



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

ЗАЙЦЕВА Александра Сергеевна

**ОСОБЕННОСТИ ВОКАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ДВУХ ВИДОВ
МЕЛКИХ ПУСТЫННЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ПЕГОГО ПУТОРАКА
И ЖИРНОХВОСТОЙ ПЕСЧАНКИ**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

Москва

2021

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова.

Научный руководитель

Володин Илья Александрович
доктор биологических наук, доцент

Официальные оппоненты:

Рутовская Марина Владимировна
доктор биологических наук, доцент,
ФГБУН Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
лаборатория изучения поведения и
поведенческой экологии млекопитающих,
старший научный сотрудник

Титов Сергей Витальевич
доктор биологических наук, профессор
ФГБОУ ВО "Пензенский государственный
университет",
факультет физико-математических и
естественных наук, декан,
кафедра "Зоология и экология", заведующий

Матросова Вера Анатольевна
кандидат биологических наук
ФГБУН Институт молекулярной биологии
им. В.А. Энгельгардта РАН,
лаборатория механизмов и контроля
трансляции, научный сотрудник

Защита диссертации состоится « » 2021 г. в на заседании
диссертационного совета МГУ.03.07 Московского государственного
университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские
горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной
библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д.27) и на
сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/>

Автореферат разослан «___» _____ 2021 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования.

Изучение вокального онтогенеза мелких млекопитающих вызывает широкий исследовательский интерес. В ряде экспериментальных работ было показано, что у мелких млекопитающих из-за небольших размеров вокального аппарата существуют особенности звукопродукции как в звуковом, так и в ультразвуковом диапазоне (Riede, 2011, 2013; Mahrt et al., 2016; Riede et al., 2017). Изменения структуры и встречаемости вокализаций в процессе роста и развития изучены лишь для очень небольшого числа видов (Campbell et al., 2014; Schneiderová, 2014); даже для лабораторных крыс и мышей вокальный онтогенез изучен только на небольших временных отрезках и только для некоторых генетических линий (Liu et al., 2003; Riede et al., 2015).

Детеныши мелких млекопитающих (насекомоядных и мышевидных грызунов) рождаются слепые, глухие и не способные к перемещению и терморегуляции. Любое неблагоприятное воздействие (охлаждение, голод) вызывает у детенышей крики изоляции, которые запускают материнское поведение – поиск и возвращение детеныша в гнездо, и являются очень эффективным механизмом управления поведением матери в критической ситуации (Sewell, 1970; Sales, Smith, 1977; Motomura et al., 2002).

По мере взросления у детеныша постепенно увеличиваются размеры и вес, появляются новые навыки. Морфологическое и поведенческое развитие отражается в изменении вокального поведения двумя способами. Физический рост тела и звукопроизводящих структур должен приводить к количественным изменениям параметров звуков, в частности к снижению основной частоты (Никольский, 1984). Развитие моторных и поведенческих навыков может приводить к качественным изменениям в использовании разных типов звуков (некоторые типы исчезают, другие появляются, третьи меняют свою функцию) (Schneiderová, 2014). Очевидно, что эти два процесса (постепенное изменение количественных признаков звуков и скачкообразное формирование или исчезновение вокализаций) идут одновременно. Детальное прослеживание онтогенеза вокального поведения при постоянном сопоставлении с развитием морфологических признаков детенышей позволяет изучить оба этих процесса.

Пустынные виды мелких млекопитающих из отдаленных таксонов могут показывать общие черты адаптации к среде обитания. К примеру, подземные роющие грызуны и златокроты используют сейсмические ключи для навигации и поиска пищи (Narins et al., 1997; Kimchi et al., 2005). Тушканчики, песчанки и слоновые прыгунчики имеют увеличенные слуховые барабаны, воздушные полости которых, возможно, служат для дополнительной терморегуляции в резко континентальном климате (Mason, 2016). Мелкие пустынные млекопитающие показывают сходство в способах коммуникации о субстрат при тревожном поведении (Randall, 2001) и в строении среднего уха (Mason, 2016). Однако неизвестно, есть ли какое либо сходство в вокальном поведении у представителей систематически отдаленных таксонов.

Объектами нашего исследования были выбраны два вида мелких млекопитающих: пегий путорак *Diplomesodon pulchellum* (отряд Насекомоядные, Insectivora) и жирнохвостая песчанка *Pachyuromys duprasi* (отряд Грызуны, Rodentia). Особенностью этих видов является сильная специализация внутри отрядов. Оба вида распространены в аридных песчаных местообитаниях и специализируются на ловле животной пищи (Heptner, 1939; Helmy, Osborn, 1980). Пегий путорак является единственной землеройкой, обитающей на незакрепленных и полужакрепленных песках и, в отличие от других землероек, способен к рытью защитных нор (Стальмакова, 1949; Кузнецов, 1972). Для поддержания положительного

энергетического баланса пегий пutorак каждую ночь должен поймать и съесть добычу, вес которой превышает вес его тела (Кузнецов, 1972). Сильное опущение лап у пегого пutorака может быть адаптацией к сейсмической коммуникации. Жирнохвостая песчанка является самым плотоядным видом среди песчанок (Flower, 1932) и обладает огромными слуховыми барабанами, связанными с развитием слуха в низкочастотной области (Lay, 1972).

Цель и задачи исследования.

Цель исследования: сопоставить онтогенез звуковых и ультразвуковых криков с развитием морфометрических признаков у пегого пutorака и жирнохвостой песчанки в неволе.

Основные задачи исследования:

1. Изучить изменения морфометрических признаков и веса детенышей от рождения до 40-дневного возраста.
2. Описать набор типов криков и сравнить типы звуковых и ультразвуковых криков детенышей и взрослых животных.
3. Проследить использование разных типов криков детенышами по мере взросления.
4. Проанализировать изменение частотно-временных параметров криков детенышей по мере взросления, сопоставить их с изменениями морфометрических признаков и веса.
5. Описать вибрационные звуки пегого пutorака, сравнить с вибрационными звуками других видов мелких млекопитающих.
6. Изучить влияние дискомфорта на ультразвуковые крики детенышей и подростков жирнохвостых песчанок.

Объект и предмет исследования. Объектами исследования были два вида мелких млекопитающих: пегий пutorак *Diplomesodon pulchellum* (отряд Насекомоядные, Insectivora) и жирнохвостая песчанка *Pachyuromys duprasi* (отряд Грызуны, Rodentia). Предмет исследования - изменение акустической структуры звуковых и ультразвуковых криков этих видов в онтогенезе.

Научная новизна. Впервые для мелких млекопитающих было проведено одновременное исследование физического роста и развития, а также вокального онтогенеза на продолжительном отрезке времени, что позволило детально изучить изменения количественных и качественных признаков в различных типах криков. Впервые было показано увеличение (вместо ожидаемого снижения) основной частоты ультразвуковых криков в онтогенезе для представителя отряда грызунов. Впервые была описана сейсмическая коммуникация у представителя отряда насекомоядных. Впервые были получены подтверждения об универсальных вокальных ключах кодирования дискомфорта в звуковых и ультразвуковых криках млекопитающих.

Теоретическая и практическая значимость работы. Впервые были детально описаны наборы типов криков двух видов мелких млекопитающих и проведено сравнение между детенышами и взрослыми. В ходе работы была разработана классификация ультразвуковых криков песчанок по количеству нот и форме частотных контуров, которая может быть применена для исследования криков других видов грызунов. Проведено подробное изучение изменения морфометрических признаков и веса детенышей от рождения до 40-дневного возраста у пегого пutorака и жирнохвостой песчанки. Экспериментально подтверждено отсутствие ультразвуковых криков у пегого пutorака в ситуациях, потенциально способствующих эхолокации.

Методология и методы исследования. Методической основой диссертационного исследования стал детальный биоакустический анализ, включающий запись звуковых и ультразвуковых сигналов в экспериментальных

условиях, изучение структуры криков и статистическую обработку. Запись криков производилась при помощи профессиональной звукозаписывающей техники – рекордера Fostex FR-2LE и конденсаторных микрофонов Sennheiser K6-ME64 и AKG C417-PP. Для поиска и записи криков в ультразвуковом диапазоне использовали ультразвуковой цифровой рекордер Pettersson D 1000X. Анализ криков производили при помощи профессиональной спектрографической программы Avisoft SASLab pro (Германия). Для детального описания структуры криков был использован спектрографический анализ на основе алгоритма быстрого преобразования Фурье (FFT-анализ), позволяющий измерять параметры основной частоты, длительности и энергетические параметры спектра звука. Статистическая обработка полученных данных была произведена при помощи пакета программ STATISTICA, v. 8.0 и программы R, v.3.0.1.

Положения, выносимые на защиту:

1. Хотя насекомоядные до последнего времени считались предшественниками появления эхолокационных криков у летучих мышей, ни взрослые, ни детеныши пегего поторака не издают ультразвуковые крики в ситуациях, потенциально способствующих эхолокации. В тоже время у детенышей и взрослых жирнохвостой песчанки был обнаружен обширный набор разнообразных ультразвуковых криков, хотя особенности строения черепа и слухового аппарата этого вида указывают на высокую чувствительность к низкочастотным звукам.

2. В течение вокального онтогенеза исследованных видов не происходит ожидаемого снижения основной частоты и увеличения длительности криков по мере роста тела и звукопродуцирующих структур вокального аппарата. Крики детенышей и взрослых пегего поторака не отличаются между собой по основной частоте и длительности, в то время как и звуковые, и ультразвуковые крики детенышей жирнохвостой песчанки достоверно ниже и длиннее, чем у взрослых.

3. Пегий поторак производит сейсмические звуки, период пульсации которых совпадает с периодом пульсации одного из слышимых типов криков. Однако требуются дополнительные исследования для поиска способа восприятия данных волн потораками.

4. В ультразвуковых криках детенышей и подростков жирнохвостой песчанки значения энергетических параметров увеличиваются при усилении негативного воздействия, что сходно с изменениями данных параметров в звуковых криках.

Личный вклад автора. Соискатель лично принимал участие во всех этапах работы: планировании исследования, сборе данных в экспериментальных ситуациях, статистической обработке данных, анализе и обобщении результатов, подготовке и публикации статей и докладов, представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обоснована достаточным объемом данных, воспроизводимостью результатов, использованием современных методов записи и анализа криков, корректным применением статистических методов, критическим анализом результатов исследования и сопоставлением их с актуальными данными литературы по данной тематике.

Апробация работы. Результаты, полученные в диссертационном исследовании, были представлены в 13 сообщениях (4 на русском и 9 на английском языках) на 9 конференциях, в том числе на 6th European Conference on Behavioural Biology (Essen, Германия, 2012); V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2012); 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife (Berlin, Германия, 2013); XXV International Bioacoustics Congress (Murnau, Германия, 2015); Международном совещании Териофауна России и сопредельных территорий (Москва, 2016); 8th European Conference of Behavioural Biology (Vienna, Австрия, 2016); 15th International Conference on Rodent Biology

Rodens & Spatium (Olomouc, Чехия, 2016); XXVII International Bioacoustics Congress (Brighton, Великобритания, 2019); 4-й научной конференции Поведение и поведенческая экология млекопитающих (Черноголовка, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликована 22 печатных работы: 8 статей в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science, 1 научно-популярная статья и 13 публикаций в материалах и тезисах конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 229 страницах, содержит 24 таблицы и 26 рисунков и состоит из следующих разделов: Введение, Обзор литературы, Материалы и методы, Результаты и обсуждение результатов (в шести главах), Заключение, Выводы, Благодарности, Публикации по теме диссертации, Список литературы, Приложения. Список литературы включает 367 источников, из которых 335 – на английском языке.

Благодарности. В первую очередь хочу выразить огромную благодарность моему научному руководителю, Илье Александровичу Володину, а также Елене Владимировне Володиной, за неоценимую помощь на всех этапах работы, мотивацию, пример работы, вдохновение, понимание, безграничное терпение и бесценный опыт. Благодарю Ольгу Викторовну Сибирякову за ценные замечания и поддержку в работе. Благодарю Мэтью Мейсона за выполнение анатомического исследования среднего уха пегего поторака и консультации.

Благодарю Ольгу Геннадьевну Ильченко за предоставленную возможность проведения исследования в Московском зоопарке, помощь в сборе материала, информацию, бесценные советы. Также выражаю глубокую признательность сотрудникам отдела ЭОММ Московского зоопарка за их терпение и поддержку.

Я благодарна своим родителям, Сергею Ивановичу Зайцеву и Ольге Викторовне Зайцевой, которые всегда верили в меня и поддерживали во время работы над исследованием. Мой брат, Виктор Сергеевич Зайцев, также служил для меня примером.

Исследование было поддержано грантами РНФ № 14-14-00237, 19-14-00037 и грантом РФФИ № 12-04-00260а.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Обзор литературы

В обзоре литературы описаны имеющиеся данные по способам вокальной продукции млекопитающих, связи размеров тела с вокальным онтогенезом у млекопитающих, влиянии степени дискомфорта на акустические параметры криков, структуре и функции ультразвуковых криков у мелких млекопитающих, акустической коммуникации разнообразных представителей отрядов насекомоядных и грызунов, постнатальном развитии детенышей разных групп насекомоядных и грызунов, а также биология видов, включенных в исследование.

ГЛАВА 2. Материал и методы исследования

Сбор данных для исследования осуществляли с 2009 по 2014 годы в экспериментальном отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка (табл. 1). Общий объем собранного материала показан в таблице 1. Кроме автора, в сборе данных частично принимали участие И.А. Володин и Е.В. Володина. Весь собранный материал был обработан автором.

Крики записывали в разнообразных экспериментальных ситуациях. Пегих потораков (длительность каждой записи - 10 мин) - при взвешивании и измерении детенышей, при возвращении детенышей в домик к самке, при попарных ссаживаниях взрослых, при помещении на незнакомую территорию. Жирнохвостых песчанок

(длительность каждой записи - 7-10 мин) - в течение последовательных стадий одного опыта с одним животным: изоляция, тактильная стимуляция, удержание на спине, при проведении морфометрических измерений.

Таблица 1. Общий объем собранного материала.

Направления исследований	Вид животных	Количество особей	Количество проанализированного материала
Постнатальный рост и развитие детенышей	Пегий пutorак	69 детенышей из 18 выводков, 20 взрослых	890 циклов промеров и взвешиваний
	Жирнохвостая песчанка	44 детеныша из 11 выводков, 20 взрослых	620 циклов промеров и взвешиваний
Описание вокального репертуара, сравнение типов звуков детенышей и взрослых	Пегий пutorак	37 детенышей из 10 выводков, 20 взрослых	622 криков от детенышей, 484 криков от взрослых
	Жирнохвостая песчанка	66 детенышей из 19 выводков, 20 взрослых	2113 криков и 782 ультразвука от детенышей, 122 криков и 232 ультразвука от взрослых
Использование разных типов звуков детенышами по мере взросления	Пегий пutorак	40 детенышей из 11 выводков	105 записей звуков
	Жирнохвостая песчанка	40 детенышей из 11 выводков, 20 взрослых	581 записей звуков и 549 записей ультразвуков от детенышей, 20 записей звуков и 19 записей в ультразвуков от взрослых
Влияние возраста, веса и размеров тела на структуру типов звуков детенышей по мере взросления	Пегий пutorак	40 детенышей из 11 выводков	3095 криков от детенышей
Поведение вибрации	Пегий пutorак	10 подростков, 9 взрослых	23 опыта, 54 фрагмента вибрационного поведения, 58 криков
Влияние дискомфорта на ультразвуковые крики	Жирнохвостая песчанка	35 детенышей из 11 выводков	73 записи ультразвуков, 146 слитых криков

Анализ структуры криков был проведен в профессиональной спектрографической программе Avisoft SASLab Pro, данные экспортировали в Microsoft Excel. В анализ были включены крики всех обнаруженных нами типов. Для акустического анализа мы выбирали крики наилучшего качества. При выборе криков мы избегали брать звуки, идущие подряд в сериях, и стремились выбирать их максимально рассредоточено по всему массиву записи.

Для пutorака (частота дискретизации 96 кГц, окно Хемминга, FFT 1024 точек, frame 50%, overlap 96.87%, разрешение по частоте 93 Гц и временное разрешение 0.3 мс) во всех типах звуковых криков измеряли длительность, частоту максимальной амплитуды (f_{peak}), бендвайт (ширину частотного пика на дистанции - 10 dB от максимума амплитуды) и нижнюю (q_{25}), среднюю (q_{50}) и верхнюю (q_{75}) квантили, соответствующие 25%, 50% и 75% спектральной энергии всего крика (рис. 1). Для всех типов криков, за исключением щелчков, измеряли максимальную и минимальную основную частоту (f_{0max} и f_{0min}). Для джиков и коротких джиков (см. ниже) дополнительно измеряли среднюю частоту глубокой синусоидальной модуляции (далее называется «частота пульсации») как обратную величину среднего периода модуляции (рис. 1). Для щелчков основную частоту измеряли как

обратную величину среднего значения периода частоты, видимой на растянутой осциллограмме (рис. 1). В дальнейшем это значение использовали как значение максимальной и минимальной основной частоты щелчка в соответствующих статистических анализах.

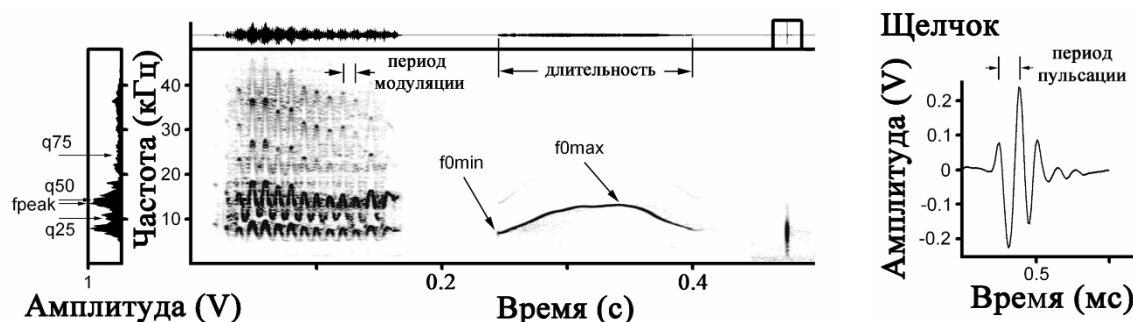


Рис. 1. Измеряемые акустические параметры в различных типах криков детенышей и взрослых пегого пупака. Сверху: осциллограмма. Слева: спектр энергии. В центре: спектрограмма. Справа: увеличенное изображение выделенного на осциллограмме щелчка. Обозначения: $f0max$ – максимальная основная частота, $f0min$ – минимальная основная частота, $fpeak$ – пиковая частота, $q25$, $q50$, $q75$ – нижняя, средняя и верхняя квартили энергетического спектра.

В ультразвуковых криках жирнохвостых песчанок (частота дискретизации 384 kHz, окно Хемминга, FFT 1024 точек, frame 50%, overlap 93.75%, разрешение по частоте 375 Гц и временное разрешение 0.17 мс) измеряли длительность, максимальную основную частоту ($f0max$), минимальную основную частоту ($f0min$), начальную основную частоту ($f0beg$) и конечную основную частоту ($f0end$) (рис. 2). Так же для каждого ультразвука измеряли пиковую частоту ($fpeak$) и широту частотного спектра (бендвайт, $bndw$) (рис. 2).

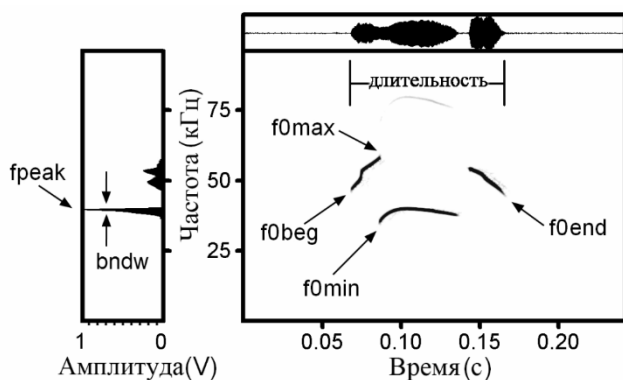


Рис. 2. Измерение акустических параметров ультразвукового крика жирнохвостой песчанки. Спектрограмма (справа) и энергетический спектр всего крика (слева). Обозначения: duration – длина крика; $f0beg$ – начальная основная частота; $f0end$ – конечная основная частота; $f0max$ – максимальная основная частота; $f0min$ – минимальная основная частота; $fpeak$ – пиковая частота; $bndw$ – бендвайт.

В звуковых криках жирнохвостой песчанки (частота дискретизации 48 kHz, окно Хемминга, FFT 1024 точек, frame 50%, overlap 96.87%, разрешение по частоте 46 Гц и временное разрешение 0.67 мс) измеряли длительность, а также пиковую частоту, широту частотного спектра (бендвайт) на расстоянии -10 дБ от пика, и нижнюю, среднюю и верхнюю энергетические квартили энергетического спектра всего крика (рис. 3). Для высокочастотных пиков (с видимым контуром основной частоты) мы измеряли значения максимальной и минимальной основной частоты ($f0max$ и $f0min$) крестообразным курсором в окне спектрограммы. Для низко- и среднечастотных пиков (у которых основная частота на спектрограмме была представлена серией пульсов) измеряли наименьший период основной частоты ($f0max$) и наибольший период основной частоты ($f0min$) стандартным курсором в главном окне Avisoft (рис. 3). Для щелчков измеряли основную частоту как обратную величину среднего периода звуковой волны, видимой на сильно растянутой осциллограмме (рис. 3). В

дальнейшем это значение использовали как значение максимальной и минимальной основной частоты щелчка в соответствующих статистических анализах.

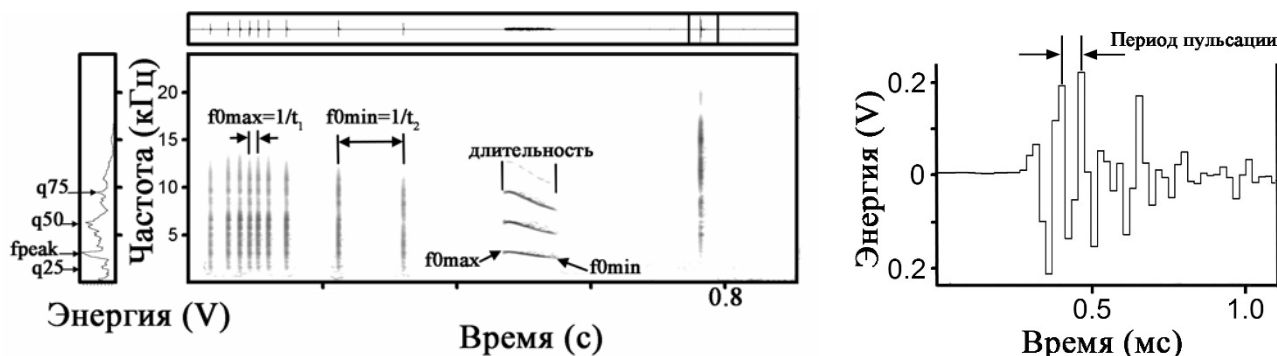


Рис. 3. Измеряемые акустические параметры в различных типах криков детенышей и взрослых жирнохвостой песчанки. Сверху: осциллограмма. Слева: спектр энергии. В центре: спектрограмма. Справа: увеличенное изображение выделенного на осциллограмме щелчка. Обозначения: f_{0max} – максимальная основная частота; f_{0min} – минимальная основная частота; f_{peak} – пиковая частота; q_{25} , q_{50} , q_{75} – нижняя, средняя и верхняя квантили энергетического спектра.

Формирование выборок морфометрических измерений животных и акустических параметров криков разных типов для статистического анализа значительно различалось в зависимости от поставленных задач, поэтому оно приведено в соответствующих главах диссертации.

Все статистические анализы были выполнены в программах STATISTICA, v. 8.0 и R, v.3.0.1. Средние величины приведены как $\text{среднее} \pm \text{SD}$, различия принимались достоверными при $p < 0.05$. Во всех случаях, где было возможно, применяли параметрические тесты. Влияние различных факторов на структуру звуков оценивали с помощью дисперсионного анализа: дисперсионного анализа повторных измерений (repeated measures ANOVA), однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA и two-way ANOVA), с пост-хок тестом Тьюки. Для сравнения парных выборок использовали t -критерий Стьюдента. Для оценки выраженности индивидуальных особенностей использовали стандартную процедуру дискриминантного анализа для расчета величины правильного причисления звуков к особи. Для оценки относительного вклада каждого параметра в дискриминацию звуков оценивали величину лямбды Уилкса (Wilks' Lambda). Для оценки результатов дискриминантного анализа, для каждого вида и для каждой возрастной группы при помощи процедуры рандомизации в программе R была рассчитана случайная величина правильного причисления (Solow, 1990).

ГЛАВА 3. Постнатальный рост и развитие детенышей

Исследовали развитие 69 детенышей пугорака из 18 выводков от рождения до достижения половой зрелости. Из 18 выводков одиннадцать исследовали с рождения до 40-дневного возраста, оставшиеся семь – с рождения до 24-дневного возраста. Также исследовали развитие 44 детенышей песчанок из 11 выводков от рождения до возраста 40 дней (старшего подросткового). Для получения сравнительных данных аналогичные измерения и промеры были однократно проведены для 20 взрослых особей (10 самцов и 10 самок) для обоих видов.

У детенышей пегого пугорака слуховые проходы открывались к 12-13 дню жизни, а глаза – к 14-15 дню (рис. 4). Детеныши пегого пугорака наиболее активно набирали вес в первые 10 дней жизни, затем темпы развития значительно снижались, особенно после 20 дня, когда детеныши становились практически самостоятельными и почти не отличались от взрослых по внешнему виду. К 40 дню вес молодых пегих пугораков составлял 82.0% от массы взрослых (рис. 4).

Физический рост и развитие сенсорных систем детенышей пегого путорака происходил быстрее, чем у бурозубок, но медленнее, чем у белозубок.

У детенышей жирнохвостой песчанки последовательность развития была другой – к 23-24 дню открывались глаза, и лишь к 27 дню – слуховые проходы (рис. 4). Набор веса у детенышей жирнохвостой песчанки происходил почти линейно до 20 дня жизни и потом незначительно уменьшался. К 40 дню вес молодых жирнохвостых песчанок составлял только 33.3% от массы взрослых (рис. 4), молодые песчанки в этом возрасте всё ещё были зависимы от родителей и продолжали питание молоком. Сравнение с данными по другим видам показало, что детеныши жирнохвостой песчанки развивались несколько медленнее детенышей других видов сходных размеров песчанок.

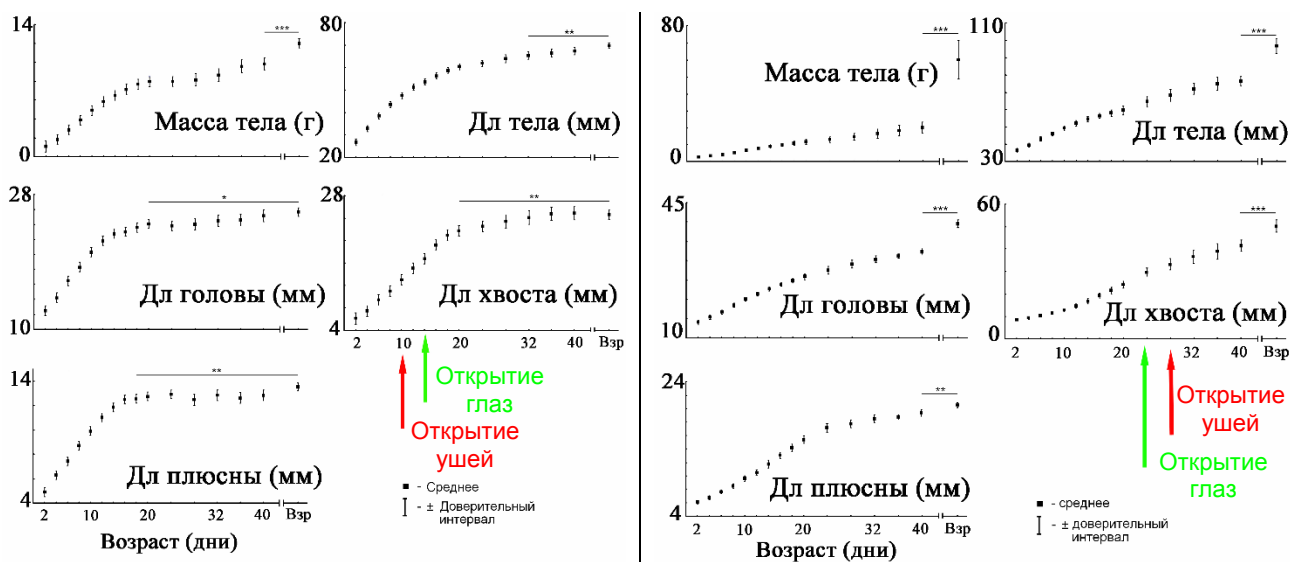


Рис. 4. Значения массы тела, длины тела, длины головы, длины хвоста и длины плюсны для детенышей пегого путорака (слева) и детенышей жирнохвостой песчанки (справа) от рождения до 40-дневного возраста и для взрослых особей. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между детенышами и взрослыми животными (пост-хок тест Тьюки, * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$).

Результаты дисперсионного анализа показали, что пол детенышей пегого путорака не оказывал влияния ни на массу ($F_{1,618}=0.85$, $p=0.36$), ни на длину тела ($F_{1,608}=0.02$, $p=0.90$), головы ($F_{1,609}=0.56$, $p=0.45$), хвоста ($F_{1,609}=0.03$, $p=0.86$) и плюсны ($F_{1,609}=0.19$, $p=0.66$). У взрослых путораков лишь длина головы самцов несколько превышала длину головы самок ($F_{1,18}=7.45$, $p=0.013$).

Результаты дисперсионного анализа показали, что пол детенышей жирнохвостой песчанки не оказывал влияния на массу тела ($F_{1,324}=0.18$, $p=0.67$) и длину хвоста ($F_{1,324}=1.57$, $p=0.21$), однако достоверно влиял на длину тела ($F_{1,324}=8.66$, $p=0.004$), головы ($F_{1,324}=9.12$, $p=0.003$) и плюсны ($F_{1,324}=9.28$, $p=0.003$). Во всех случаях самцы были крупнее самок. У взрослых песчанок только длина тела самцов несколько превышала длину тела самок (самцы: 102.4 ± 5.2 мм; самки: 91.3 ± 9.2 мм; $F_{1,18}=11.03$, $p=0.004$). Однако влияние пола на массу и размеры тела всегда было значительно менее выражено, чем влияние возраста и принадлежности к определенному выводку. Поэтому мы смогли объединить всех детенышей в выводке и оперировать средними значениями массы и размеров тела для каждого возрастного класса для выводка.

ГЛАВА 4. Вокальный репертуар и сравнение типов звуков между детенышами и взрослыми

Вокальный репертуар пегого путорака

Для сравнения акустических параметров были отобраны крики 37 детенышей из 10 выводков в возрасте от 1 до 10 дней. Для каждого типа криков было случайным образом отобрано 1-5 криков на выводок на возрастной класс, всего 622 криков. Для 20 взрослых путораков случайным образом были отобраны 5 криков для каждого типа для каждой особи, всего 484 крика. При просмотре записей, сделанных на ультразвуковой рекордер для поиска ультразвуков, не было обнаружено никаких криков, лежащий в области выше 20 кГц.

На основании структурных особенностей были выделены 8 типов криков, которые были подразделены на 4 структурных класса: писки (4 типа), джики (2 типа), щелчки (1 тип) и хныканье (1 тип). Семь из восьми типов криков встречались во всех возрастах, и лишь один (хныканье) был зарегистрирован у детенышей (рис. 5). Таким образом, набор типов криков пегого путорака остается постоянным по мере развития. Дискриминантный анализ для смешанной выборки из криков детенышей и взрослых продемонстрировал высокий уровень совпадений акустических параметров в различных возрастах. Во всех типах писков основная частота криков детенышей не отличалась от основной частоты криков взрослых, в джиках и щелчках, она была более низкой у детенышей, чем у взрослых особей (Табл. 2).

Щелчки пегого путорака отличаются от ориентационных щелчков других видов землероек (Gould et al., 1964; Gould, 1969; Buchler, 1976; Tomasi, 1979; Forsman, Malmquist, 1988; Thomas, Jalili, 2004). У путорака щелчки чаще издаются детенышами младших возрастов, когда они малоподвижны и слепы. Взрослые путораки крайне редко издают щелчки. В нашем исследовании щелчки были зарегистрированы лишь у пяти взрослых из двадцати, и только в ситуации, когда животное находилось на приподнятом над поверхностью диске.

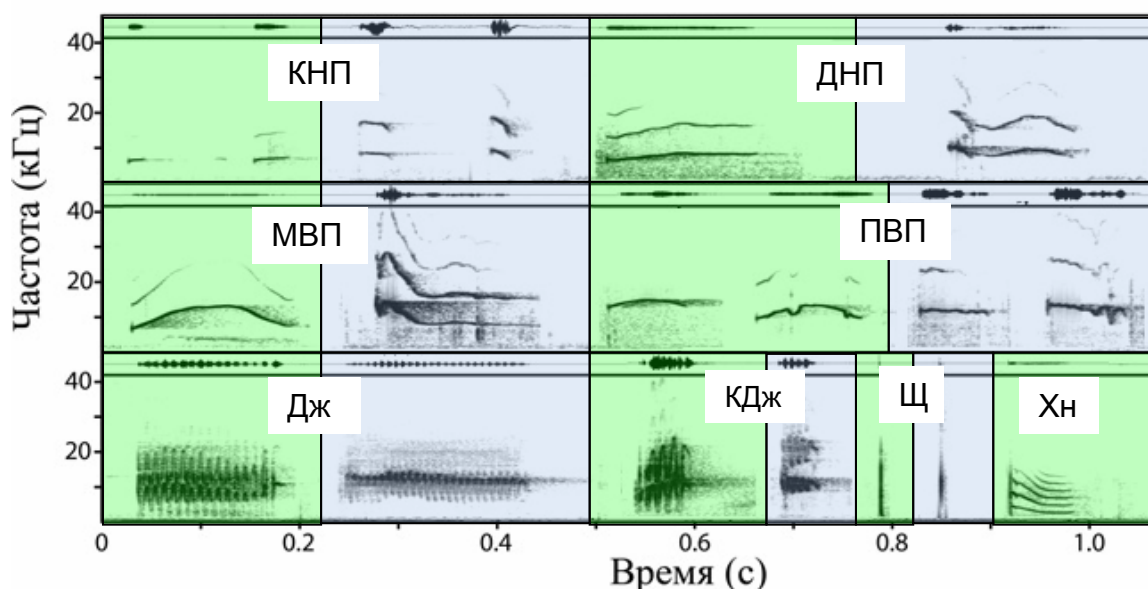


Рис. 5. Спектрограммы (внизу) и осциллограммы (сверху) типов криков пегого путорака. В каждом ряду одинаковые типы криков детенышей (выделены зелеными) и взрослых (выделены синим). КНП – короткий низкочастотный писк; ДНП – длинный низкочастотный писк; МВП – модулированный высокочастотный писк; ПВП – плоский высокочастотный писк; Дж – джик; КДж – короткий джик; Щ – щелчок; Хн -хныканье (только у детенышей).

Таким образом, у путорака основная частота звуковых криков оставалась неизменной или повышалась от детенышей к взрослым (Табл. 2). Вокальный онтогенез пегого путорака отличается от ожидаемого для млекопитающих, в течение которого происходит снижение основной частоты по мере взросления.

Таблица 2. Значения (среднее $\pm$ SD) максимальной основной частоты ($f_{0\max}$) и длительности (Длит) акустических параметров семи типов криков детенышей (Дет) и взрослых (Взр) пегих путораков и результаты их сравнения с помощью дисперсионного анализа (ANOVA). Различия достоверно значимые с $p < 0.0071$ после поправки Бонферрони выделены жирным шрифтом.

Параметр	Возраст	Короткий НЧ писк	Длинный НЧ писк	Модулир ВЧ писк	Плоский ВЧ писк	Джик	Короткий джик	Щелчок
$f_{0\max}$ (кГц)	Дет	7.57 $\pm$ 0.94	8.14 $\pm$ 0.77	12.18 $\pm$ 1.34	13.99 $\pm$ 1.32	10.82 $\pm$ 1.27	11.67 $\pm$ 1.47	8.43 $\pm$ 2.29
	Взр	7.79 $\pm$ 1.06	8.05 $\pm$ 1.42	13.45 $\pm$ 1.48	14.23 $\pm$ 1.81	13.21 $\pm$ 1.10	13.60 $\pm$ 1.13	9.66 $\pm$ 1.72
	ANO VA	$F_{1,252}=2.6$ $p=0.11$	$F_{1,137}=0.2$ $p=0.65$	$F_{1,205}=40.5$ $p < 0.001$	$F_{1,75}=0.4$ $p=0.51$	$F_{1,203}=151$ $p < 0.001$	$F_{1,49}=24.1$ $p < 0.001$	$F_{1,157}=7.9$ $p = 0.006$
Длит (мс)	Дет	32 $\pm$ 17	122 $\pm$ 24	111 $\pm$ 43	82 $\pm$ 37	121 $\pm$ 39	66 $\pm$ 20	4 $\pm$ 1
	Взр	48 $\pm$ 22	135 $\pm$ 35	90 $\pm$ 36	110 $\pm$ 30	180 $\pm$ 82	40 $\pm$ 20	4 $\pm$ 1
	ANO VA	$F_{1,252}=39.3$ $p < 0.001$	$F_{1,137}=6.6$ $p=0.011$	$F_{1,205}=17.9$ $p < 0.001$	$F_{1,75}=12.4$ $p < 0.001$	$F_{1,203}=23.4$ $p < 0.001$	$F_{1,49}=10.03$ $p = 0.003$	$F_{1,157}=0.03$ $p=0.87$

Вокальный репертуар жирнохвостой песчанки.

Крики звукового диапазона.

В анализ были включены данные от 66 детенышей жирнохвостой песчанки (17 самцов и 23 самки и 26 неопределенного пола) из 19 выводков в возрасте с 1 по 10 день и от 20 взрослых животных (10 самцов и 10 самок). Суммарно для детенышей мы измерили 2113 крика, для взрослых было измерено 122 крика.

На основании структурных особенностей были выделены 4 типа криков, которые можно подразделить на 2 структурных класса: пiski (3 типа) и щелчки (1 тип). Только два из четырех типов криков (высокочастотные пiski и щелчки) встречались во всех возрастах, два других (низко- и среднечастотные пiski) были зарегистрированы только у детенышей (рис. 6).

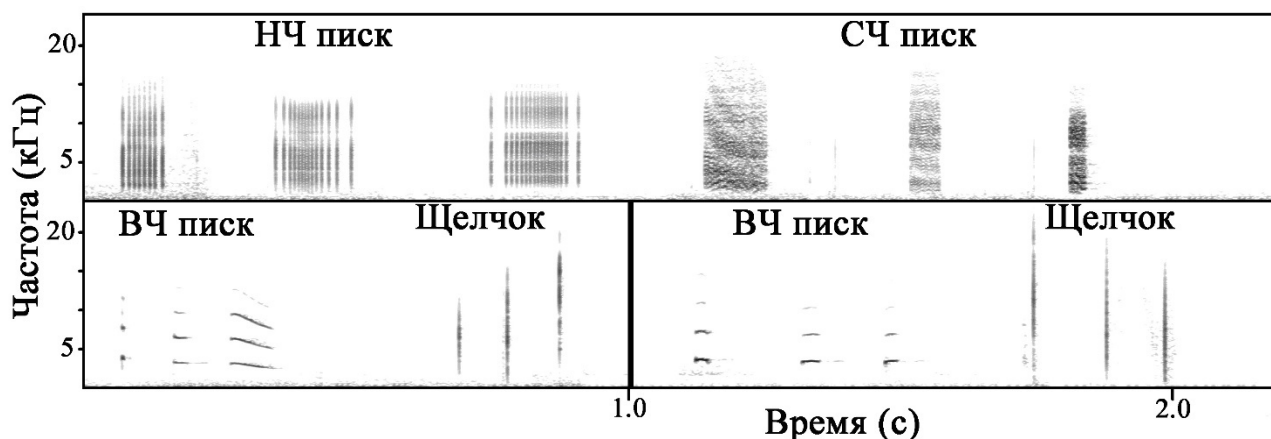


Рис. 6. Спектрограммы типов звуковых криков детенышей и взрослых жирнохвостой песчанки. Типы криков детенышей (слева) и взрослых (справа) разделены вертикальной линией: НЧ писк – низкочастотный писк; СЧ писк – среднечастотный писк; ВЧ писк – высокочастотный писк.

Дискриминантный анализ для 4 типов криков детенышей песчанок корректно определил 86.23% всех криков, низко- и среднечастотные крики в значительной степени смешивались. При сравнении акустических параметров высокочастотных пiskов детенышей и взрослых оказалось, что основная частота криков у взрослых

(3.57 ± 0.41 кГц) была достоверно выше, чем у детенышей (2.99 ± 0.77 кГц, $F_{1,1217}=50.20$, $p<0.001$), а длительность криков взрослых (58 ± 46 мс) меньше, чем у детенышей (88 ± 74 мс, $F_{1,1217}=14.29$, $p<0.001$).

Крики ультразвукового диапазона.

В анализ были включены данные от 40 детенышей жирнохвостой песчанки (17 самцов и 23 самки) из 11 выводков в возрасте с 6 по 10 день и от 20 взрослых животных (10 самцов и 10 самок). Суммарно для детенышей мы измерили 782 ультразвуковых крика (от 3 до 102 крика на запись, в среднем 21.1 ± 22.5 крика на запись). Для взрослых было измерено 232 ультразвуковых крика (от 14 до 90 криков на запись, в среднем 33.1 ± 26.0 крика на запись).

Мы классифицировали ультразвуковые крики по шести возможным контурам основной частоты: плоский, шеврон, нисходящий, восходящий, короткий и сложный (рис. 7), и по числу нот (1, 2, 3, много), возникающих в результате скачков частоты на ≥ 10 кГц (рис. 7). Это классификация была основана (с дополнениями) на классификации ультразвуковых криков, разработанной для домашней мыши *Mus musculus* (Scattoni et al., 2008, Grimsley et al., 2011; Arriaga, Jarvis, 2013).

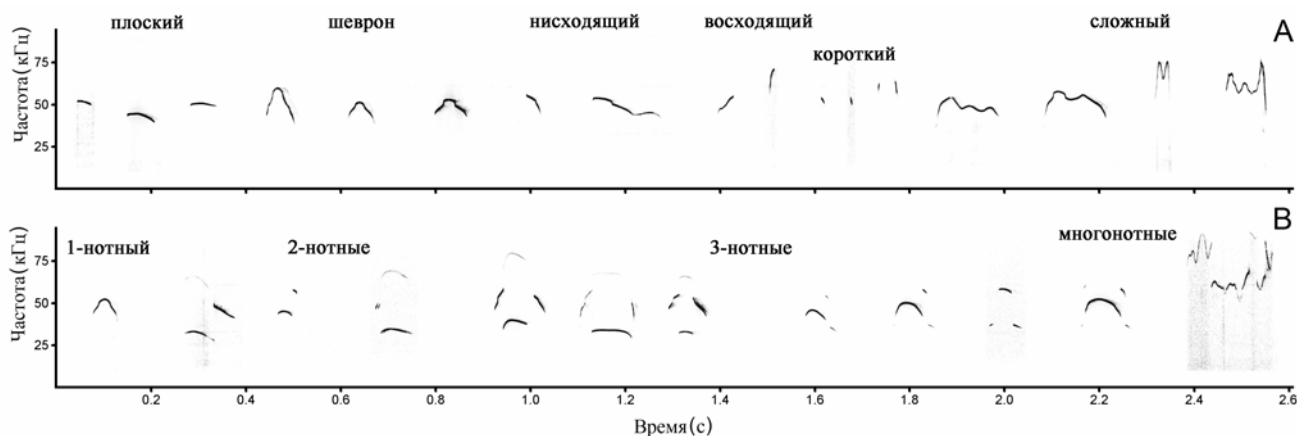


Рис. 7. Классификация ультразвуковых криков жирнохвостой песчанки на основе формы контура (А, верхняя панель) и числа нот (В, нижняя панель).

Таблица 3. Значения (среднее $\pm$ SD, минимум-максимум) акустических параметров ультразвуковых криков детенышей (Дет) и взрослых (Взр) жирнохвостой песчанки и результаты дисперсионного анализа ANOVA, n – число криков; f0max – максимальная основная частота; f0min – минимальная основная частота; f0beg – начальная основная частота; f0end –конечная основная частота; fpeak –пиковая частота; bndw – бендвайт (ширина частотного пика).

Параметры	Дет (n=782)	Взр (n=232)	ANOVA
длительность (мс)	50.0 $\pm$ 31.0 (2.4-154.7)	22.0 $\pm$ 32.7 (1.7-354.3)	$F_{1,1013}=142.1$, $p<0.001$
f0max (кГц)	52.2 $\pm$ 5.7 (32.6-120.0)	66.8 $\pm$ 13.9 (23.6-113.3)	$F_{1,1013}=554.7$, $p<0.001$
f0min (кГц)	41.9 $\pm$ 6.7 (19.1-80.6)	51.1 $\pm$ 9.6 (18.4-97.9)	$F_{1,1013}=268.0$, $p<0.001$
f0beg (кГц)	47.1 $\pm$ 5.7 (19.5-120.0)	57.3 $\pm$ 10.2 (21.8-103.2)	$F_{1,1013}=380.9$, $p<0.001$
f0end (кГц)	44.6 $\pm$ 5.5 (29.6-80.2)	55.7 $\pm$ 13.4 (18.4-113.3)	$F_{1,1013}=345.4$, $p<0.001$
fpeak (кГц)	47.9 $\pm$ 6.1 (30.7-87.7)	60.0 $\pm$ 10.5 (20.6-108.3)	$F_{1,1013}=482.5$, $p<0.001$
bndw (кГц)	3.1 $\pm$ 1.5 (1.5-20.6)	6.5 $\pm$ 6.1 (1.8-31.8)	$F_{1,1013}=208.4$, $p<0.001$

Из 36 возможных типов ультразвуковых криков (комбинаций контура и числа нот), у детенышей встречались только 18 типов криков, а у взрослых - 24 типа, общими были 16 типов ультразвуковых криков. При сравнении акустических параметров всех ультразвуковых криков вне зависимости от формы контура и количества нот между детенышами и взрослыми, оказалось, что у детенышей длительность ультразвуковых криков выше, чем у взрослых, тогда как пиковая

частота, бендвайт и все значения основной частоты были выше у взрослых песчанок (Табл. 3). Аналогичные результаты были получены при сравнении акустических параметров сокращенных выборок наиболее распространенных однонотных плоских и однонотных шеврон ультразвуковых криков между детенышами и взрослыми.

ГЛАВА 5. Влияние возраста на использование разных типов звуков детенышами по мере взросления

Пегий пutorак

В анализ были включены данные от 40 детенышей из 11 выводков со дня рождения до момента отсадки от матери (23-24 день). Было использовано 105 записей (81 запись в отсутствии матери и 24 совместно с матерью). Процент записей, в которых данный тип крика был зарегистрирован, использовали как способ оценки встречаемости разных типов криков у детенышей разных возрастов.

Использование различных типов криков детенышами пегого пutorака менялось в течение развития (рис. 8). Чаще всего детеныши издавали разнообразные пiski. Встречаемость длинных низкочастотных пискa была максимальной с 5-6 по 15-16 день жизни, что примерно соответствует времени открытия ушей и глаз, а так же развитию поведения караванинга – следованию за матерью. У взрослых пutoraков, как отмечалось ранее, длинные низкочастотные пiski регистрировали при следовании самца за самкой перед спариванием (однако, не было возможности установить, кто именно издает пiski).

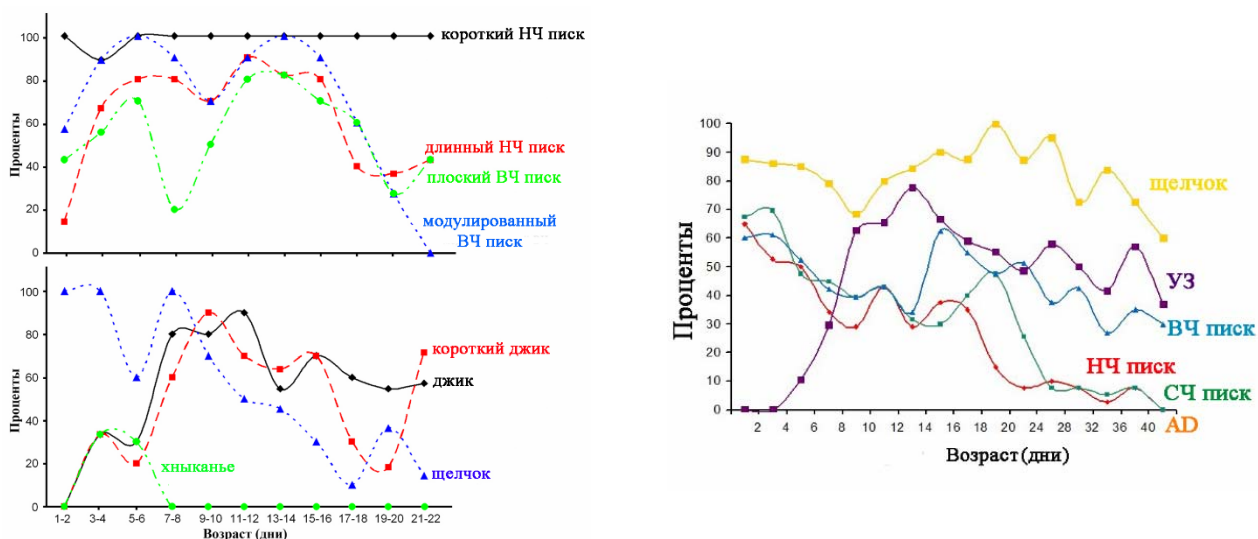


Рис. 8. Процент записей, содержащих данный тип крика в каждом возрастном классе у двух видов. Слева пегий пutorак: А - четыре типа пискa, В – джики, короткие джики, щелчки и хныканье. Справа жирнохвостая песчанка: УЗ – ультразвуковые крики, ВЧ – высокочастотные, НЧ – низкочастотные, СЧ – среднечастотные пiski, AD – взрослые особи.

Жирнохвостая песчанка.

В анализ были включены данные от 40 детенышей жирнохвостой песчанки (17 самцов и 23 самки) из 11 выводков в возрасте с рождения до 40 дня и от 20 взрослых животных (10 самцов и 10 самок). Для детенышей были использованы 581 запись в звуковом диапазоне и 549 записей в ультразвуковом диапазоне. Для взрослых песчанок было использовано 20 записей в звуковом диапазоне и 19 записей в ультразвуковом диапазоне.

Все пять типов криков (три типа пискa, щелчки и ультразвуковые крики) издавались детенышами жирнохвостой песчанки, тогда как у взрослых были зарегистрированы лишь высокочастотные пiski, щелчки и ультразвуковые крики

(рис. 8). Наиболее часто и у детенышей, и у взрослых встречались щелчки (84% и 60% записей соответственно). Следующим по частоте использования и у детенышей, и у взрослых были высокочастотные пiski и ультразвуковые крики (46% и 46% у детенышей и 30% и 37% у взрослых). Новорожденные детеныши жирнохвостой песчанки издавали только звуковые пiski и щелчки (рис. 8). В более старших возрастах процент записей с криками разных типов снижался, наиболее редкими становились низко и среднечастотные пiski. У взрослых полностью исчезали эти два типа пiskов, и их репертуар включал только три типа звуков – высокочастотные пiski, щелчки и ультразвуковые крики (рис. 8). Ранее ни для одного вида песчанок не было отмечено отсутствия типов звуковых криков, издаваемых детенышами в вокальном репертуаре взрослых.

Детеныши жирнохвостой песчанки, в отличие от детенышей других грызунов, не издают ультразвуковые крики в первые дни жизни. Мы регистрировали появление ультразвуковых криков с 5-6-ого дня жизни, максимальное количество ультразвуковых криков регистрировали на 12-15 день (рис. 8). Это заметно отличается от других видов грызунов (например, см. Motomura et al., 2002), у которых ультразвуковые крики появляются с рождения.

ГЛАВА 6. Влияние возраста, веса и размеров тела на структуру типов звуков детенышей пегого пutorака по мере взросления

В анализ были включены данные от 40 детенышей пutorakov (24 самца и 16 самок) из 11 выводков. Всего было использовано 105 аудиофайлов и 3095 криков.

Ни для одного из семи типов криков пегого пutorака, встречающихся на протяжении всего онтогенеза, не было показано снижения основной частоты с возрастом, характерного для большинства млекопитающих. Влияние возраста на акустические параметры наиболее подробно рассмотрено для четырех наиболее часто используемых типов криков (короткие низкочастотные пiski, модулированные ВЧ пiski, джиги и щелчки) (рис. 9).

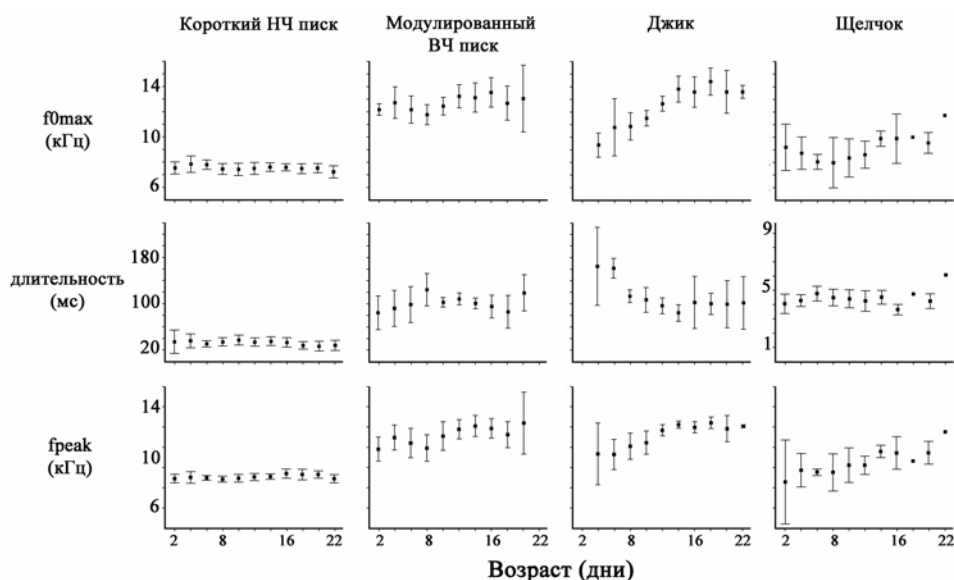


Рис. 9. Изменения основной частоты (f_{0max}), длительности и пиковой частоты (f_{peak}) для четырех типов криков детенышей пutorака в течение онтогенеза. Центральные точки показывают средние значения, усы – SD. Длительность щелчков примерно в 10 раз короче в сравнении с другими типами криков.

Лишь частота пульсации джигов непрерывно увеличивалась с возрастом. Структура джигов у детенышей в возрасте 3-4 дней кажется незавершенной, с перерывами в синусоидальной модуляции частоты, которая происходит медленнее

и менее регулярно, чем у взрослых (рис. 10). По мере взросления частота пульсации непрерывно возрастает с 75 Гц в 3-4 дня до 138 Гц в 21-22 дня жизни и становится всё более и более упорядоченной (рис. 10). Возможно, что максимальная скорость сокращения определенных групп мышц, участвующих в создании глубокой синусоидальной частотной модуляции, с возрастом постепенно увеличивается.

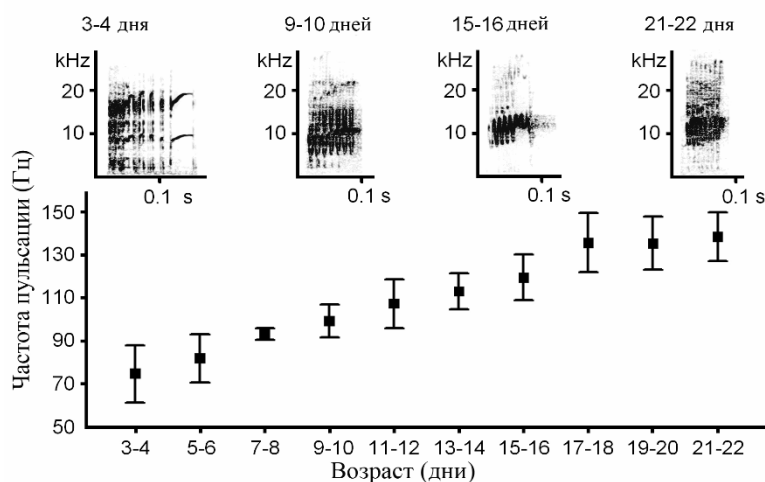


Рис. 10. Изменения, связанные с взрослением, в частоте глубокой синусоидальной модуляции (частоте пульсации) джиков. Центральные точки показывают средние значения, усы – SD. Образцы спектрограмм (с временем по оси X и частотой по оси Y) для четырех выбранных возрастов представлены над графиком.

У путорака основная частота пиков и щелчков не изменялась, несмотря на увеличение массы тела и длины головы по мере взросления. Более того, основная частота джиков с возрастом повышалась, что отличается от характерного для млекопитающих вокального онтогенеза. Подобные изменения основной частоты характерны для эхолокационных и контактных криков рукокрылых (Jones et al., 1991; De Fanis, Jones, 1995; Moss et al., 1997; Zhang et al., 2005; Liu et al., 2007; Hiryu, Riquimaroux, 2011; Monroy et al., 2011; Jin et al., 2011, 2012; Funakoshi et al., 2013; Wang et al., 2014). По мере взросления детеныши летучих мышей издают всё более высокие по частоте крики, используя для их продукции тонкие вокальные мембраны на голосовых связках (Novick, Griffin, 1961; Suthers, Fattu, 1973).

Глава 7. Поведение вибрации пегого путорака

При изучении вокального онтогенеза неожиданно было обнаружено, что некоторые взрослые путораки вибрируют при удержании в руках. Это явление было протестировано и подробно проанализировано. Вибрационное поведение никогда ранее не было описано для насекомоядных.

В экспериментах участвовали 19 пегих путораков (10 самцов, 9 самок), все были рождены в неволе (4-6 поколение). Четыре самца и пять самок были взрослыми (2-12 месяцев) и 6 самцов и 4 самки были подростками (34-43 дня). В ходе эксперимента животных по одному помещали на мембрану барабана. Большинство путораков участвовали в опытах один раз. Трёх самок дополнительно тестировали повторно спустя 3-8 дней после первого тестирования для подтверждения воспроизводимости эксперимента. Таким образом, все самцы и шесть самок участвовали в опытах однократно, две самки – дважды и одна самка – три раза. Всего было проведено 23 опыта с 19 пегими путораками.

В каждом акустическом файле, содержащем записи вибраций, измеряли средний период импульса для 10 последовательных периодов, 4-5 раз на файл (среднее $\pm$ SD = 4.82 ± 0.40), всего 54 фрагмента, с помощью стандартного курсора в главном окне Avisoft (рис. 11).

Кроме того, для каждого тестируемого животного проанализировали 4-5 (4.82 ± 0.40) джиков, всего 58 джиков. Для джиков также измерили и рассчитали средний период модуляции для 10 последовательных импульсов глубокой

синусоидальной частотной модуляции при помощи стандартного курсора в главном окне Avisoft (рис. 12).

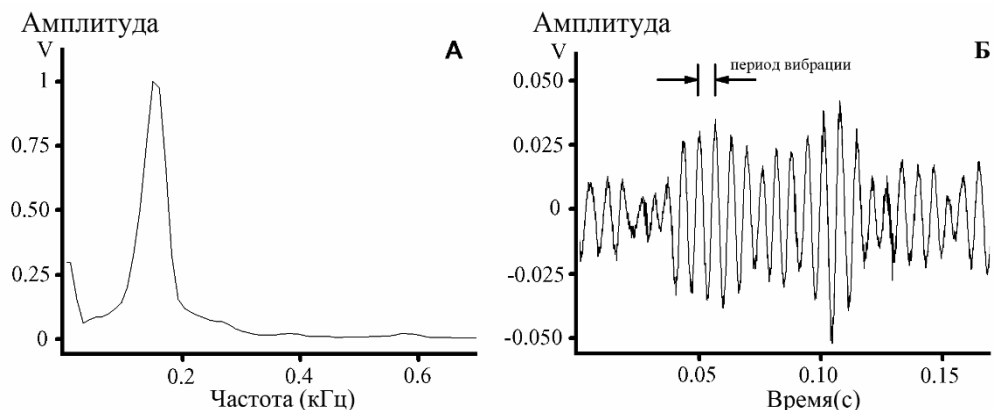


Рис. 11. Звуки при вибрации пегого путорака: А – спектр мощности, Б– осциллограмма. Слышимый звук, который создают вибрирующие на мембране барабана пегие путораки, показывает энергетический пик на частоте 160 Гц. Осциллограмма демонстрирует форму волны; стрелки обозначают период пульсации.

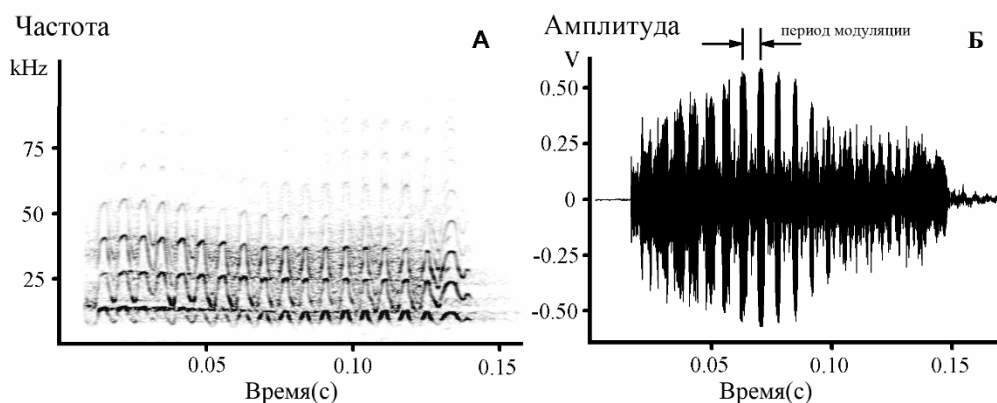


Рис. 12. Джик пегого путорака: А – спектрограмма и В – осциллограмма. На спектрограмме показана глубокая синусоидальная частотная модуляция крика. Осциллограмма показывает амплитуду пульсов, стрелки обозначают период модуляции.

В ходе исследования нам удалось впервые изучить продукцию вибрационных колебаний у обитающего на поверхности, роющего вида землероек. В отличие от других мелких млекопитающих, обитающих в песчаных районах, пегий путорак вибрирует всем телом, а не создает сейсмические волны отдельными частями тела, лапами (Randall, 2001) или головой (Kimchi et al., 2005). Пегие путораки вибрировали в течение короткого периода времени, и частота звуковой компоненты при вибрации составляла 160.5 ± 15.0 Гц. Эта частота полностью совпадала со значением частоты глубокой синусоидальной частотной модуляции джиков (159.4 ± 6.1 Гц) тех же самых животных (ANOVA повторных измерений, $F_{1,10}=0.06$, $p=0.81$). Но причина такого совпадения всё ещё неясна. Этот диапазон частот вибрации был аналогичен зарегистрированным диапазонам сейсмических волн, которые используют подземные грызуны, палестинские слепыши *Nannospalax ehrenbergi* для социальной внутривидовой коммуникации на длинных дистанциях (Heth et al., 1987; Rado et al., 1987). Требуется дальнейшие исследования для понимания функции данного поведения.

Глава 8. Влияние дискомфорта на ультразвуковые крики жирнохвостых песчанок

В анализ было включено 73 записи ультразвуков от 35 детенышей жирнохвостой песчанки из 40, которые участвовали в исследовании. Были отобраны только те записи, в которых ультразвуковые крики присутствовали как при ситуации Изоляции (детеныш в небольшом пластиковом контейнере при комнатной температуре, длительность 210 с), так и при ситуации Удержания (детеныш зафиксирован в руке в положении на спине без возможности изменить позу и перевернуться, длительность 210 с). Мы полагали, что животное воспринимает Изоляцию как менее дискомфортное состояние по сравнению с Удержанием. Ранее, изоляционный контекст рассматривался как вызывающий меньший дискомфорт по сравнению с удержанием в руках в исследованиях влияния дискомфорта на звуковые крики у млекопитающих (Lingle et al., 2012; Scheumann et al., 2012).

По спектрограмме измеряли длительность каждой стадии и подсчитывали количество ультразвуковых криков в каждой из них. Суммарно в анализ было включено 3958 криков. Для подсчета частоты следования криков (криков/минуту) количество криков делили на продолжительность стадии. Затем в каждой стадии вручную удаляли все отрезки времени без ультразвуковых криков, создавая таким образом «слитые крики» (рис. 13). Метод создания «слитых криков» ранее был разработан при изучении слышимых криков обыкновенных лисиц *Vulpes vulpes* (Gogoleva et al., 2010). Всего было подготовлено 146 слитых криков из 73 записей. Используя автоматическое измерение Avisoft, мы измеряли пиковую частоту и три квантили слитого крика (рис. 13).

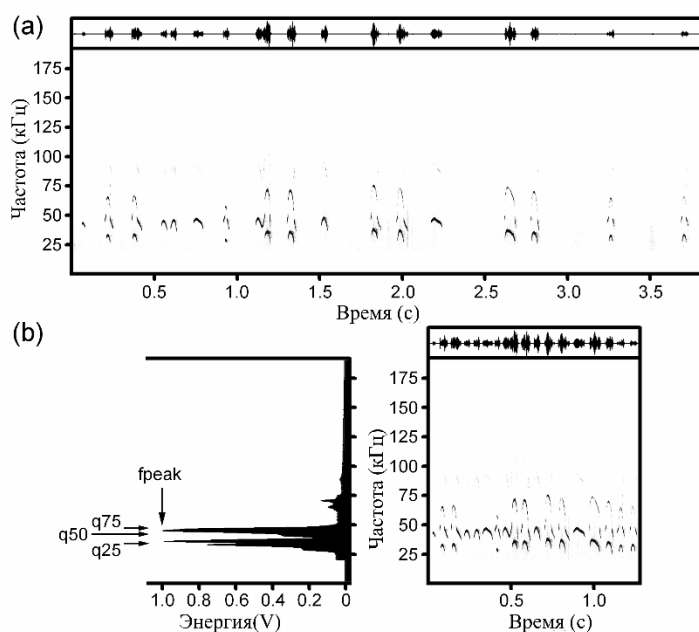


Рис. 13. Процедура создания «слитого крика» и измерение пиковой частоты и трех квантилей слитого крика: а – спектрограмма и осциллограмма естественной последовательности ультразвуковых криков 18-дневного детеныша жирнохвостой песчанки; б – спектрограмма, осциллограмма и спектр энергии слитого крика, полученного из последовательности, представленной выше. Измеряемые акустические параметры: f_{peak} – пиковая частота; q_{25} – нижняя квантиль; q_{50} – средняя квантиль; q_{75} – верхняя квантиль.

Мы обнаружили, что частота следования криков была выше на стадии Изоляции (с меньшим уровнем дискомфорта), в то время как пиковая частота и три квантили слитых криков были выше на стадии Удержания (с большим уровнем дискомфорта). Кроме того, возраст оказывал достоверное влияние на значения акустических параметров на разных стадиях опыта (рис. 14).

Таким образом, результаты по ультразвуковым крикам детенышей жирнохвостой песчанки противоречат данным о повышении частоты следования слышимых криков вместе с повышением отрицательного эмоционального возбуждения у многих видов млекопитающих (Володин и др., 2009; Briefer, 2012). Вместе с тем, у детенышей жирнохвостой песчанки значения пиковой частоты и трех квантилей ультразвуковых криков увеличивались с увеличением отрицательного

эмоционального возбуждения, что согласуется с данными по слышимым слитым крикам обыкновенной лисицы (Gogoleva et al. 2010; Гоголева и др. 2017) и с данными по слышимым крикам у других видов млекопитающих (обзоры: Володин и др., 2009; Briefer, 2012; Lingle et al., 2012). Однако различия в значениях акустических параметров криков становились достоверными лишь к 20 дню (верхняя квартиль различалась на 16 день), то есть когда детеныши значительно реже издавали ультразвуковые крики. Таким образом, сдвиг энергии в область высоких частот наблюдался в период, когда частота следования криков резко уменьшалась и становилась практически неразличимой между ситуациями.

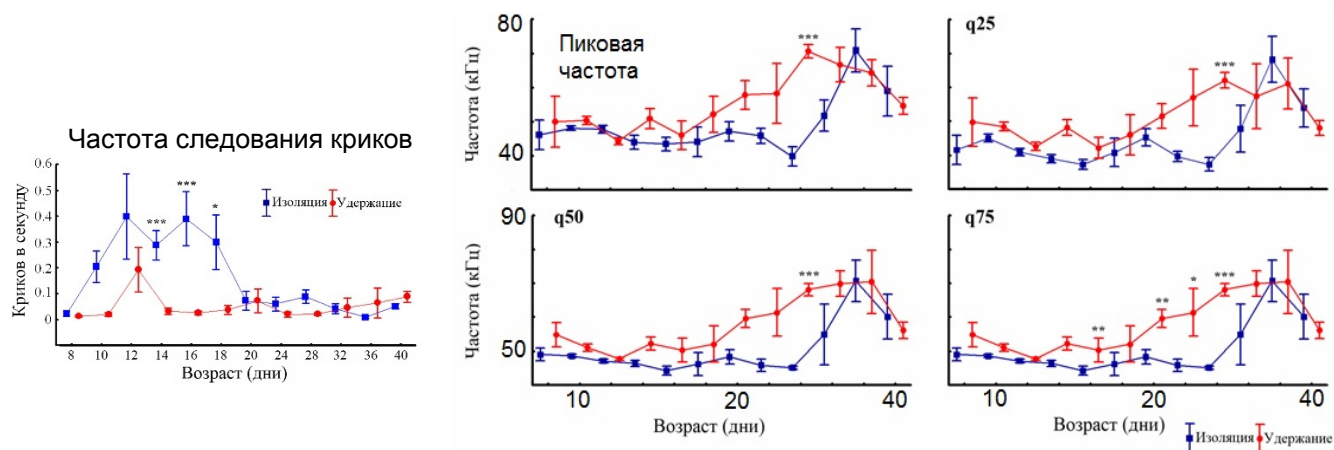


Рис 14. Значения частоты следования криков и акустических параметров слитых криков детенышей жирнохвостой песчанки с 8 по 40 день жизни на стадиях Изоляции и Удержания. q25—нижняя квартиль; q50—средняя квартиль; q75—верхняя квартиль.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе нашего исследования для двух видов мелких пустынных млекопитающих было проведено одновременное исследование физического роста и развития (Зайцева и др., 2013, 2016), а также вокального онтогенеза на продолжительном отрезке времени, что позволило детально изучить изменения количественных и качественных признаков в различных типах криков по мере взросления. Нам не удалось обнаружить ультразвуковые крики ни у взрослых, ни у детенышей пегого поторака, несмотря на маленький размер животных этого вида (Volodin et al., 2015; Zaytseva et al., 2015). Это первое экспериментальное исследование, подтверждающее отсутствие ультразвуковых криков у насекомоядных в нескольких ситуациях, потенциально способствующих эхолокации (Volodin et al., 2012). Это важно, поскольку именно насекомоядные до последнего времени считались предшественниками появления эхолокационных криков у летучих мышей (Paniytina et al., 2017; Volodin et al., 2019). В последние годы появилось несколько исследований, которые подтвердили нашу находку об отсутствии ультразвуковых криков и щелчков у землероек (Sanchez et al., 2019; von Merten, Siemers, 2020).

В тоже время у детенышей и взрослых жирнохвостой песчанки был обнаружен богатый набор разнообразных ультразвуковых криков, хотя особенности строения черепа и слухового аппарата этого вида указывают на высокую чувствительность к низкочастотным звукам (Lay, 1972). Нами была разработана классификация ультразвуковых криков песчанок на основе совмещения формы контура и числа нот в общей схеме (Zaytseva et al., 2019). В дальнейшем эта классификация может быть использована для ультразвуковых криков других видов грызунов. Можно заключить, что, несмотря на сходные размеры, насекомоядные используют лишь вокальный

(голосовой) способ продукции звуков, в то время песчанки используют как голосовой, так и свистовой способы издавания звуков.

Интересным совпадением стало обнаружение слышимых щелчков у детенышей и взрослых обоих исследованных видов. Путораки и жирнохвостые песчанки издают щелчки с первого дня жизни, их количество постепенно снижается с возрастом, однако регистрация щелчков у взрослых может маскироваться шумом при перемещении животного (Zaytseva et al., 2015, 2020). Способ продукции щелчков может различаться в разных таксонах, у насекомоядных они могут издаваться путем механического щелкания языком, как было описано для тенреков (Gould, 1964) и предположено нами для пегого путорака, тогда как у песчанок нельзя исключить использование резкого смыкания-размыкания голосовой щели для производства щелчков. Функции данного типа крика также до конца неясны: возможно, как и в случае землероек, щелчки стимулируют поисковое поведение матери (Poduschka, 1977). Структура и функция щелчков у мелких млекопитающих изучены слабо, хотя они отмечены в том числе и у крупных представителей отрядов, таких как гигантская землеройка (Schneiderová, Zouhar, 2014) и капибара *Hydrochoerus hydrochaeris* (Nogueira et al., 2012).

Вокальный онтогенез двух исследованных видов мелких млекопитающих отличался от ожидаемого: не происходило снижения основной частоты и увеличения длительности криков по мере роста тела и звукопродуцирующих структур вокального аппарата. Крики детенышей и взрослых пегого путорака не отличались между собой по основной частоте и длительности (Volodin et al., 2015; Zaytseva et al., 2015), в то время как и звуковые, и ультразвуковые крики детенышей жирнохвостой песчанки были достоверно ниже и длиннее, чем у взрослых (Zaytseva et al., 2019, 2020). Такой ход вокального онтогенеза необычен для млекопитающих, хотя уже имеются аналогичные свидетельства, полученные на других видах (Matrosova et al., 2007; Schneiderová, 2014; Volodin et al., 2016). Морфологический и физиологический механизм особого хода вокального онтогенеза не ясен и требует изучения. Также нами были обнаружены изменения в числе типов криков по мере взросления: у пегого путорака лишь один из восьми типов криков детенышей не встречался у взрослых, тогда как у жирнохвостой песчанки два из трех типов слышимых писков детенышей отсутствовали в вокальном репертуаре взрослых особей, причем у взрослых исчезали наиболее низкочастотные типы криков (Zaytseva et al., 2015, 2020).

Нами впервые были протестированы вокальные ключи кодирования эмоционального состояния в ультразвуковых криках млекопитающих. Впервые была проанализирована структура ультразвуковых сигналов, а не только частота следования криков (Zaytseva et al., 2017). Было обнаружено увеличение значения пиковой частоты и трех квартилей ультразвуковых криков при увеличении отрицательного эмоционального возбуждения, что совпадает с вокальными ключами дискомфорта в звуковых криках млекопитающих (Володин и др., 2009; Briefer, 2012). Таким образом, нами были получены подтверждения об универсальных акустических признаках эмоционального возбуждения как в звуковых, так и в ультразвуковых криках у млекопитающих.

Нам также впервые удалось зарегистрировать и описать сейсмические вибрационные звуки у представителя отряда насекомоядных (Volodin et al., 2012). Ранее среди млекопитающих сейсмическая коммуникация была обнаружена у живущих в аридных условиях грызунов, златокротов и слонов (Narins et al., 1997; Kimchi et al., 2005; Narins et al., 2016). Пегий путорак производит вибрацию всем телом, примечательно, что период пульсации вибрационных звуков совпадает с периодом пульсации одного из слышимых типов криков. При сравнении слухового аппарата пегого путорака и двух других видов землероек не было обнаружено особенностей, свидетельствующих о возможности воспринимать подобные звуки на слух (Zaytseva et al., 2015). Возможно, для восприятия отраженных сейсмических

волн поторак может использовать волоски на лапах (Heptner, 1939), однако для прояснения этого вопроса требуются дальнейшие исследования.

Таким образом, коммуникативные системы мелких пустынных млекопитающих, связанные с передачей и восприятием волновых колебаний, могут включать в себя коммуникацию в слышимой области на основе вокальных (голосовых) звуков и низкочастотных щелчков, коммуникацию в ультразвуковой области на основе свистовых звуков, и сейсмическую коммуникацию (вибрационное поведение поторака, подофония у грызунов) на основе поверхностных волн.

ВЫВОДЫ

1. Физический рост и развитие сенсорных систем детенышей пегого поторака происходило быстрее, чем у бурозубок, но медленнее, чем у белозубок, тогда как детеныши жирнохвостой песчанки развивались несколько медленнее детенышей других видов песчанок. Рост тела и развитие сенсорных систем только в незначительной степени определяли онтогенез вокализаций у обоих видов.

2. Новорожденные детеныши обоих видов не издавали полного набора типов криков. По мере взросления набор типов звуков сначала увеличивался, потом сокращался, и взрослые особи имели набор типов криков, лишь частично совпадавший с набором типов криков детенышей. Также, использование разных типов криков менялось в течение онтогенеза.

3. У поторака основная частота звуковых криков оставалась неизменной в течение вокального онтогенеза, тогда как у жирнохвостой песчанки повышалась от детенышей к взрослым как в ультразвуковых, так и в звуковых криках. Оба этих пути вокального онтогенеза редки для млекопитающих.

4. Несмотря на небольшие размеры, у пегого поторака ультразвуковые крики не были обнаружены. У жирнохвостой песчанки описан обширный набор ультразвуковых криков, несмотря на ярко выраженную адаптацию этого вида к низкочастотной чувствительности и увеличенные слуховые барабаны.

5. В течение всего онтогенеза как пегие потораки, так и жирнохвостые песчанки издавали щелчки в звуковом диапазоне. Предположено, что животные могут использовать их для ориентации в пространстве.

6. Впервые у насекомоядных была обнаружена сейсмическая вибрация, характерная для других представителей экотипа мелких пустынных млекопитающих песчаных грунтов. В отличие от других видов, потораки вибрировали всем телом. Частота вибрации совпадала с частотой амплитудной модуляции громких криков дискомфорта потораков - джиков.

7. Впервые было протестировано влияние дискомфорта на акустические параметры ультразвуковых криков детенышей жирнохвостой песчанки. Было обнаружено, что у млекопитающих дискомфорт кодируется сходным образом, как в звуковых, так и в ультразвуковых криках, что свидетельствует об универсальных акустических признаках эмоционального возбуждения.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. Volodin I.A., **Zaytseva A.S.**, Ilchenko O.G., Volodina E.V., Chebotareva A.L. Measuring airborne components of seismic body vibrations in a Middle-Asian sand-dwelling Insectivora species, the piebald shrew (*Diplomesodon pulchellum*) // Journal of Experimental Biology, 2012, V. 215, N 16, P. 2849-2852. doi: 10.1242/jeb.069898. Импакт-фактор: 3.017
2. **Зайцева А.С.**, Вахрушева Г.В., Ильченко О.Г., Володин И.А. Постнатальный рост и развитие пегого поторака (*Diplomesodon pulchellum*, Insectivora, Soricidae)

- в неволе // Зоологический журнал, 2013, Т. 92, № 12, С. 1463-1474. doi: 10.7868/S0044513413120106. Импакт-фактор: 0.552
3. Volodin I.A., **Zaytseva A.S.**, Ilchenko O.G., Volodina E.V. Small mammals ignore common rules: A comparison of vocal repertoires and the acoustics between pup and adult piebald shrews *Diplomesodon pulchellum* // Ethology, 2015, V. 121, N 2, P. 103-115. doi: 10.1111/eth.12321. Импакт-фактор: 1.697
 4. **Zaytseva A.S.**, Volodin I.A., Mason M.J., Frey R., Fritsch G., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Vocal development during postnatal growth and ear morphology in a shrew that generates seismic vibrations, *Diplomesodon pulchellum* // Behavioural Processes, 2015, V. 118, P. 130–141. doi: 10.1016/j.beproc.2015.06.012. Импакт-фактор: 2.008
 5. **Зайцева А.С.**, Ильченко О.Г., Володин И.А., Володина Е.В. Раннее постнатальное развитие жирнохвостой песчанки (*Pachyuromys duprasi*, Rodentia, Gerbillinae) в лабораторной колонии // Зоологический журнал, 2016, Т. 95, № 1, С. 94-103. doi: 10.7868/S0044513416010141. Импакт-фактор: 0.552
 6. **Zaytseva A.S.**, Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Discomfort-related changes in pup ultrasonic calls of fat-tailed gerbils *Pachyuromys duprasi* // Bioacoustics, 2017, V. 26, N 1, P. 1-13. doi: 10.1080/09524622.2016.1164076. Импакт-фактор: 1.780
 7. **Zaytseva A.S.**, Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Ultrasonic vocalization of pup and adult fat-tailed gerbils (*Pachyuromys duprasi*) // PLoS ONE, 2019, V. 14, N 7, e0219749, P. 1-25. doi: 10.1371/journal.pone.0219749. Импакт-фактор: 2.776
 8. **Zaytseva A.S.**, Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Audible calls and their ontogenetic relationship with ultrasonic vocalization in a rodent with a wide vocal range, the fat-tailed gerbil (*Pachyuromys duprasi*) // Behavioural Processes, 2020, V. 180, 104241, P. 1-10. doi: 10.1016/j.beproc.2020.104241. Импакт-фактор: 1.846

Статья в журнале:

9. Володин И.А., Ильченко О.Г., Володина Е.В., **Зайцева А.С.**, Чеботарева А.Л. Землеройка - барабанщик // Природа, Ежемесячный естественно-научный журнал РАН, 2012, № 7, С. 50-56.

Материалы и тезисы международных и всероссийских конференций:

10. **Zaytseva A.**, Volodin I., Ilchenko O., Volodina E. Unmatched vocal and morphological ontogenesis in the piebald shrew (*Diplomesodon pulchellum*) // 6th European Conference on Behavioural Biology, Essen, Univ. Duisburg-Essen, 2012, p. 128.
11. Volodin I., **Zaytseva A.**, Ilchenko O., Volodina E., Chebotareva A. Seismic body vibrations in a sand-dwelling species, the piebald shrew (*Diplomesodon pulchellum*) // 6th European Conference on Behavioural Biology, Essen, Univ. Duisburg-Essen, 2012, p. 118-119.
12. **Зайцева А.С.**, Володин И.А., Ильченко О.Г., Володина Е.В., Чеботарева А.Л. Сейсмическая вибрация тела у пустынной землеройки, пеготого поторака (*Diplomesodon pulchellum*) // V Всероссийская конференция по поведению животных, Сборник тезисов, М., КМК, 2012, с. 66.
13. **Zaytseva A.**, Volodin I., Ilchenko O., Volodina E. This interesting desert shrew: pups call like adults, and adults vibrate // 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin, IZW, 2013, p. 218.
14. **Zaytseva A.S.**, Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Estimating discomfort in a fat-tailed gerbil by ultrasonic joint-calls // XXV International Bioacoustics Congress, Murnau, IBAC, 2015, p. 150.
15. **Зайцева А.С.**, Володин И.А., Ильченко О.Г., Володина Е.В. Тестирование метода оценки дискомфорта по структуре ультразвуковых сигналов жирнохвостой песчанки (*Pachyuromys duprasi*) // Териофауна России и

сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. М., Товарищество научных изданий КМК, 2016, с. 131.

16. **Zaytseva A.S.**, Volodin I.A., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Discomfort-related use of audible and ultrasonic calls across development in pups of the fat-tailed gerbil *Pachyuromys duprasi* // 8th European Conference of Behavioural Biology, Book of abstracts, Vienna, 2016, p. A04.
17. Volodin I.A., **Zaytseva A.S.**, Volodina E.V. The postnatal growth and physical development of fat-tailed gerbils *Pachyuromys duprasi* in the laboratory colony // 15th Rodens & Spatium, International Conference on Rodent Biology, Olomouc, Palacky University Olomouc, 2016, p. 161.
18. Volodina E.V., Volodin I.A., **Zaytseva A.S.**, Ilchenko O.G. Classification of discomfort-related ultrasonic calls in pup and adult fat-tailed gerbils *Pachyuromys duprasi* // 15th Rodens & Spatium, International Conference on Rodent Biology, Olomouc, Palacky University Olomouc, 2016, p. 162.
19. Kozhevnikova J.D., Volodin I.A., **Zaytseva A.S.**, Yurlova D.D., Ilchenko O.G., Volodina E.V. Effects of species and body size on the acoustic variables of pup ultrasonic isolation calls in six gerbil species // XXVII International Bioacoustics Congress, Brighton, UK, Abstract booklet, 2019, p. 152.
20. Volodin I.A., **Zaytseva A.S.**, Ilchenko O.G., Volodina E.V. Syllable types and acoustic variables of ultrasonic vocalization in pup and adult fat-tailed gerbils (*Pachyuromys duprasi*) // XXVII International Bioacoustics Congress, Brighton, UK, Abstract booklet, 2019, p. 187.
21. **Зайцева А.С.**, Володин И.А., Ильченко О.Г., Володина Е.В. Сравнение криков звукового и ультразвукового диапазонов между детенышами и взрослыми жирнохвостой песчанки *Pachyuromys duprasi* // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 4-й научной конференции 11-15 ноября 2019 г. Черногловка. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2019. с. 25.
22. Кожевникова Ю.Д., Володин И.А., **Зайцева А.С.**, Юрлова Д.Д., Ильченко О.Г., Володина Е.В. Спектрографический анализ ультразвуковых криков изоляции детёнышей шести видов песчанок: влияние размера и видовой принадлежности // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 4-й научной конференции 11-15 ноября 2019 г. Черногловка. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2019. с. 31.