

Комиссия по изучению сурков
Териологического общества при Российской академии наук



ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ И БУДУЩЕЕ СУРКОВ ЕВРАЗИИ

Сборник научных трудов

Москва
АБФ Медиа
2015

УДК 599.322.2
ББК 28.693.36

ISBN 978-5-87484-101-0

Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии: Сборник научных трудов. – М.: АБФ Медиа. 2015. – 144 с.: ил.

Сборник составлен из статей, подготовленных авторами на основе докладов, представленных на X Международном совещании по суркам стран СНГ (Горячинск, 2010 г.). В книге публикуются материалы по различным аспектам биологии и охраны сурков Палеарктики. Рассмотрены вопросы эволюции, экологии, популяционной динамики, сохранения и восстановления популяций представителей рода *Marmota*. Обобщен опыт содержания этих животных в домашних условиях.

Издание подготовлено Комиссией по изучению сурков ТО РАН. Предназначено для широкого круга зоологов, специалистов по охране и рациональному использованию ресурсов животного мира, студентов биологических специальностей и т.п.

Редакционная коллегия: А.А. Никольский, К.И. Беловежец,
О.В. Брандлер (ответственный редактор)

Рецензенты: д.б.н., проф. А.А. Никольский (РУДН, г. Москва)
д.б.н., проф. В.И. Машкин (Вятская ГСХА, г. Киров)
к.б.н., О.В. Брандлер (ИБР РАН, г. Москва)

Издание осуществлено с оригинала, подготовленного Комиссией по изучению сурков ТО РАН. В оформлении сборника использована эмблема Комиссии (автор — В.В. Колесников). Иллюстрации к статьям представлены авторами.



**Сборник издан при финансовой поддержке
Федерального государственного унитарного предприятия
«Русский соболь»**

© Комиссия по изучению сурков ТО РАН, 2015

ДИХОТОМИЯ ЗВУКОВОГО СИГНАЛА СУРКОВ ЕВРАЗИИ

А.А. Никольский¹, В.Ю. Румянцев²

Видовая специфика любого признака, независимо от его модальности, определяется генотипом и, таким образом, может быть использована для построения филогенетических моделей. В зоологии традиционным инструментом построения таких моделей является дихотомический анализ. Дихотомия признаков положена в основу ключей традиционных зоологических определителей. Дихотомический анализ позволяет выделять узлы и направления дивергенции. Наличие узлов дивергенции способствует, в свою очередь, поиску событий (экологических, географических и, в конечном итоге, генетических), ответственных за процесс видообразования. В предлагаемом сообщении изложены результаты дихотомического анализа звукового предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразии. Видовая специфика этого сигнала неоднократно подтверждена ранее (Никольский, 1969, 1976, 1984; Blumstein, 2003). В этой статье мы не излагаем методику сбора, обработки и объём материала, поскольку всё это неоднократно опубликовано в более ранних работах. Данное сообщение лишь подводит итог тому, что известно о видовой изменчивости предупреждающего об опасности сигнала сурков.

Видовую специфику сигнала кодируют амплитудно-частотные параметры издаваемых сурками звуков. Характер следования звуков, его ритмическая организация, напротив, подвержена параллелизмам и зависит от обзорности ландшафта, позволяющей суркам обнаруживать опасность на большем или меньшем расстоянии (Никольский, 1974, 1984).

Первый уровень дихотомии определяется по наличию/отсутствию в сигнале низкочастотного (НЧ) компонента (рис. 1). Двухкомпонентный сигнал, в котором присутствуют как НЧ, так и высокочастотный (ВЧ) компоненты свойствен следующим видам: *M. bobak*, *M. baibacina*, *M. kastschenkoi*, *M. sibirica*, *M. camtschatica* (*M.c. doppelmayeri*, *M.c. camtschatica*), *M. himalayana*. У 3-х видов НЧ компонент отсутствует:

¹ Российский университет дружбы народов, экологический факультет, bobak@list.ru

² Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, каф. биогеографии, vyurum@biogeo.ru

M. marmota, *M. caudata*, *M. menzbieri*.

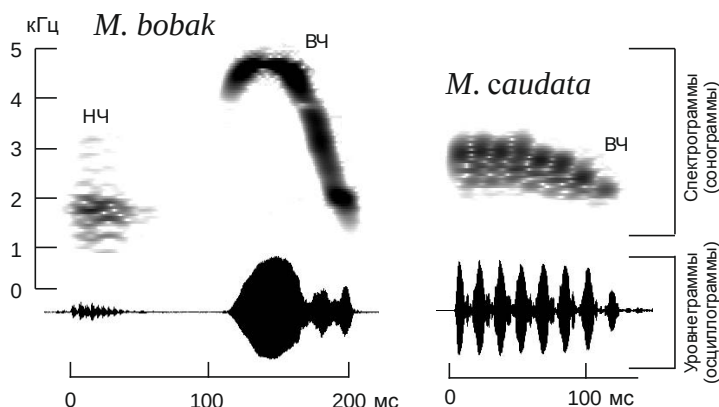


Рис. 1. Примеры характерных признаков дихотомии первого уровня предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразии (далее – сигнал): наличие (*M. bobak*) / отсутствие (*M. caudata*) низкочастотного компонента в спектре сигнала. НЧ – низкочастотный компонент; ВЧ – высокочастотный компонент.

Сигнал, содержащий только ВЧ компонент, может быть нагружен периодической амплитудной модуляцией (АМ) или АМ отсутствует (рис. 2). АМ отсутствует в сигнале альпийского сурка. Присутствует АМ в сигнале длиннохвостого сурка и сурка Мензбира. Дихотомия сигнала последних двух видов состоит в том, что у одного из них, длиннохвостого сурка, АМ полная, на протяжении всей длительности сигнала (рис. 1); у другого вида, сурка Мензбира, фрагментарная АМ, модулировано лишь начало сигнала (рис. 2). В результате АМ в спектре сигнала образуются боковые частоты. Влияние АМ на структуру спектра сигнала подробно изложено ранее (Никольский, 2007).

В двухкомпонентном сигнале НЧ и ВЧ компоненты могут быть разделены паузой, или же пауза отсутствует (рис. 3). Пауза между НЧ и ВЧ компонентами отсутствует у следующих видов: *M. camtschatica* (*M.c. doppelmayeri*, *M.c. camtschatica*), *M. himalayana*, *M. sibirica*. Пауза между НЧ и ВЧ компонентами присутствует: *M. bobak*, *M. baibacina*, *M. kastschenkoi*.

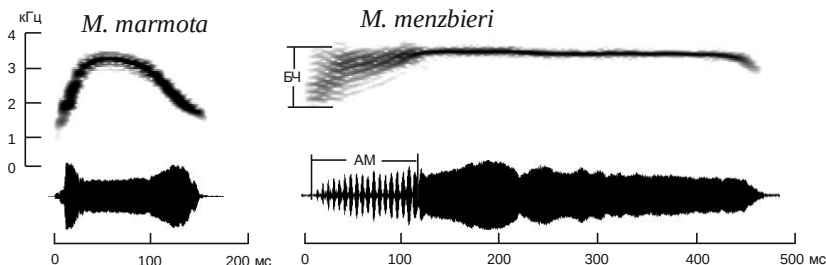


Рис. 2. Примеры дихотомии сигнала, содержащего только высокочастотный (ВЧ) компонент: отсутствие (*M. marmota*) / наличие (*M. menzbieri*) периодической амплитудной модуляции (АМ). АМ – участок сигнала, нагруженный АМ; БЧ – боковые частоты, образуемые в результате АМ.

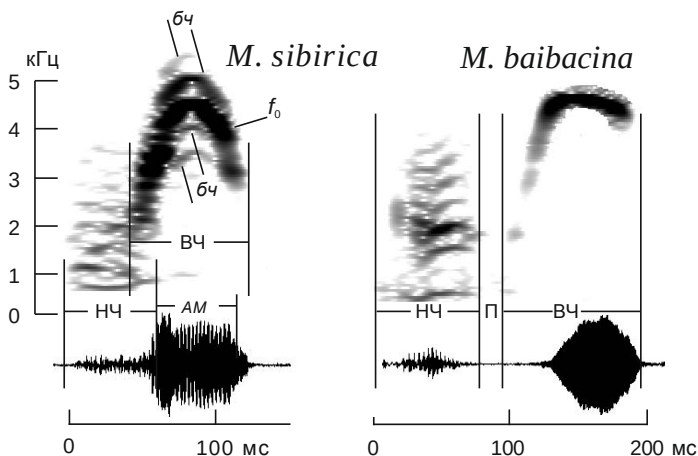


Рис. 3. Примеры дихотомии сигнала, содержащего оба компонента, высокочастотный (ВЧ) и низкочастотный (НЧ): отсутствие паузы между НЧ и ВЧ компонентами (*M. sibirica*) / наличие паузы между НЧ и ВЧ компонентами (*M. baibacina*). НЧ – низкочастотный компонент; ВЧ – высокочастотный компонент; П – пауза между низко- и высокочастотным компонентами; АМ – периодическая АМ; БЧ – боковые частоты, образуемые в результате АМ; f_0 – основная частота высокочастотного компонента.

В случаях отсутствия паузы между НЧ и ВЧ компонентами частотная модуляция (ЧМ) ВЧ компонента относительно временной оси может быть симметрична или лево-асимметрична (рис. 4). ВЧ

компонент симметричен в сигнале камчатского подвида черношапочного сурка (*M.s. camtschatica*). ВЧ компонент лево-асимметричен в сигналах тарбагана, гималайского сурка и забайкальского черношапочного сурка (*M.s. doppelmayeri*).

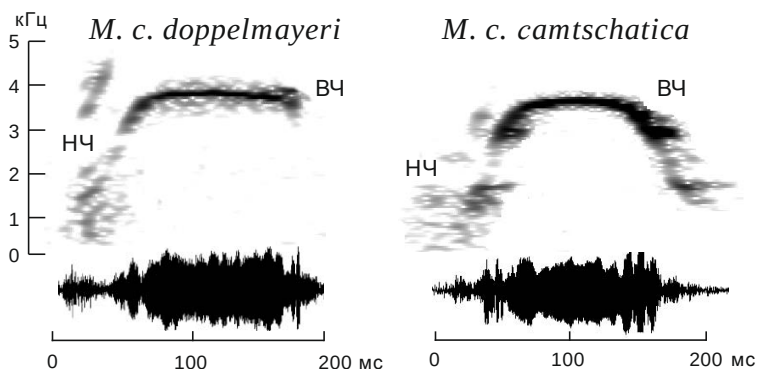


Рис. 4. Примеры дихотомии двухкомпонентного сигнала в случаях отсутствия паузы между НЧ и ВЧ компонентами: частотная модуляция ВЧ компонента лево-асимметрична (*M.s. doppelmayeri*) / симметрична (*M.s. camtschatica*). НЧ – низкочастотный компонент; ВЧ – высокочастотный компонент.

Лево-асимметричный сигнал может быть нагружен или не нагружен периодической АМ (рис. 3, 4). Сигнал нагружен АМ у тарбагана и гималайского сурка. Сигнал не нагружен АМ у камчатского черношапочного сурка.

В том случае, когда сигнал нагружен периодической АМ, ЧМ сигнала может быть простой или сложной. Простая ЧМ свойственна сигналу тарбагана (рис. 3); сложная – сигналу гималайского сурка (рис. 5). В этом случае первые в серии звуки соединены, или почти соединены, образуя единую последовательность (Никольский, Фор-мозов, 2005).

Сигнал, в котором присутствует пауза между НЧ и ВЧ компонентами различается асимметрией ВЧ компонента. В сигнале степного сурка правая асимметрия ВЧ (рис. 1); в сигнале серого и лесостепного сурков – левая асимметрия. Сигнал последних двух видов разделить не удаётся (рис. 6).

Общая схема дихотомии звукового предупреждающего об опасности сигнала всех видов сурков Евразии изображена на рисунке 7,

где даны акустические ключи признаков и соответствующие им виды и группы видов.

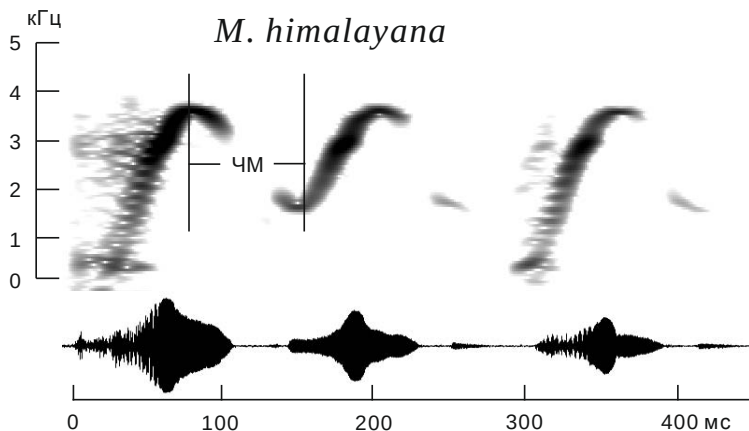


Рис. 5. Сложно модулированный сигнал гималайского сурка. ЧМ – участок частотной модуляции между первыми двумя звуками в серии.

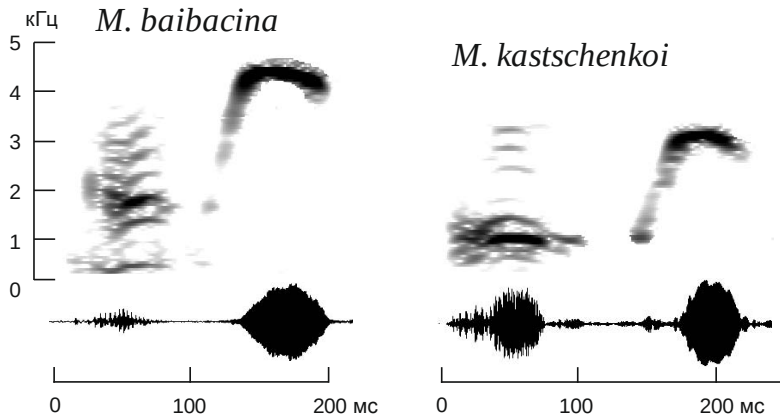


Рис. 6. Левая асимметрия высокочастотного компонента *M. baibacina* и *M. kastschenkoi*.

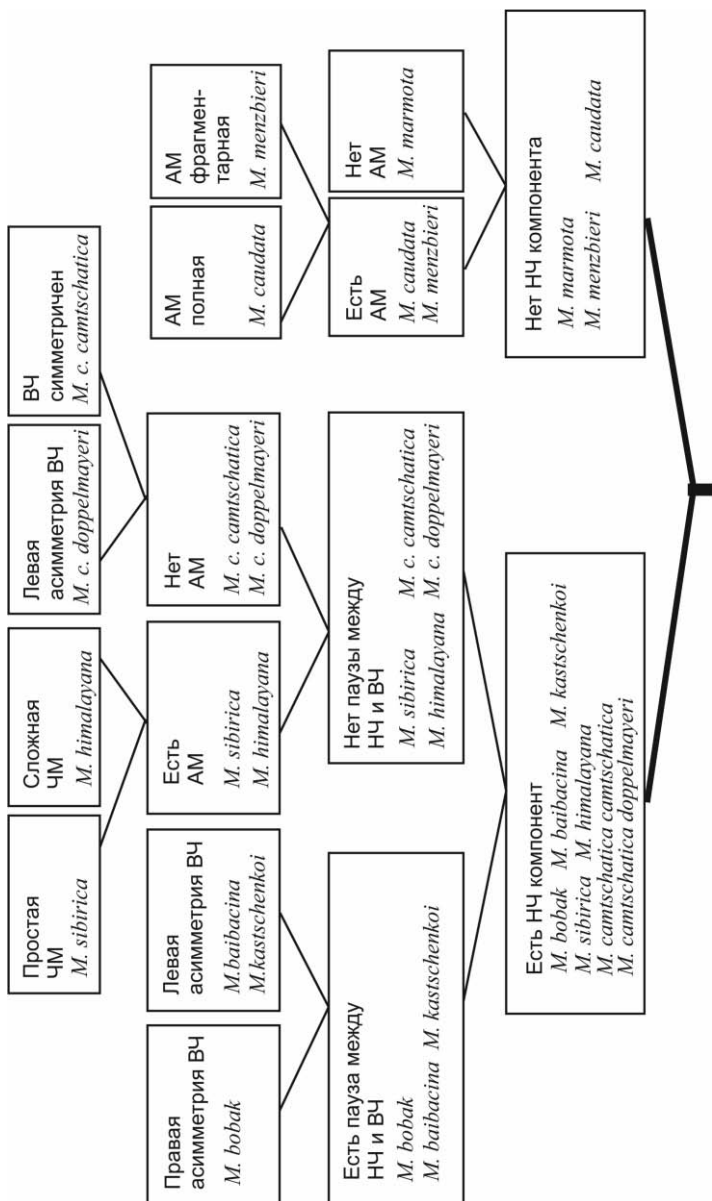


Рис. 7. Общая схема антономии звукового предупреждающего об опасности сигнала сурков Евразий с соответствующими акустическими ключами.

На основе результатов дихотомического анализа сигнала построена имитационная модель филогенетического дерева сурков Евразии (рис. 8). В общих чертах она хорошо согласуется с молекулярно-генетическими моделями филогении р. *Marmota* (Steppan et al., 1999; Brandler, Lyapunova 2009), включая разделение на группы *bobak*, *camtschatica* и *caudata*.

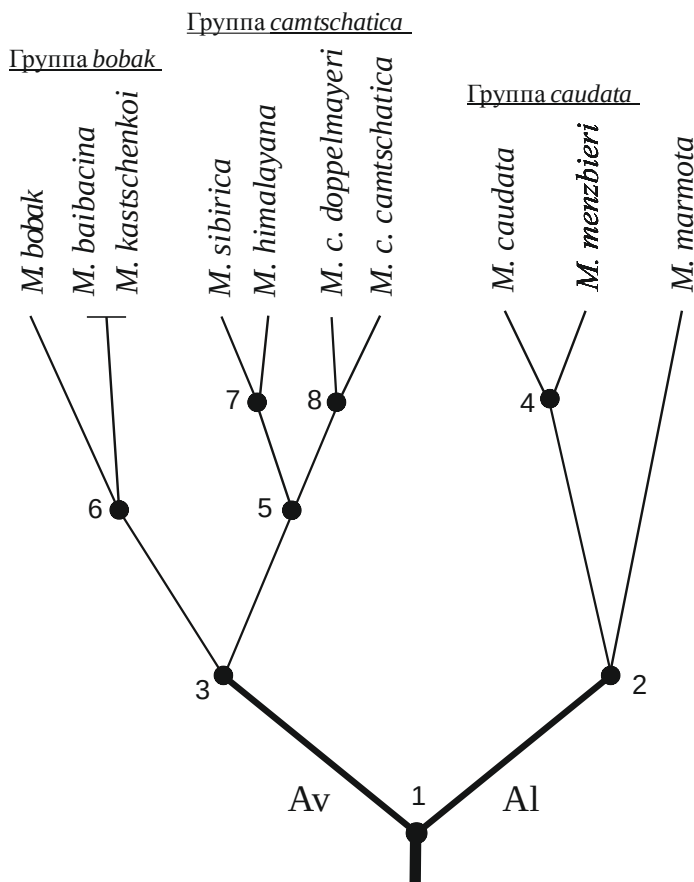


Рис. 8. Имитационная модель филогенетического дерева сурков Евразии. Av – предположительно автохтонная линия дивергенции сурков Евразии; Al – предположительно аллохтонная линия дивергенции сурков Евразии.

8 узлов дихотомии (рис. 8) указывают на палеогеографические, экологические и, в конечном итоге, генетические события, ответственные за дивергенцию сурков. На данном этапе работы, констатируя наличие и положение узлов дихотомии, мы воздерживаемся от обсуждения событий, ответственных за их происхождение. Основные узлы дихотомии перечислены ниже.

1 – дивергенция сурков на территории Евразии на две группы видов: более древних, предположительно аллохтонных, своим происхождением связанных непосредственно с сурками Нового Света, и более молодых, предположительно автохтонных. Автохтонных в том смысле, что их дивергенция начиналась в общем для всех видов центре формообразования на территории Евразии (рис. 9).

2 – дивергенция группы *caudata* (*M. caudata*, *M. menzbieri*) и *M. marmota*, причиной которой явилась, вероятно, длительная изоляция нескольких популяций некогда общего предка.

3 – дивергенция предположительно автохтонной группы сурков на группы *bobak* и *camtschatica*, различающихся по наличию/отсутствию паузы между НЧ и ВЧ.

4 – дивергенция сурков группы *caudata* (*M. caudata*, *M. menzbieri*).

5 – дивергенция сурков группы *camtschatica* на виды, в сигнале которых, помимо НЧ компонента присутствует АМ (*M. sibirica*, *M. himalayana*) и на вид (подвиды), в сигнале которого АМ отсутствует *M. camtschatica* (*M.c. doppelmayeri*, *M.c. camtschatica*). (Коллекцией записей сигнала *M.c. bungei* мы не располагаем).

6 – дивергенция сурков группы *bobak* на виды с правой (*M. bobak*) и левой (*M. baibacina*, *M. kastschenko*) асимметрией ВЧ компонента.

7 – дивергенция сурков группы *camtschatica*, сигнал которых содержит АМ, на виды с простой ЧМ сигнала (*M. sibirica*) и со сложной (*M. himalayana*).

8 – дивергенция черношапочного сурка на подвиды с левой асимметрией ВЧ компонента (*M.c. doppelmayeri*) и с симметричным ВЧ компонентом (*M.c. camtschatica*). К сожалению, записи сигнала этих двух подвидов зашумлены в низкочастотном диапазоне, что препятствует выявлению некоторых деталей, связанных с наличием (отсутствием) НЧ и АМ. В будущем целесообразно провести специальное исследование географической изменчивости сигнала черношапочного сурка в пределах всего его огромного ареала.

На рисунке 9 представлена пространственная проекция модели,

где выделены 3 кластера, соответствующие трём группам видов — *bobak*, *camtschatica*, *caudata* и отдельный вид *M. marmota*. Группы видов образуют единые ареалы, без существенных разрывов между видами. Более того, в некоторых случаях известны совместные поселения и зоны гибридизации. В совокупности группы *bobak* и *camtschatica* образуют **надгруппу**, предположительно автохтонных видов. Всех их объединяет присутствие в спектре сигнала низкочастотного компонента. Нельзя, конечно, не учитывать, что сигналу обоих представителей группы *caudata* свойственна АМ, признак, присутствующий и в сигнале двух видов из группы *camtschatica*, тарбагана и гималайского сурка. В будущем предстоит выяснить, каков относительный “вес”, каждого из акустических признаков.

И, наконец, последнее, но возможно наиболее существенное, на что мы хотели бы обратить особое внимание, это высокая концентрация видов на относительно ограниченной территории. 8 из 9 видов сурков Евразии встречаются на территории площадью примерно 4,5 млн. кв. км (рис. 9). Согласно принятой системе физико-географических таксономических единиц (Физико-географическое районирование СССР, 1968), этот район формообразования (дивергенции) сурков находится в основном в пределах двух горных стран: 1) горы Южной Сибири и Монголии (Алтай, включая Монгольский Алтай, Тува, Саяны, Прибайкалье, Забайкалье, Хентей); 2) Среднеазиатская горная страна — Тянь-Шань и Памиро-Алай.

Наличие мощного древнего очага формообразования сурков в очерченном районе неоднократно обсуждалось в литературе (Зимина, Герасимов, 1980; Бибииков, 1989; Румянцев и др., 1996), что подтверждается и палеонтологическими данными (Зимина, Герасимов, 1980; Румянцев, Маркова, 2000). В своей работе мы сознательно опускаем детальное обсуждение проблемы центра формообразования сурков Евразии, надеясь вернуться к ней в будущем. Значительные перспективы в этом отношении открывают исследования, проводимые М.А. Ербаевой (Erbajeva, 2003; Erbajeva, Alexeeva, 2009).

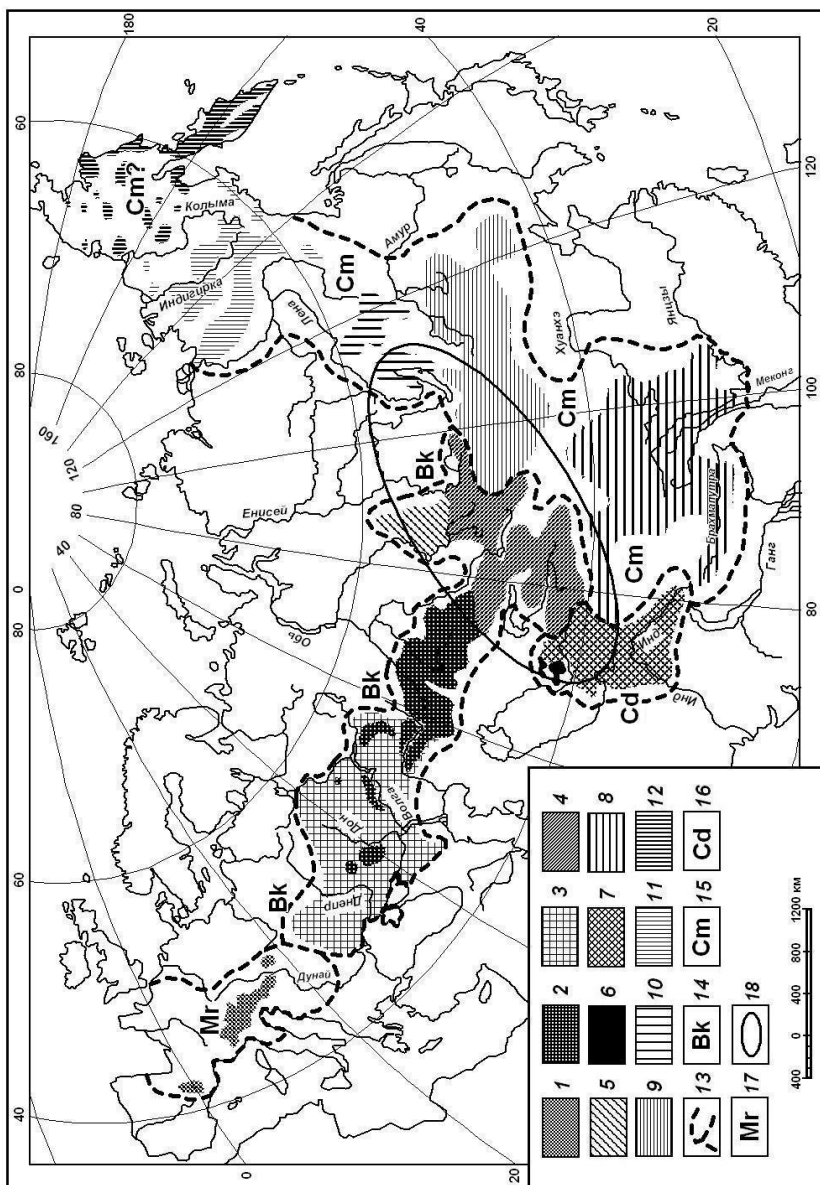


Рис. 9. Пространственная проекция модели филогенетического древа сурков Евразии. 1-12 – Ареалы сурков: 1 – *M. marmota*; 2, 3 – *M. bobak*: 2 – современный ареал, 3 – ареал в недавнем историческом прошлом (XVIII-XIX вв.); 4 – *M. baibacina*; 5 – *M. kastschenkoii*; 6 – *M. menzbieri*; 7 – *M. caudata*; 8 – *M. himalayana*; 9 – *M. sibirica*; 10-12 – *M. camtschatica*: 10 – *M. c. doppelmayeri*, 11 – *M. c. bungei*, 12 – *M. c. camtschatica*. 13-17 – Пространственные кластеры: 13 – границы кластеров; 14 – кластер *bobak*; 15 – кластер *camtschatica*; 16 – кластер *caudata*; 17 – кластер *Marmota*. См? – принадлежность *M. c. camtschatica* к кластеру *camtschatica* требует уточнения. 18 – район повышенного видового разнообразия сурков Евразии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибилов Д.П., 1989. Сурки. М.: Агропромиздат, 255 с.
- Зимина Р.П., Герасимов И.П., 1980. История рода сурков (*Marmota*) и роль перигляциальных условий ледникового периода в его формировании и распространении // Сурки. Биоэкологическое и практическое значение. М.: Наука, С. 5-23.
- Никольский А.А., 1969. Фенотипы наземных белых Палеарктики. Млекопитающие. // Тез. ко Второму Всесоюз. Совещ. по млекопитающим / Ред. Воронцов Н.Н. Новосибирск. С. 32–36.
- Никольский А.А., 1974. Географическая изменчивость ритмической организации звукового сигнала сурков группы «*bobac*» (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. ж. Т. 53. Вып. 3. С. 436–445.
- Никольский А.А., 1976. Звуковой предупреждающий об опасности сигнал сурков (*Marmota*) как видовой признак // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 12. С. 1897–1900.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- Никольский А.А., 2007. Влияние амплитудной модуляции на структуру спектра звукового сигнала сурков (*Marmota*, Rodentia, Sciuridae) // Изв. РАН. Сер. Биол. № 4. С. 428–436.
- Никольский А.А., Формозов Н.А., 2005. Звуковой предупреждающий об опасности сигнал гималайского сурка (*Marmota himalayana*, Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. Т. 84. № 12. С. 1497–1507.
- Румянцев В.Ю., Бибилов Д.П., Дежкин А.В., Дудкин О.В., 1996. Сурки Европы: история и современное состояние // Бюлл. МОИП, Отд.

- Биол., Т. 101, Вып. 3, С. 3-18.
- Румянцев В.Ю., Маркова А.К., 2000. Геоинформационное картографирование доисторического распространения сурков на территории бывшего СССР // Биология сурков Палеарктики: Сборник научных трудов. М.: МАКС Пресс. С. 117-133.
- Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц, 1968. / Ред. Н.А. Гвоздецкий. М.: Изд-во МГУ. 576 с.
- Blumstein D.T., 2003. 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., Alain D., Le Berre. M.-Lyon: Intren. Marmot Network. P. 31–38.
- Brandler O.V., Lyapunova E.A., 2009. Molecular phylogenies of the genus *Marmota* (Rodentia Sciuridae): comparative analysis // Ethol. Ecol. Evol. Vol. 21. No 3-4. P. 289–298.
- Erbajeva M.A., 2003. History, evolutionary development and systematics of marmots (Rodentia Sciuridae) in Transbaikalia // Russian J. Theriol. V. 2. No 1. P. 33–42.
- Erbajeva M.A., Alexeeva N.V., 2009. Pliocene-Recent Holarctic marmots: overview // Ethol. Ecol. Evol. Vol. 21. No 3-4. P. 339–348.
- Steppan S.J., Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A. et al., 1999. Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia: Sciuridae): tests of evolutionary and biogeographic hypotheses // Syst. Biol. V. 48. № 4. P. 715–734.

DICHOTOMY OF EURASIAN MARMOT ALARM CALL

A.A. Nikol'skii¹, V.Yu. Rumiantsev²

¹ People's Friendship University of Russia, Ecological Department:
bobak@list.ru

² *The Faculty of Geography at Lomonosov Moscow State University, Department of Biogeography: vyurum@biogeo.ru*

Dichotomous analyses of the alarm call marmots Eurasia was made. The main level of the dichotomy is determined by the presence/absence of low-frequency signal component. Two components, low-and high-frequency, are present in the signal following species: *M. bobak*, *M. baibacina*, *M. kastschenkoi*, *M. sibirisa*, *M. camtschatica*, *M. himalayana*. In the three species of low-frequency signal component is missing: *M. marmota*, *M. caudata*, *M. menzbieri*. A simulation model of the phylogenetic tree of Eurasian marmots was built. It is in good agreement with previously published molecular-genetic models of phylogeny g. *Marmota* (Steppan et al., 1999; Brandler, Lypunova 2009), including the division into groups *bobak*, *camtschatica* and *caudata*. The main direction of the divergence of the marmots in Eurasia led to the formation of two main clusters. The first one includes the older, presumably allochthonous species (*M. marmota*, *M. caudata*, *M. menzbieri*). Their origin they are directly related to marmots of the New World. The second cluster includes all of the other, younger, presumably autochthonous species. Autochthonous in the sense that their divergence began in the total for all species of marmots center formation. Spatial projection model of phylogenetic tree of Eurasian marmots showed a high concentration of species in a relatively limited area. 8 of 9 species of Eurasian marmots (except for *M. marmota*) are found in an area of approximately 4.5 million square kilometers within two of mountainous countries: 1) the mountains of South Siberia and Mongolia (Altai, including the Mongolian Altai, Tuva, Sayan, Baikal, Transbaikalia, Khentii); 2) the Central Asian mountain country (Tien-Shan and Pamir-Alai).