тревоги взрослых и детенышей крапчатого суслика из поселений “Зарайск” и “Липецк”, а также результаты сравнения с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Число особей равно 40 для каждой сравниваемой выборки, все различия между возрастными группами в каждом из поселений недостоверны.

столбиком или кричанием из норы, когда видна только голова животного. Поскольку в нашем случае крики могли быть нерегулярными, и животные были лишены возможности проявлять естественное защитное поведение, мы предпочли использовать для обозначения издаваемых криков более общий термин — крик тревоги.

Мы обнаружили, что характеристика частотной модуляции — один из видоспецифичных признаков криков тревоги сусликов Евразии (Никольский, 1979, 1984), — была очень похожа у крапчатых сусликов из двух разных поселений. Тем не менее, несмотря на общее сходство, мы обнаружили значительные различия в частоте и длительности криков тревоги между сусликами популяций “Зарайск” и “Липецк”. При этом ни пол, ни масса тела животных не оказывали достоверного влияния на параметры крика тревоги, а влияние возраста было пренебрежимо малым. Наши данные свидетельствуют о том, что на уровне вида крик тревоги был неизменным по своим качественным признакам, однако на межпопуляционном уровне наблюдалась изменчивость в количественных признаках.

Мы не обнаружили половых различий в структуре криков тревоги ни по одному акустическому параметру, ни для каждой популяции в отдельности, ни для смешанной выборки из обеих популяций (табл. 1, 2). Эти данные соответствуют результатам об отсутствии половых различий в криках тревоги крапчатых сусликов в популяции “Зарайск” (Володин, 2005), полученным ранее на

другой выборке животных, и объясняют неразличимость криков тревоги самцов и самок этого вида при использовании дискриминантного анализа (Matrosova et al., 2011). Наши результаты согласуются также с полученными для большого (*Spermophilus major*) и краснощекого сусликов (*S. erythrogenus*) данными об отсутствии различий между криками тревоги самцов и самок в длительности и максимальной и минимальной основных частотах (Жилин, 2002).

Средние значения основной и доминантной частот криков тревоги детенышей лишь немного (на 1.1–2.3% в “Зарайске”, на 2.5–3.9% в “Липецке”) превышали эти значения у взрослых. Различия не достигали порога достоверности в каждом из поселений в отдельности (рис. 3) и были достоверными только при сравнении криков от всех 160 особей (табл. 2). Эти данные хорошо согласуются с результатами о сходстве основной и доминантной частот в криках тревоги у взрослых и детенышей крапчатого суслика, полученными ранее для “Зарайска” на выборках животных меньшего размера (Matrosova et al., 2007; Volodina et al., 2010). Результаты сравнения основных частот криков тревоги других видов сусликов также свидетельствуют об отсутствии или очень незначительных различиях между детенышами и взрослыми. У большого и краснощекого сусликов максимальная основная частота криков тревоги взрослых на 1.8 и 2.6% выше, чем у сеголетков (Жилин, 2002), у желтого суслика — выше на 2.0% (Matrosova et al., 2007). У малого суслика крики

взрослых особей ниже по основной частоте по сравнению с детенышами на 4.7%, различия достоверны (Никольский, 2007). У суслика Ричардсона (*Spermophilus richardsonii*) основная частота криков взрослых на 10.5% ниже, чем у детенышей, но различия между возрастными группами недостоверны из-за высокой изменчивости признака и небольшой выборки (Swan, Hare, 2008). Таким образом, у всех шести исследованных видов сусликов основная частота криков тревоги детенышей лежит в пределах изменчивости основной частоты криков взрослых и почти не снижается с возрастом в отличие от большинства других видов млекопитающих (Никольский, 2007; Matrosova et al., 2007). Такое единообразие в характере возрастных различий у сусликов особенно удивительно, если принять во внимание, что крики тревоги этих видов очень сильно различаются по временной структуре и характеристике частотной модуляции (Никольский, 1979; Davis, 1984).

В отличие от основной частоты, длительность криков детенышей была значительно ниже, чем у взрослых как в “Зарайске”, так и в “Липецке” (табл. 1, 2). Это также подтверждает наши ранние данные для крапчатых сусликов поселения “Зарайск” (Volodina et al., 2010). Однако влияние взросления на длительность криков тревоги различно у разных видов сусликов. В то время как у крапчатого суслика длительность криков тревоги с возрастом увеличивается, для большого, краснощекого, желтого сусликов и суслика Ричардсона возрастных различий в длительности обнаружено не было (Жилин, 2002; Swan, Hare, 2008; Volodina et al., 2010). Это может быть связано как с межвидовыми различиями в структуре крика тревоги, так и с размерами самих животных. У желтого суслика и суслика Ричардсона крики тревоги представляют собой серию относительно коротких звуков, разделенных интервалами, значительно превышающими интервалы между звуками в серии (Matrosova et al., 2007; Swan, Hare, 2008). У крапчатого и большого сусликов длинные одиночные крики тревоги следуют друг за другом с большими интервалами (Никольский, Стариков, 1997; Жилин, 2002; Matrosova et al., 2007). Один длинный крик требует большего объема выдоха по сравнению с серией коротких криков со вдохами между ними (Volodina et al., 2010). У млекопитающих максимальный объем выдоха определяется размером легких, поэтому можно ожидать, что небольшие легкие детенышей способны обеспечить меньшую длительность крика, чем легкие взрослых (Fitch, Hauser, 2002). Однако это правило соблюдается для крапчатого суслика и не соблюдается для большого. При сопоставимой длительности криков (Никольский, Стариков, 1997; Жилин, 2002) размеры большого суслика примерно вдвое превышают размеры крапчатого (Громов, Ербаева, 1995), что, по-видимому,

снимает ограничение на длительность крика детенышей большого суслика.

Между поселениями наиболее примечательными были различия в основной и доминантной частотах крика тревоги. Они были более чем на кГц (примерно на 14%) выше у сусликов “Зарайска” по сравнению с “Липецком”. Для млекопитающих с отсутствием вокального обучения, к которым относятся суслики (Matocha, 1975), межпопуляционная изменчивость структуры вокализаций определяется генетическими факторами (Никольский, 1984; Борисова и др., 2008; Campbell et al., 2010). Генетические различия между популяциями могут быть обусловлены накоплением случайной изменчивости (дрейф генов) в результате отсутствия или ограничения обмена генетическим материалом из-за пространственной разобщенности: географических барьеров, фрагментации местообитаний, больших расстояний. С другой стороны, генетические различия могут возникать в результате естественного отбора для адаптации структуры звуков к различным условиям среды. Однако генетические процессы, которые формируют изменчивость в вокализациях млекопитающих, еще очень плохо изучены, и разделить влияние дрейфа генов и естественного отбора чрезвычайно сложно (Борисова и др., 2008; Campbell et al., 2010).

Обнаруженные межпопуляционные различия отражали географическую изменчивость в структуре крика тревоги крапчатого суслика и могли быть обусловлены дрейфом генов в процессе генетической дивергенции двух поселений. Однако различия в частоте криков тревоги отчасти могли быть связаны и с отбором на лучшее распространение звука в местах обитания сусликов двух популяций. На открытых лугах более высокочастотный крик тревоги, как у сусликов “Зарайска”, будет распространяться на большее расстояние, поскольку интенсивность звука в воздухе зависит от квадрата его частоты (Fletcher, 2010). Кроме того, при издании более высокочастотных звуков более узкая голосовая щель позволяет использовать поток воздуха из легких более эффективно (Titze, Riede, 2010). В то же время более низкие по частоте звуки сусликов “Липецка” должны меньше затухать при распространении в населенном ими сильно структурированном местообитании с густой растительностью разной высоты (Wiley, Richards, 1978). Таким образом, обнаруженные различия в частоте крика тревоги потенциально могут давать преимущество сусликам каждой из исследованных популяций. Дальнейшие исследования криков тревоги крапчатых сусликов, обитающих в открытых естественных ландшафтах Липецкой обл., должны прояснить этот вопрос.

Надо отметить высокую экологическую пластичность крапчатого суслика, который в условиях усиливающейся антропогенной нагрузки смог

успешно колонизировать сильно структурированные местообитания, значительно отличающиеся от естественных. Суслики смогли адаптироваться к прессу новых видов хищников (кошек и бродячих собак), которые легко подкрадываются к ним, используя многочисленные укрытия. Животные перешли на другой набор кормов и приспособились к жизни в условиях высокой антропогенной нагрузки, снизив тревожное поведение из-за присутствия людей. Подобная пластичность в выборе местообитаний характерна и для европейского суслика (*Spermophilus citellus*), который в условиях повсеместного сокращения естественных ландшафтов в Европе заселяет виноградники, аэродромы, территории кемпингов и поля для гольфа (Mateju et al., 2008).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны сотрудникам Липецкого государственного педагогического университета, особенно Н.А. Овчинниковой и С.Н. Кочеткову, за помощь в исследовании поселения “Липецк”, а также С.В. Шиловой, А.В. Чабовскому, А.Ф. Бабицкому, В.А. Войцки за помощь в исследовании поселения “Зарайск”. Мы искренне признательны А.А. Никольскому за ценные замечания, которые помогли существенно улучшить рукопись.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00416 и 12-04-00260) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабицкий А.Ф., 2008. Регуляция жизненного цикла крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld. 1770). Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 108 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., 1957. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж. С. 219–230.
- Борисова Н.Г., Руднева Л.В., Старков А.И., 2008. Межпопуляционная изменчивость звуковых реакций у даурской пищухи (*Ochotona daurica*) // Зоол. журн. Т. 87. Вып. 7. С. 850–861.
- Володин И.А., 2005. Индивидуальная специфика в криках тревоги у крапчатого суслика, *Spermophilus suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 2. С. 228–235.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные, грызуны). СПб.: Наука. 641 с.
- Жилин М.Е., 2002. Суслики Южного Зауралья (распространение, вокализация, межпопуляционные особенности). Дис. ... канд. биол. наук. Курган: Курганский гос. ун-т. 121 с.
- Литвинова С.С., Пиванова С.В., Шубина Ю.Э., 2009. Трофические связи крапчатого суслика в природно-антропогенном ландшафте // Роль естественных наук в решении проблем современного общества. Материалы Всерос. студ. конф. Липецк: ЛГПУ. С. 70–72.
- Недосекин В.Ю., 2007. Современное состояние крапчатого суслика на севере Среднерусской возвышенности // Экологические исследования в заповеднике “Галичья Гора”. Вып. 1. Воронеж: Воронежский гос. ун-т. С. 133–135.
- Никольский А.А., 1976. Звуковой предупреждающий об опасности сигнал сурков (*Marmota*) как видовой признак // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 8. С. 1214–1224. – 1979. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 8. С. 1183–1194. – 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 197 с. – 2007. Сравнительный анализ частоты предупреждающего об опасности сигнала между возрастными группами у грызунов // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 4. С. 499–504.
- Никольский А.А., Ермаков О.А., Титов С.В., 2007. Географическая изменчивость малого суслика (*Spermophilus rugtmaeus*): биоакустический анализ // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 11. С. 1379–1388.
- Никольский А.А., Орленев Д.П. 1984. Географическая изменчивость признаков звукового сигнала красного сурка (*Marmota caudata*) // Природные ресурсы и заповедный фонд Таджикистана. Ч. 1. Душанбе. С. 211–222.
- Никольский А.А., Румянцев В.Ю., 2004. Изменчивость звукового сигнала сусликов группы *major* (Rodentia, Sciuridae, *Spermophilus*) как модель географического видообразования // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 8. С. 1008–1017.
- Никольский А.А., Стариков В.П., 1997. Изменчивость звукового сигнала, предупреждающего об опасности, у рыжеватого (*Spermophilus major*) и краснощекого (*S. erythrogeus*) сусликов (Rodentia, Sciuridae) в зоне контакта на территории Курганской области // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 7. С. 845–857.
- Огнев С.И., 1947. Звери СССР и прилегающих стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 5. 810 с.
- Пиванова С.В., 2008. Отношение населения к крапчатому суслику (*Citellus suslicus* Gld.) // Актуальные проблемы естественных наук и их преподавания. Липецк: ЛГПУ. С. 232–234. – 2008а. Сезонная активность крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Gld., 1770) в природно-антропогенном ландшафте окрестностей г. Липецка // Проблемы экологии и экологической безопасности Центрального Черноземья Российской Федерации. Материалы XII Междунар. науч.-практ. конф. Липецк: ЛЭГИ. С. 46–47. – 2009. Характер размещения нор крапчатого суслика в природно-антропогенном ландшафте Липецкого района // Актуальные проблемы естественных наук и их преподавания. Липецк: ЛГПУ. С. 131–134. – 2009а. Распространение крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Gld., 1770) в Центральном Черноземье // Сборник научных трудов аспирантов и соискателей. Липецк: ЛГПУ. Вып. 6. Ч. II. С. 63–64.
- Пиванова С.В., Шубина Ю.Э., 2009. Факторы, влияющие на численность крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Gueldenst., 1770) в природно-антро-

- погенных ландшафтах // Управление численностью грызунов-вредителей и проблемы сохранения биологического разнообразия. Материалы Российской науч.-практ. конф. М.: ИПЭЭ РАН. С. 48–49. — 2010. Городское кладбище как место сохранения популяции крапчатого суслика // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Материалы XI Междунар. науч.-практ. экол. конф. Белгород: ИПЦ ПОЛИТЕРРА. С. 177–178. — 2010а. Размножение крапчатого суслика в пригородной зоне города Липецка // Первые Междунар. Беккеровские чтения. Ч. 1. Волгоград. С. 495–496.
- Предтеченский С.А., 1928. О фауне наземных позвоночных Тамбовской губернии // Известия Тамбовского общества изучения природы и культуры местного края. Тамбов. Вып. 3. С. 3–30.
- Северцов Н.А., 1950. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии. М. 99 с.
- Семенов П.П., Семенов А.П., 1902. Растительный и животный мир. Россия. Полное географическое описание нашего отечества. Среднерусская и Черноземная область. СПб. Т. 2. С. 75–85.
- Чабовский А.В., 2005. Социальность наземных беличьих: эффект размера тела и открытого пространства // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 110. Вып. 4. С. 80–88.
- Шекарова О.Н., 2006. Сохранение видовой разнообразия сусликов рода *Spermophilus* и близкородственных видов // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 111. Вып. 5. С. 90–95.
- Шекарова О.Н., Краснова Е.Д., Савинецкая Л.Е., 1998. Крапчатый суслик // Красная Книга Московской области. М.: Аргус, Русский университет. С. 23.
- Шекарова О.Н., Краснова Е.Д., Щербаков А.В., Савинецкая Л.Е., 2003. О поселениях крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Güldenstaedt, 1770) на юге Московской области (Зарайский район) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 108. Вып. 2. С. 9–16.
- Шилова С.А., 2000. Пространственная и социальная организация земляных белок (р. *Spermophilus*, *Xerus*, *Sunomys*) как модель эколого-этологических исследований // Успехи совр. биол. Т. 120. Вып. 6. С. 559–572.
- Шилова С.А., Шекарова О.Н., 2005. Суслики Евразии. Проблемы охраны // Степной бюллетень. Т. 18. С. 20–25.
- Щипанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т. 66. С. 759–761.
- Blumstein D.T., 2007. The evolution of alarm communication in rodents: structure, function, and the puzzle of apparently altruistic calling in rodents. *Rodent societies*. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 317–327.
- 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.
- Davis L.S., 1984. Alarm calling in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) // *Z. Tierpsychol*. V. 66. P. 152–164.
- Ebensperger L.A., Hurtado M.J., 2005. On the relationship between herbaceous cover and vigilance activity of degus (*Octodon degus*) // *Ethology*. V. 111. P. 593–608.
- Fitch W.T., Hauser M.D., 2002. Unpacking "honesty": vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals // *Acoustic Communication*, Springer Handbook of Auditory Research. N.Y.: Springer. P. 65–137.
- Fletcher N.H., 2010. A frequency scaling rule in mammalian vocalization // *Handbook of mammalian vocalization. An integrative neuroscience approach*. Oxford: Elsevier. P. 51–56.
- Mateju J., Nova P., Uhlíkova J., Hulová S., Cepáková E., 2008. Distribution of the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) in the Czech Republic in 2002–2008 // *Lynx (Praha)*, n.s. V. 39. № 2. P. 277–294.
- Matocha K.G., 1975. Vocal communication in ground squirrels, genus *Spermophilus*. PhD thesis. Graduate Faculty of Texas Tech. Univ. 67 p.
- Matrosova V.A., Blumstein D.T., Volodin I.A., Volodina E.V., 2011. The potential to encode sex, age and individual identity in the alarm calls of three species of Marmotinae // *Naturwissenschaften*. V. 98. P. 181–192.
- Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V., 2009. The short-term and long-term individuality in speckled ground squirrel alarm calls // *J. Mammal.* V. 90. P. 158–166.
- Matrosova V.A., Volodin I.A., Volodina E.V., Babitsky A.F., 2007. Pups crying bass: vocal adaptation for avoidance of age-dependent predation risk in ground squirrels? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 62. P. 181–191.
- Nikol'skii A.A., 1994. Geographical variability of the alarm call rhythmic structure in *Marmota baibacina* // Actual problems of marmots investigation. Moscow: ABF. P. 111–126.
- Perla B.S., Slobodchikoff C.N., 2002. Habitat structure and alarm call dialects in Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*) // *Behav. Ecol.* V. 13. P. 844–850.
- Rabin L.A., Coss R.G., Owings D.H., 2006. The effects of wind turbines on antipredator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) // *Biol. Conservat.* V. 131. P. 410–420.
- Rabin L.A., McCowan B., Hooper S.L., Owings D.H., 2003. Anthropogenic noise and its effect on animal communication: an interface between comparative psychology and conservation biology // *Int. J. Comp. Psychol.* V. 16. P. 172–192.
- Slobodchikoff C.N., Ackers S.H., van Ert M., 1998. Geographic variation in alarm calls of Gunnison's prairie dogs // *J. Mammal.* V. 79. P. 1265–1272.
- Slobodchikoff C.N., Coast R., 1980. Dialects in the alarm calls of prairie dogs // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 7. P. 49–53.
- Swan D.C., Hare J.F., 2008. Signaler and receiver ages do not affect responses to Richardson's ground squirrel alarm calls // *J. Mammal.* V. 89. P. 889–894.
- Titze I.R., Riede T., 2010. A cervid vocal fold model suggests greater glottal efficiency in calling at high frequencies // *PLoS Comput. Biol.* V. 6(8): e1000897. DOI:10.1371/journal.pcbi.1000897

Volodina E.V., Matrosova V.A., Volodin I.A., 2010. An unusual effect of maturation on the alarm call fundamental frequency in two species of ground squirrels // Bioacoustics. V. 20. P. 87–98.

Wiley R., Richards D., 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 3. P. 69–94.

THE BETWEEN-POPULATION VARIATION OF THE ALARM CALL IN THE SPECKLED GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE): EFFECTS OF SEX, AGE AND BODY MASS

V. A. Matrosova^{1,4}, S. V. Pivanova², L. E. Savinetskaya³,
I. A. Volodin^{4,5}, E. V. Volodina⁵, O. N. Shekarova³

¹ Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991, Russia

² Faculty of Natural Science and Geography, Lipetsk State Pedagogical University, Lipetsk 398020, Russia

³ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

⁴ Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia

⁵ Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail: v.matrosova@gmail.com

Alarm calls of ground-dwelling sciurids show phylogeographic variation. The intra- and inter-population variation in the alarm call structure highlights mechanisms of evolving species-specific alarm calls. Speckled ground squirrels, *Spermophilus suslicus*, of two populations (80 individuals per each population, 20 individuals per age-class) were examined according to 4 acoustic parameters and body mass. These populations inhabit two sites located at a distance of 540 km from each other (the south-north direction). One of them is an open meadow and another one is an anthropogenic habitat (city cemetery). The population density was high in both habitats during the study period. The significant differences in the fundamental frequency of alarm calls and body mass between the populations were revealed. Three-way GLM did not reveal any effect of sex. The age affected weakly but significantly the duration and frequency of the alarm calls, whereas the population exerted a strong influence on all their measured parameters. Pearson's correlation analysis did not reveal significant effects of the body mass of adults or juveniles on the alarm calls in any population. The alarm call structure was mainly species-specific. However, the alarm calls of *Spermophilus suslicus* from different populations differed notably, probably, due to the genetic differences between them and the influence of environmental factors.