

УДК 599.322.2:575.21

АБЕРРАЦИИ ЗВУКОВОГО СИГНАЛА СТЕПНОГО СУРКА (*Marmota bobak*, Rodentia, Sciuridae)

© 2008 г. А. А. Никольский

Российский университет дружбы народов, экологический факультет, 113093 Москва, Подольское ш., 8/5
E-mail: bobak@list.ru

Поступила в редакцию 06.08.2007 г.

Описаны отклонения (абerrации) от нормального типа предупреждающего об опасности звукового сигнала степного сурка. Выделены две группы абerrаций – регулярная абerrация и редкие абerrации. Регулярная абerrация обнаружена во всех 6 изученных популяциях, от Харьковской обл. на западе до восточной границы Оренбургской обл. на востоке. Частота регулярной абerrации в разных популяциях и в разные годы колеблется от 10 до 66%. Редкие абerrации встречаются единично и не во всех популяциях.

Понятие “абerrация” используют в биологической литературе для обозначения резких, хорошо заметных отклонений от “дикого” фенотипа того или иного вида организмов. Исследуя фенетику популяций, наличие абerrаций связывают обычно с мутационным процессом, хотя, за очень редкими исключениями (Дубинин и др., 1937), прямых подтверждений этому в природных популяциях нет.

Ранее (Никольский, 2007) нами было показано, что абerrации свойственны звуковому предупреждающему об опасности сигналу степного сурка (*Marmota bobak* Müller, 1776). В этой предварительной работе было высказано предположение, что абerrации, как феномен изменчивости, присущи также и акустическим реакциям животных – важнейшему средству коммуникативного поведения, широко распространенному во всех отрядах млекопитающих.

Выбор данного сигнала оправдан, прежде всего, тем, что он представляет собой удобную модель для популяционных исследований коммуникативного поведения животных. Во-первых, неоднократно была подтверждена видовая специфика звукового предупреждающего об опасности сигнала среди сурков мировой фауны (Никольский, 1976; Blumstein, 2003). Во-вторых, сигнал относительно легко поддается анализу новейшими средствами программного обеспечения. И, наконец, современные аппаратные методы позволяют собирать массовый материал в полевых условиях и неограниченно долго хранить его для дальнейшего анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили собранные в полевых условиях магнитные записи вокальных реакций степного сурка на присутствие человека в поле зрения животного-источника

сигнала (Никольский, 1984). Магнитофоны и микрофоны позволяли регистрировать сигнал в диапазоне от 60 до 12000–16000 Гц. Хранящиеся на магнитной ленте записи оцифрованы и записаны на компакт-диск (CD). С диска сигнал вводили в компьютер и анализировали с помощью программы SpectraLab v.4.32.11 for Win.

Просмотрены осциллограммы и спектрограммы (сонограммы) сигнала 475 особей степного сурка из 6 популяций, от Харьковской обл. до восточной границы Оренбургской обл. Нормальный сигнал данного вида состоит из последовательности неопределенного числа одиночных звуков. В процессе анализа спектрально-временной структуры сигнала просмотрены осциллограммы и спектрограммы не менее чем 5 звуков из временной последовательности каждой особи, обычно по 10–20 звуков. Число просмотренных звуков в каждом отдельном случае определялось качеством записи, числом звуков в последовательности и их изменчивостью.

Частотно-временную диагностику абerrаций проводили по четырем характеристикам сигнала:

1. Амплитудно-временная характеристика (осциллограмма) с низким временным разрешением позволяет оценить ритмическую структуру сигнала, последовательность образующих его звуков.
2. Амплитудно-временная характеристика (осциллограмма) с более высоким временным разрешением позволяет оценить общий характер изменения амплитуды сигнала во времени и на предварительном уровне выявить регулярную амплитудную модуляцию, если она есть.
3. Спектрограмма (сонограмма) позволяет выявить отклонения в характере частотной модуляции и наличие (отсутствие) не свойственных нормальному сигналу дополнительных частот.

Общие сведения о материале и частота регулярной аберрации сигнала степного сурка в каждой из популяций

Популяция	Место сбора материала	Время сбора материала	Всего особей, шт.	Частота аберрации, %
“Харьков, 94”	Харьковская обл., Великобурлукский р-н	август 1994 г.	41	59
“Харьков, 97”	»	июль 1997 г.	100	66
“Харьков, 98”	»	июль 1998 г.	70	30
“Луганск, 69”	Луганская обл., Меловский р-н	июнь 1969 г.	27	19
“Луганск, 87”	»	август 1987 г.	19	21
“Луганск, 88”	»	май 1988 г.	55	16
“Ульяновск”	Ульяновская обл., Новоспаский и Сенгилеевский р-ны	июль 1991 г.	27	19
“Грачевка”	Оренбургская обл., Грачевский р-н	июнь 1997 г.	67	16
“Кувандык”	Оренбургская обл., Кувандыкский р-н	июнь 1997 г.	35	9
“Светлый”	Оренбургская обл., Светлинский р-н	июнь 1997 г.	34	10

4. Осциллограмма с высоким временным разрешением позволяет выявить отклонения от нормального типа в тонкой структуре колебаний.

При анализе спектра общими для всех случаев были следующие установки программы SpectraLab: окно сглаживания Hamming; перекрытие по частотной оси 75%. Число точек быстрого преобразования Фурье 512 или 1024.

Общие сведения о материале приведены в таблице. “Популяциями” мы называем группы особей, населяющие конкретные места сбора материала. Названия популяций, локализованных в одном и том же месте, но разделенных временем сбора материала (хронопопуляции), после названия популяции дополнены указанием соответствующего года. В разные годы в сборе материала принимали участие Н.Л. Нестерова, А.А. Никольский, Е.Е. Рощина, В.Н. Руди, О.В. Сорока, М.В. Суханова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сигнал степного сурка был подробно описан ранее (Никольский, 1974, 1976; Никольский и др., 1983). На рис. 1 показаны основные характеристики нормальной формы сигнала. Сигнал представляет собой ряд одиночных, монотонно следующих звуков с периодом, равным нескольким секундам (рис. 1а). Каждый звук состоит из двух компонент, низко- и высокочастотного, разделенных паузой, равной десяткам мс (рис. 1а–в). В высокочастотном компоненте энергия сосредоточена в более высокой области частот, чем в низкочастотном (рис. 1в). Обычно весь высокочастотный компонент заполнен квазигармоническим колебанием (рис. 1г–е) (оно не может быть

“гармоническим” в строго физическом смысле этого понятия, так как всегда имеют место случайные изменения основной частоты колебаний голосовых связок (Фант, 1964)). Соответственно в спектре сигнала (рис. 1в) выделяется основная частота (F_0), она же доминантная, несущая максимум энергии, и гармоники (на рис. 1в изображена первая гармоника, F_1). Гармоники более высокого порядка быстро затухают, поэтому их редко удается обнаружить на спектрограммах. Характеристика частотной модуляции высокочастотного компонента асимметрична (рис. 1в): нарастание частоты занимает меньший диапазон, чем ее затухание.

В сигнале степного сурка мы обнаружили несколько абберантных форм. Одна из них с высокой вероятностью регулярно встречается во всех исследованных популяциях, ее условно назвали “регулярной аберрацией”. Остальные аберрации встречаются единично и не во всех популяциях, их условно объединили в группу “редкие аберрации”. Для удобства изложения материала будем придерживаться этой классификации.

Регулярная аберрация (рис. 2) отличается от нормальной формы сигнала характером частотной модуляции высокочастотного компонента. В его начале частота нарастает медленно, затем на коротком участке длительности происходит резкий скачок частоты, за которым следует значительный по длительности слабо модулированный участок сигнала (рис. 2б, A_{6p}), за ним также на коротком участке длительности частота резко падает и далее затухает относительно медленно. Асимметрия, свойственная нормальному сигналу, сохраняется и в регулярной аберрации, в результате сохраняется один из главных диагностических при-

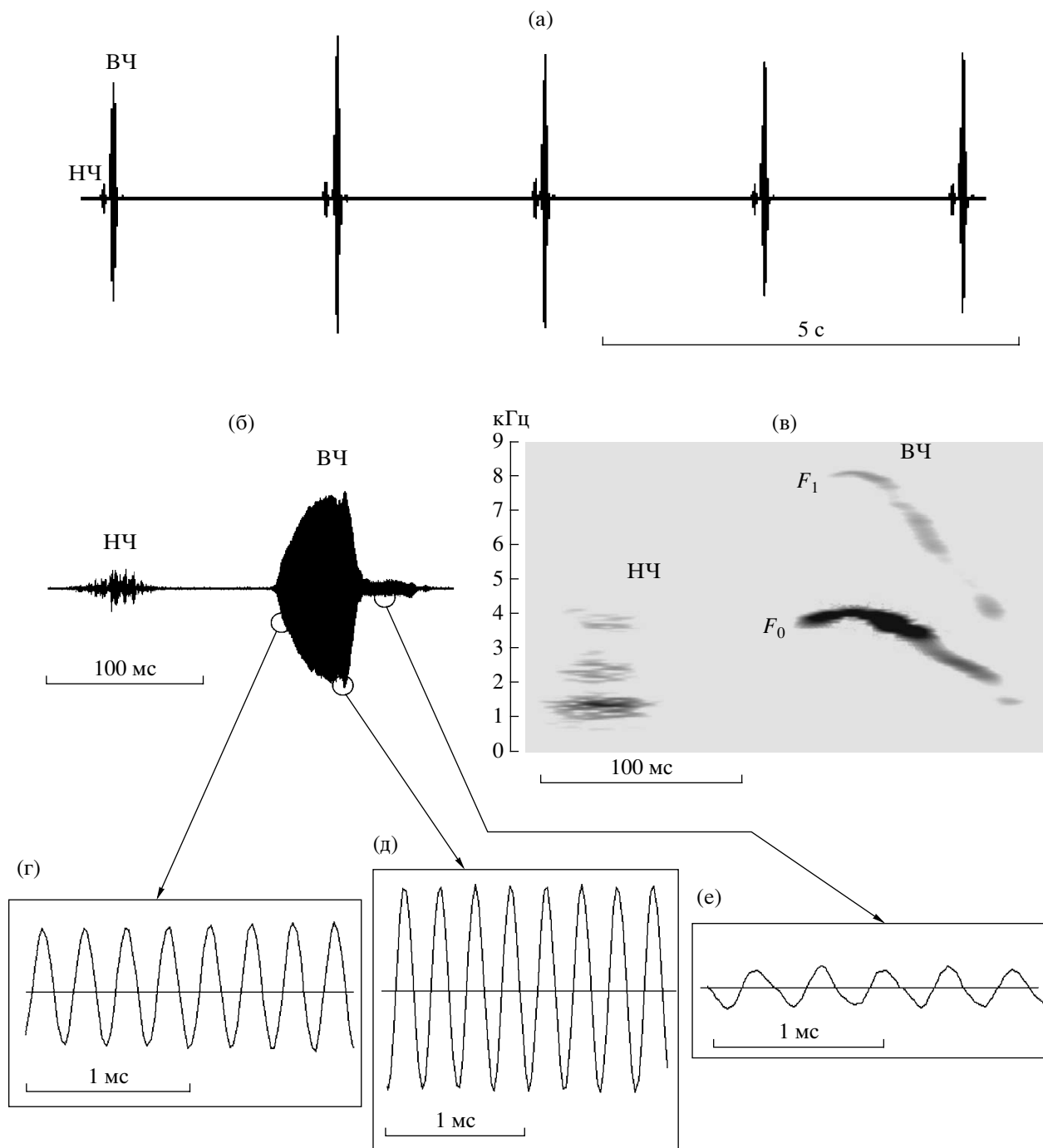


Рис. 1. Нормальная форма сигнала: а – ритмическая структура сигнала, последовательность из 5 звуков; б – осциллограмма одного звука; в – сонограмма того же звука; г, д, е – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента. НЧ – низкочастотный компонент; ВЧ – высокочастотный компонент; F_0 – основная частота; F_1 – первая гармоника; стрелками показаны участки высокочастотного компонента, из которых извлечены фрагменты осциллограммы (для рис. 2–9).

знаков, отличающих степного сурка от прочих видов сурков группы *bobak* (Никольский и др., 1983).

Как и в нормальном сигнале, обычно вся длительность высокочастотного компонента aberrантного сигнала заполнена квазигармоническим

колебанием (рис. 2в, г). Соответственно, как и в спектре нормального сигнала (рис. 1в), в спектре его aberrантной формы (рис. 2б) присутствует основная частота (F_0), она же доминантная, несущая максимум энергии, и гармоники (на рис. 2б изображена первая гармоника, F_1).

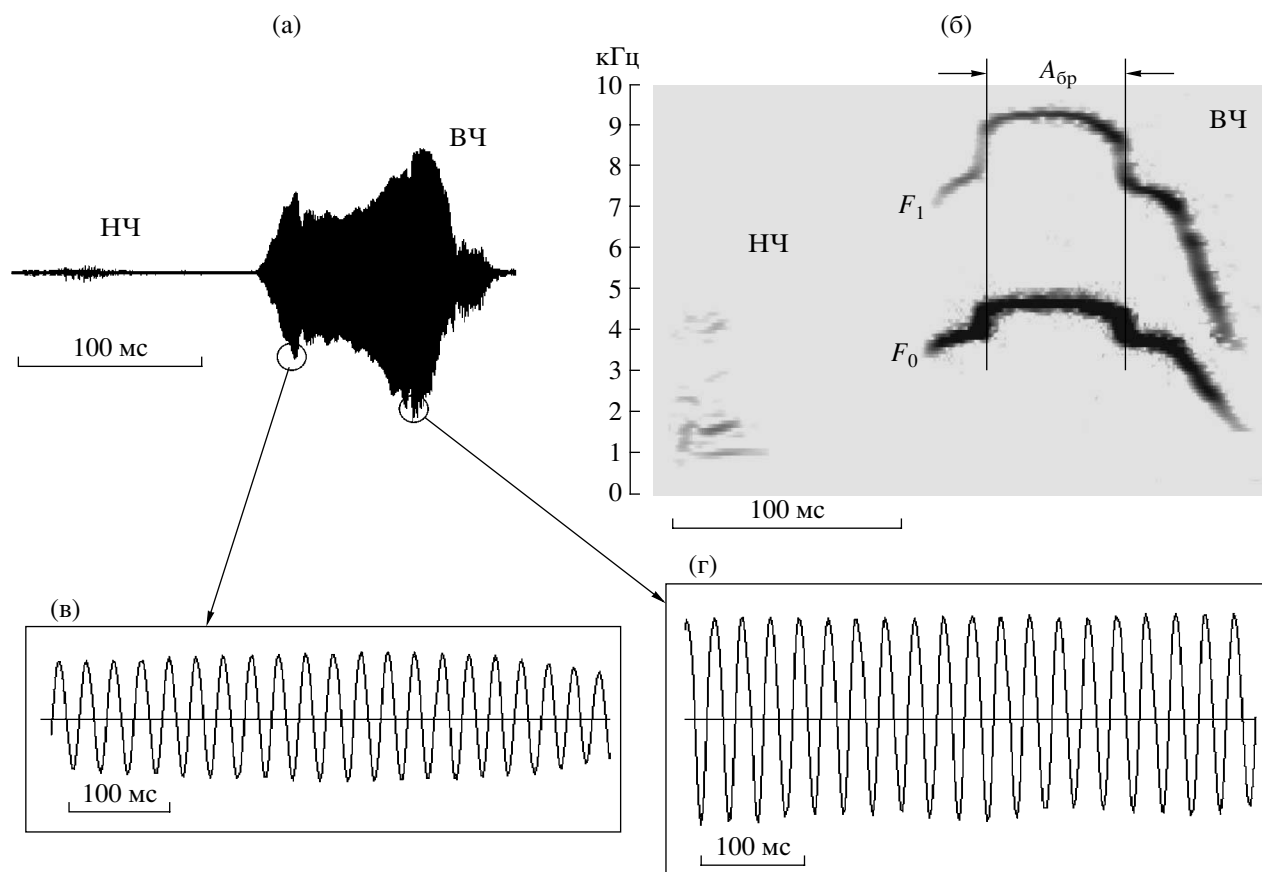


Рис. 2. Регулярная абберация сигнала: а – осциллограмма одного звука; б – сонограмма того же звука; в, г – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента. $A_{бр}$ – абберантный участок характеристики частотной модуляции сигнала.

Регулярная абберация, как уже говорилось, обнаружена во всех исследованных популяциях (рис. 3), но в каждой из них встречается с разной вероятностью (таблица). Наибольшая частота абберантных сигналов наблюдается в Великобурлукском р-не Харьковской обл. Наименьшая – в Кувандыкском и Светлинском р-нах Оренбургской обл. Кроме того, в одних и тех же популяциях в разные годы частота регулярной абберации может различаться более чем в 2 раза, как, например, в популяции “Харьков”.

Некоторые факты говорят о том, что отклонения от нормальной формы сигнала в большей степени выражены при форсировании сурками излучаемой мощности. Если сигнал длится долго (несколько мин) и животное устает (крик звучит заметно тише, а вокализация сопровождается менее энергичными двигательными реакциями сурков), спектральная структура высокочастотного компонента приближается к нормальной (рис. 3ж, 1–3). Та же тенденция наблюдается и при бегстве сурков в нору, сопровождаемом вокализацией. Обнаружив источник опасности, человека, на неожиданно близком расстоянии или реагируя на его резкие движения,

сурки с серией быстро следующих звуков скрываются в норах. В этих случаях первый в серии крик всегда более интенсивный, чем последующие. В случае абберантных сигналов отклонения от нормальной формы явно выражены только в первом, форсированном звуке. В то время как низкоинтенсивные, последующие в серии звуки мало отличаются от нормального сигнала.

Редкие абберации, в свою очередь, разделены на три подгруппы: 1) абберации спектральной структуры высокочастотного компонента; 2) отсутствие паузы между низко- и высокочастотными компонентами и 3) абберации ритмической структуры сигнала.

Редкие абберации спектральной структуры высокочастотного компонента (рис. 4–7), в отличие от регулярных аббераций, характеризуются наличием периодической амплитудной модуляции. Всего было обнаружено 4 случая редких аббераций спектральной структуры сигнала в трех популяциях: “Харьков” (“Харьков, 94” и “Харьков, 98”), “Луганск, 69” и “Кувандык”. От общей выборки, равной 475, это составляет менее 1%.

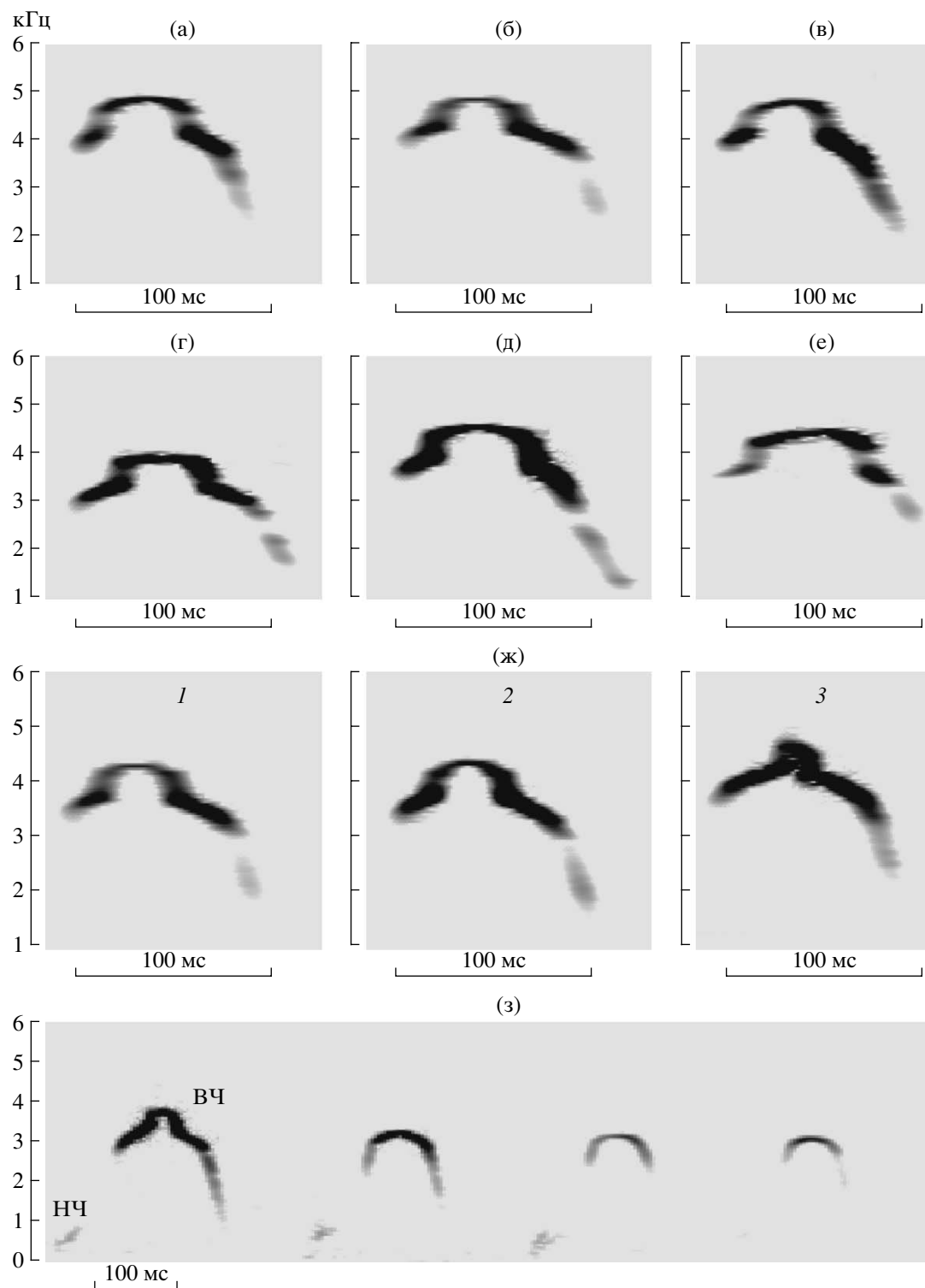


Рис. 3. Сонограммы регулярной абберации сигнала. Популяции: а – “Харьков, 97”; б – “Луганск, 69”; в – “Ульяновск”; г – “Трачевка”; д – “Кувандык”; е – “Светлый”; ж – “Луганск, 87”, отдельные звуки из начала (1), середины (2) и конца (3) последовательности звуков; з – “Харьков, 97”, серия быстро следующих звуков, с которой сурок скрывается в нору.

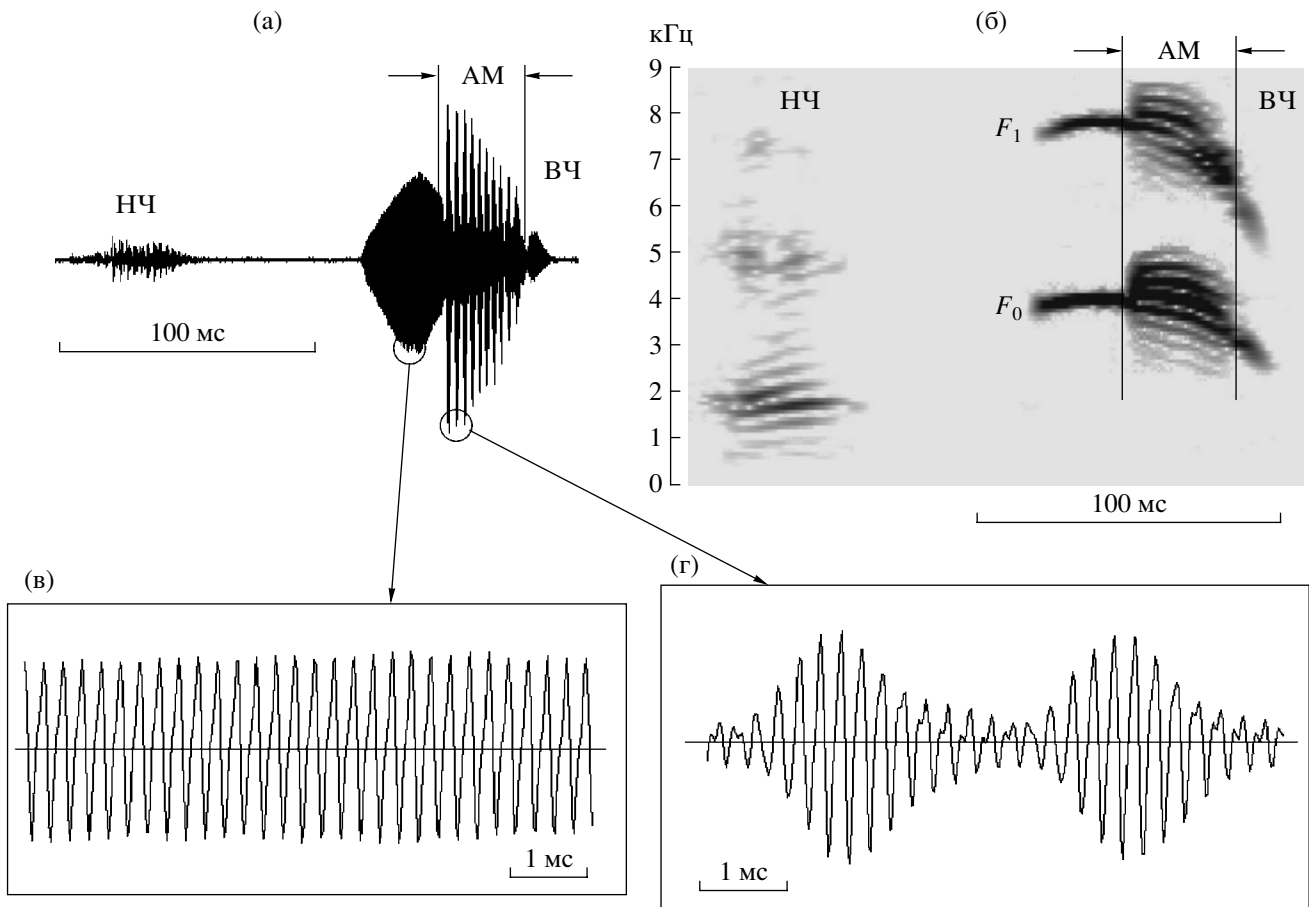


Рис. 4. Редкая aberrация спектральной структуры сигнала, популяция “Кувандык”: а – осциллограмма одного звука; б – сонограмма того же звука; в, г – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента. АМ – амплитудно-модулированный участок высокочастотного компонента (для рис. 4, 5).

Наиболее просто выглядит aberrация сигнала в популяции “Кувандык” (рис. 4). Вторая половина сигнала (рис. 4а) подвержена глубокой амплитудной модуляции, с периодом модулирующего колебания существенно более длительным, чем период колебания частоты заполнения сигнала (рис. 4в, 4г), что, как и ожидалось (Сергиенко, 2006; Никольский, 2007), приводит к образованию дополнительных, помимо основной частоты и ее гармоник, боковых частот (рис. 4б).

Сходная форма aberrации обнаружена в популяции “Харьков, 98” (рис. 5), с той лишь разницей, что амплитудная модуляция простирается почти по всей длительности высокочастотного компонента (рис. 5а, 5в), а частота модулирующего колебания выше (менее длителен период модуляции, рис. 5г), чем в популяции “Кувандык”. В результате боковые частоты распределяются более рыхло (рис. 5б).

В популяциях “Харьков, 94” и “Луганск, 69” aberrации представляют собой более сложную форму колебания (рис. 6, 7), чем в рассмотренных выше случаях. Для полного описания колебательного процесса необходима его физико-математиче-

ская диагностика, что на данном этапе не входит в задачу нашей работы. Пока же здесь приведено краткое описание обоих случаев, с учетом опубликованных примеров колебательных процессов (Сергиенко, 2006).

В aberrантном сигнале популяции “Харьков, 94” (рис. 6) квазигармоническое колебание начала высокочастотного компонента (рис. 6а, 6в) переходит в колебание, возможно представляющее собой сложение нескольких колебаний (рис. 6а, 6г) с разными частотами. Помимо основной частоты (рис. 6б, F_0) и ее гармоник (рис. 6б, $F_{1,2,3}$) в спектре сигнала содержатся множество спектральных составляющих.

В aberrантном сигнале популяции “Луганск, 69” сложное колебание по всей длительности высокочастотного компонента (рис. 7а) вероятнее всего представляет собой сложение двух колебаний плюс постоянная составляющая (рис. 7в, 7г). Помимо основной частоты (рис. 7б, F_0) и ее гармоник (рис. 7б, F_1) спектр сигнала содержит небольшое число дополнительных спектральных составляющих. В обоих рассмотренных выше случаях есть основание предполагать сложение двух колебаний, наиболее ве-

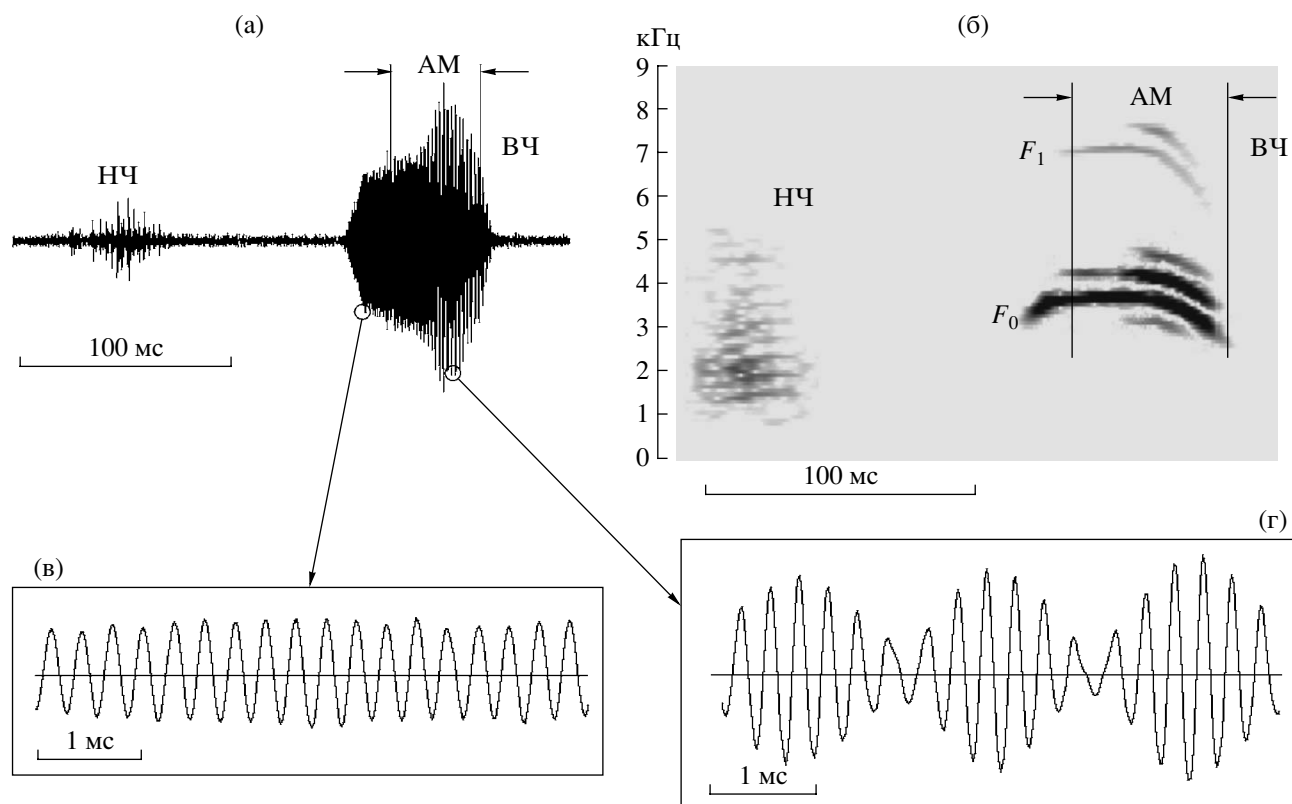


Рис. 5. Редкая aberrация спектральной структуры сигнала, популяция “Харьков, 98”: а – осциллограмма одного звука; б – сонограмма того же звука; в, г – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента.

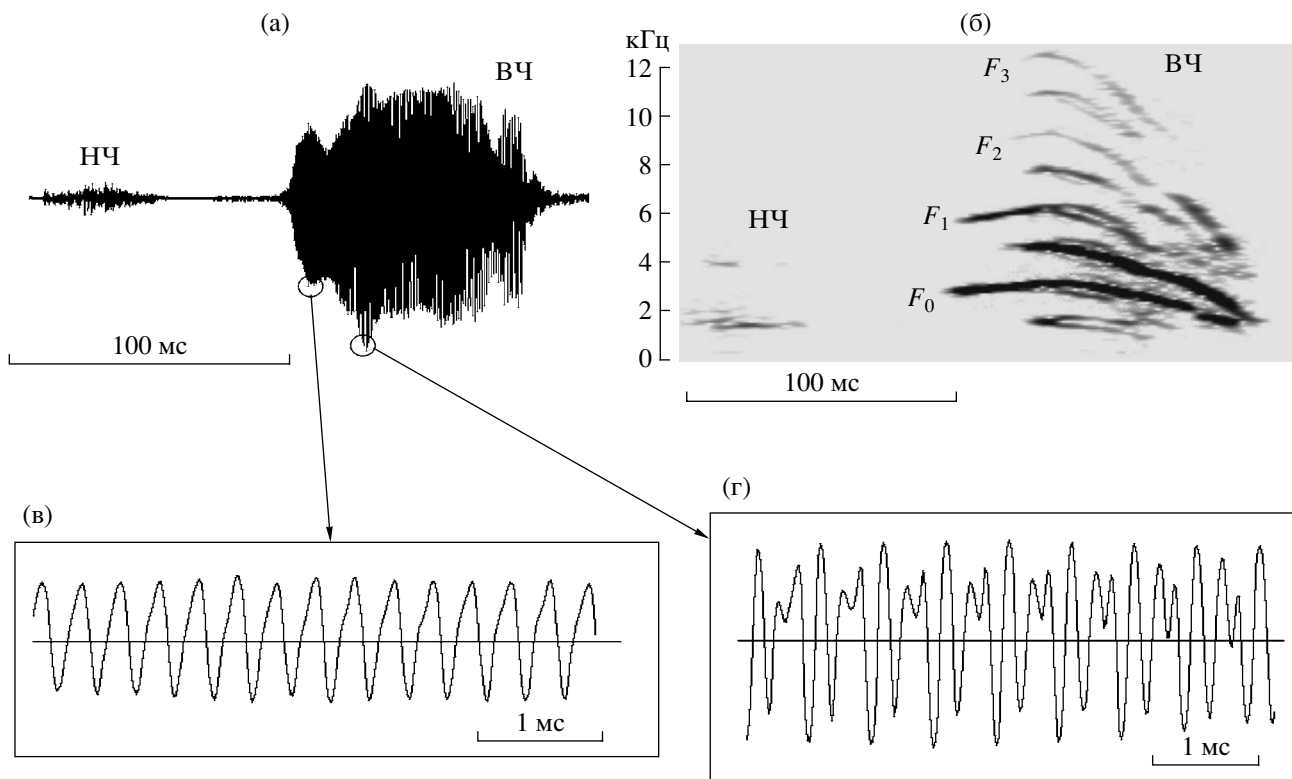


Рис. 6. Редкая aberrация спектральной структуры сигнала, популяция “Харьков, 94”: а – осциллограмма одного звука; б – сонограмма того же звука; в, г – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента. F_2 , F_3 – вторая и третья гармоники.

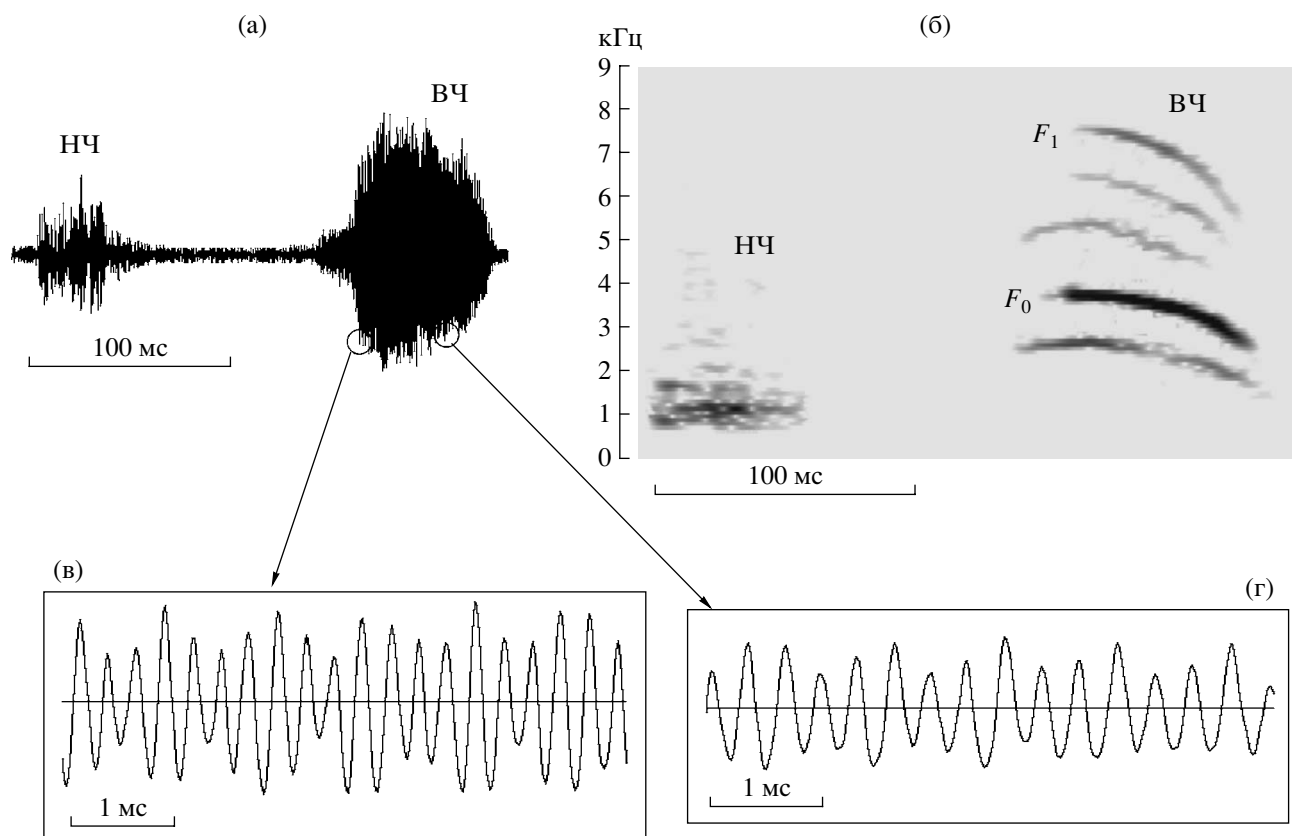


Рис. 7. Редкая aberrация спектральной структуры сигнала, популяция “Луганск, 69”: а – осциллограмма одного звука; б – сонограмма того же звука; в, г – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента.

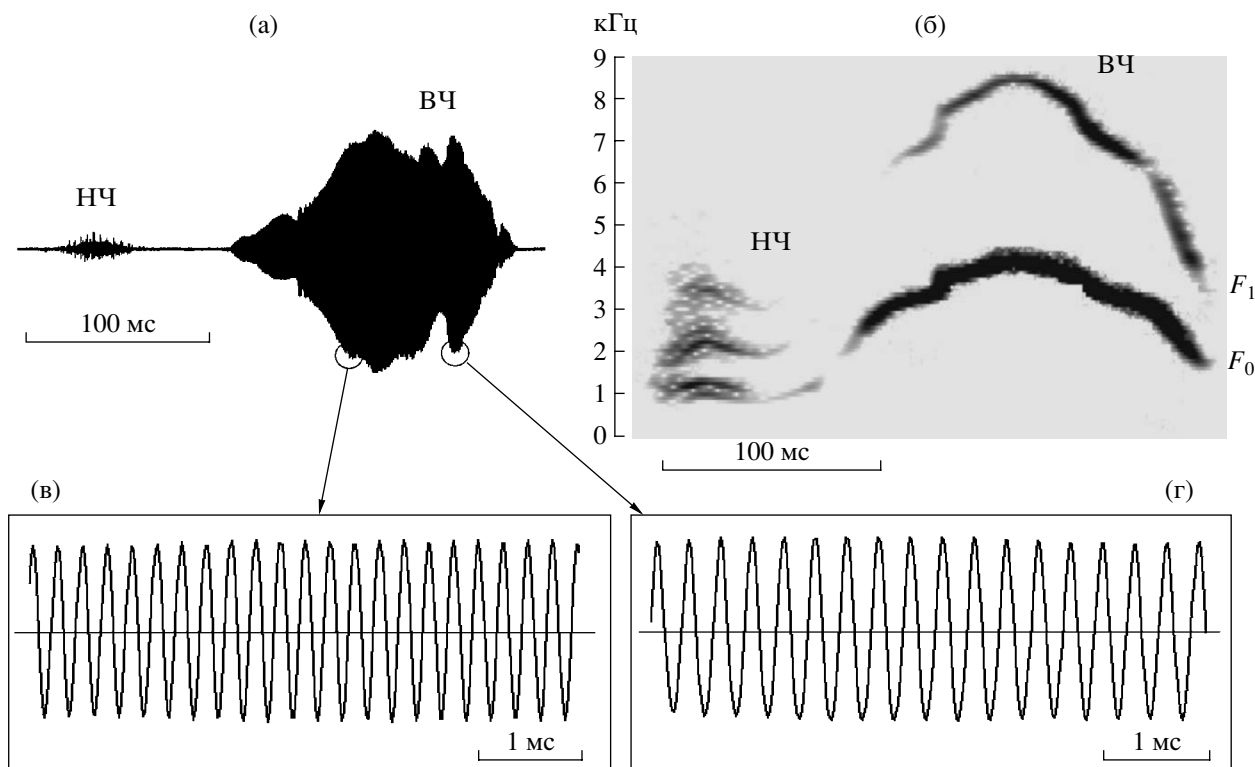


Рис. 8. Редкая aberrация паузы между низко- и высокочастотным компонентами, популяция “Харьков 94”: а – осциллограмма одного звука; б – сонограмма того же звука; в, г – осциллограммы фрагментов высокочастотного компонента.

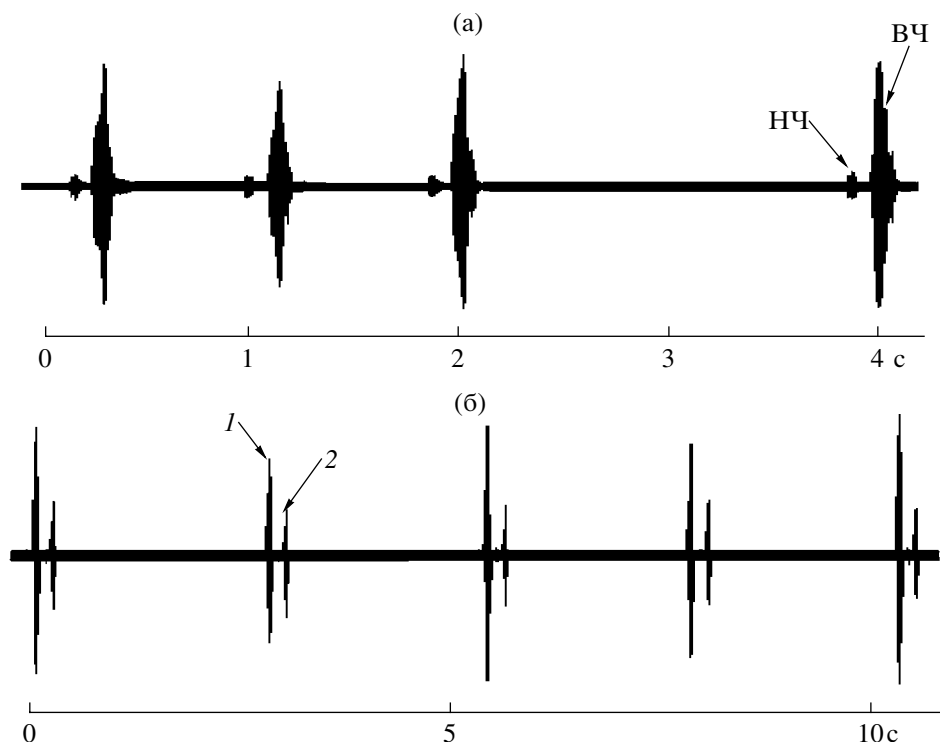


Рис. 9. Аберрации ритмической структуры сигнала: а – короткая серия быстро следующих звуков, популяция “Харьков, 98”; б – последовательность, состоящая из сдвоенных звуков, популяция “Кувандык”. 1, 2 – первый и второй из пары сдвоенных звуков.

роятным источником которых может быть независимое относительно друг друга колебание голосовых связок.

Отсутствие паузы между низко- и высокочастотными компонентами обнаружено в популяции “Харьков, 94” (рис. 8). Заполнение паузы между компонентами имеет низкую амплитуду, поэтому на осциллограмме (рис. 8а) оно едва заметно, но на сонограмме (рис. 8б) отчетливо виден участок, соединяющий оба компонента на уровне основной частоты (рис. 8б, F_0). Кроме того, данная аберрация содержит признаки регулярной аберрации. Как и в регулярной аберрации (рис. 2), по всей длительности высокочастотного компонента отсутствует амплитудная модуляция.

Аберрации ритмической структуры сигнала обнаружены в двух формах, в форме короткой серии быстро следующих звуков (рис. 9а) и в форме последовательности, состоящей из сдвоенных, разделенных короткой паузой звуков (рис. 9б). Первая обнаружена лишь у одной особи в популяции “Харьков, 97”, вторая – в популяции “Кувандык” у 8 особей (23% случаев).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Аберрации звукового сигнала степного сурка являются ничем иным как отклонениями от нормаль-

ной функции управления голосовым аппаратом. Мало вероятно, чтобы эти отклонения были связаны с аберрантными морфологическими изменениями, например, в трахеи или гортани. Ритмическая структура сигнала (рис. 9) не зависит от морфологии голосового аппарата исходно. Регулярная аберрация в процессе сигнализации изменчива, вплоть до почти полного соответствия нормальной форме сигнала (рис. 3ж). А редкие аберрации подвержены отклонениям от нормального сигнала не по всей длительности высокочастотного компонента, а лишь в большей или меньшей ее части (рис. 4, 5, 6). Если бы аберрации зависели от отклонений в голосовом аппарате, они, вероятнее всего, были бы более устойчивы в процессе вокализации. Нельзя, конечно, исключить аберрации сигнала, вызванные нарушениями голосового аппарата, но результаты данной работы говорят скорее о том, что непосредственной причиной аберраций сигнала являются аберрации высших уровней управления звукогенерацией. Среди них называют околоводопроводное серое вещество и некоторые другие отделы мозга (Вартанян, Шмигидина, 1990).

Как феномен изменчивости, аберрации звукового сигнала принципиально не отличаются от аберраций морфологических признаков, описанных ранее (Кириков, 1934; Ромашов, Ильина, 1943; Southern, 1951; Обухова, 2007): 1) аберрациям подвержены многие

признаки; 2) частота aberrаций различна для разных признаков, одни встречаются крайне редко, другие, подобно регулярной aberrации звукового сигнала, с высокой вероятностью присутствуют во всех популяциях; 3) пространственное распределение aberrаций носит, в основном, неопределенный характер, но иногда наблюдаются тенденции к клинальной изменчивости; 4) отдельные популяции более других склонны к aberrантным изменениям; 5) в разные годы (в хронопопуляциях) частота некоторых aberrаций может отличаться в несколько раз.

В сигнале степного сурка, как было показано выше, aberrациям подвержены: частотная модуляция (рис. 2), спектральная структура (рис. 4–7), пауза между низко- и высокочастотным компонентами (рис. 8), ритмическая структура сигнала (рис. 9).

Чаще остальных, с частотой до 66% (таблица), встречается регулярная aberrация (рис. 2). Она обнаружена во всех популяциях. Остальные, редкие aberrации, встречаются в единичных случаях и не во всех популяциях.

В пределах ареала степного сурка некоторые популяции отличаются заметными сгущениями частоты aberrаций. Лидером среди них является популяция “Харьков”, населяющая Великобурлукский р-н Харьковской обл. В ней обнаружены почти все aberrантные формы сигнала, а регулярная aberrация встречается здесь значительно чаще, чем в других популяциях. Высокую концентрацию накопленных aberrаций в популяции “Харьков” можно объяснить ее длительной изоляцией от основной части ареала, главной причиной которой являются антропогенные факторы (Tokarsky, 2003).

Отчетливо выраженной клинальной изменчивости aberrаций сигнала не выявлено, существует лишь тенденция к убыванию частоты регулярной aberrации с запада на восток.

Регулярная aberrация содержит явные черты отклонения от нормальной формы сигнала, но его ведущие признаки, такие как асимметрия характеристики частотной модуляции высокочастотного компонента и относительно длительная пауза между низко- и высокочастотным компонентами, сохраняются. Такую мутацию можно отнести в категорию “нейтральных”, что косвенно подтверждают полевые эксперименты с использованием воспроизведения суркам (популяция “Луганск”) магнитной записи сигнала. Реакция степных сурков на трансляцию конспецифического сигнала незначительно и не достоверно отличалась от реакции на трансляцию гетероспецифического сигнала, принадлежащего серому сурку (*M. baibacina*) (Никольский, Нестерова, 1988). Между видами сигналы различаются характеристикой частотной модуляции и длительностью паузы, отделяющей низкочастотный от высокочастотного компонента (Никольский, 1976).

Иначе может быть истолкована высокая (23%) частота aberrаций ритмической структуры сигнала в популяции “Кувандык”. Эта популяция, в отличие от большинства популяций равнинного степного сурка, населяет Губерлинские горы Южного Урала. Рельеф этих гор умеренно расчленен. Вертикальное расчленение рельефа, как было показано ранее (Никольский, 1974), в том числе, с привлечением популяции “Кувандык” (Nikol'skii, 2002), влияет на ритмическую структуру сигнала: увеличение глубины вертикального расчленения приводит к сокращению периодов следования звуков у всех видов сурков (Никольский, 1984). У горных видов сигнал состоит из коротких серий быстро следующих звуков или из последовательности сдвоенных звуков, аналогично тому, как это показано на рис. 9. В популяции “Кувандык”, населяющей низкие горы, что не характерно для равнинного степного сурка, aberrация ритма, вероятно, поддерживается отбором. И, напротив, в популяции “Харьков”, обитающей в типичном для вида равнинном ландшафте, низкая частота aberrантной ритмической структуры сигнала говорит в пользу ее элиминации отбором. Из 211 особей, составляющих общую выборку популяции “Харьков” (“Харьков, 94, 97 и 98”), только в одном случае (0.47%) обнаружена aberrация ритмической структуры. Существенным фактором отбора является, конечно, высокая реактогенная способность ритмической структуры сигнала. В полевых экспериментах показано, что ритм сигнала влияет на двигательные реакции сурков достоверно сильнее, чем его спектральное заполнение (Никольский, Нестерова, 1989, 1990).

Интересным результатом нашей работы является выявление резкого (за короткий промежуток времени) сокращения частоты регулярной aberrации в хронопопуляциях “Харьков” (таблица): “Харьков, 97” – 66% регулярных aberrаций, “Харьков, 98” – 30%. То есть, за один год произошло более чем двукратное сокращение частоты aberrаций. В 1997–1998 гг. не было обнаружено никаких заметных событий в данной популяции. Быстрые изменения в частоте aberrаций известны для морфологических признаков некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных (Дубинин и др., 1937; Southern, 1951).

Аберрации сигнала приводят к межвидовым параллелизмам. То, что для степного сурка является aberrацией, для других видов сурков группы bobak, монгольского (*M. sibirica*) и серого, представляет собой нормальный сигнал (Никольский, 1974, 1976). Спектр сигнала степного сурка, создаваемый редкими aberrациями высокочастотного компонента (рис. 4–7), содержит признаки сигнала монгольского сурка. Аберрация паузы между низко- и высокочастотным компонентами (рис. 8) приводит к форме

сигнала, обычного для серого сурка. Аберрантные формы ритмической структуры сигнала степного сурка (рис. 9) повторяют нормальную ритмическую структуру сигнала серого сурка (серии) и монгольского (последовательность сдвоенных криков).

Полученные результаты дают дополнительное подтверждение гомологической изменчивости, ограничивающей, в соответствии с законом гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1967), разнообразие признаков (Дубинин и др., 1937; Раутиан А., Раутиан Г., 1985).

Исходя из того, что все аберрации, за исключением ритмической структуры сигнала, являются, вероятнее всего, следствием нейтральных мутаций, можно предположить, что в условиях длительной изоляции отдельные популяции будут накапливать аберрантные формы сигнала. Вероятность подобного события возрастает под давлением антропогенных факторов, ведущих, как известно, к фрагментации ареалов видов растений и животных, усугубляющих изоляцию расчлененных популяций. Учитывая, что в этот процесс вовлечено коммуникативное поведение, и, конечно, не только звуковая сигнализация, не трудно предположить, что в случае вторичных контактов накопленные аберрации могут стать дополнительным источником поведенческой изоляции.

Автор выражает благодарность В.Н. Руди, Е.Е. Рожиной, О.В. Сорока (Оренбургский государственный педагогический университет); Н.Л. Нестеровой (МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967. С. 7–61.
- Вартанян И.А., Шмигидина Г.Н. Центральные механизмы управления звукогенерацией // Слуховая система (Основы современной физиологии). Л.: Наука, 1990. С. 581–593.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д., Гептнер М.А., Демидова З.А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. (Syn. – *Melanogaster* Meig.) // Биол. журн. 1937. Т. 6. № 2. С. 311–339.
- Кириков С.В. К вопросу о распространении черного хомяка в количественном отношении его к обыкновенной форме // Зоол. журн. 1934. Т. 13. № 2. С. 361–368.
- Никольский А.А. Географическая изменчивость ритмической организации звукового сигнала сурков группы “*bobac*” (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 3. С. 436–445.
- Никольский А.А. Звуковой предупреждающий об опасности сигнал сурков (*Marmota*) как видовой признак // Зоол. журн. 1976. № 8. С. 1214–1224.
- Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 199 с.
- Никольский А.А. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала сурков (*Marmota*, Rodentia, Sciuridae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 4. С. 428–436.
- Никольский А.А., Нестерова Н.Л. Реакция степных сурков (*Marmota bobac*) на кон- и гетероспецифические звуковые сигналы // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1988. № 3. С. 28–32.
- Никольский А.А., Нестерова Н.Л. Реакция серых сурков (*Marmota baibacina*) на кон- и гетероспецифические звуковые сигналы // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1989. № 3. С. 50–55.
- Никольский А.А., Нестерова Н.Л. Особенности восприятия красными сурками *Marmota caudata* (Sciuridae, Rodentia) звуковых сигналов // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1990. № 1. С. 53–59.
- Никольский А.А., Янина И.Ю., Рutowская М.В., Формозов Н.А. Изменчивость звукового сигнала степного и серого сурков в зоне вторичного контакта // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 8. С. 1258–1266.
- Обухова Н.Ю. Полиморфизм и геногеография сизых голубей // Генетика. 2007. Т. 43. № 5. С. 609–619.
- Раутиан А.С., Раутиан Г.С. Морфологическое обоснование гомологических рядов в наследственной изменчивости (на примере хроматических аберраций тетеревиных) // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 3. С. 375–387.
- Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Об аберративной изменчивости в популяциях пушных зверей // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4. № 5. С. 286–312.
- Сергиенко А.Б. Цифровая обработка сигналов. СПб.: Питер, 2006. 751 с.
- Фант Г. Акустическая теория речеобразования. М.: Наука, 1964. 284 с.
- Blumstein D.T. Social complexity but not the acoustic environment is responsible for the evolution of complex alarm communication // Adaptive strategies and diversity in marmots / Eds Ramousse R., Allaine D., Le Berre M. Lyon: Intern. Marmot Network, 2003. P. 31–38.
- Nikol'skii A.A. Topographic relief as a factor in the geographical variation of the rhythmical structure of alarm calls of the steppe marmot (*Marmota bobak*) // Holarctic Marmots as a Factor of Biodiversity / Proceedings of the 3d International Conference on Marmots, Cheboksary, Russia, 25–30 August 1997. M.: ABF P.H., 2002. P. 299–307.
- Southern H.N., F.Z.S. Chance in status of the bridled guillemot after ten year // Proc. Zool. Soc. London. 1951. V. 121. P. 657–671.
- Tokarsky V.A. Number and range dynamics in *Marmota bobac* in Ukraine // Adaptive strategies and diversity in marmots. Lion: Int. Marmot Network, 2003. P. 211–214.

**Aberrations of the Alarm Call of the Steppe Marmot,
Marmota bobak (Rodentia, Sciuridae)**

A. A. Nikol'skii

Peoples Friendship University, Podol'skoe sh. 8/5, Moscow, 113093 Russia

e-mail: bobak@list.ru

Abstract—Aberrations, or deviations from the normal type of alarm call have been studied in the steppe marmot. One regular and several rare aberrations have been identified. The regular aberration manifests itself in all six populations studied, from the Kharkov Region in the west to the eastern border of the Orenburg Region in the east, with its frequency in the populations varying in different years from 10 to 66%. Rare aberrations occur sporadically and not in all populations.