

УДК 599:591.582

РАЗРУШЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЗВУКОВОГО СИГНАЛА В КРАЕВОЙ ПОПУЛЯЦИИ (НА ПРИМЕРЕ СЕРОГО СУРКА *Marmota baibacina*)

© 2020 г. А. А. Никольский^{1,*}, Е. А. Ванисова^{1,**}

Представлено академиком РАН В.В. Рожновым

Поступило 06.03.2020 г.

После доработки 06.03.2020 г.

Принято к публикации 10.03.2020 г.

Описана изменчивость звукового предупреждающего об опасности сигнала серого сурка (*Marmota baibacina*) в периферической популяции в долине реки Арпа (Киргизия). Ранее сообщалось, что эта популяция обитает совместно с красным сурком (*M. caudata*). Красного сурка авторы не обнаружили. В краевой популяции серого сурка обнаружены две формы аберраций: амплитудная модуляция и отсутствие паузы между компонентами. Разрушение типичной для вида структуры сигнала связано, вероятно, с нарушением потока генов и не содержит явных признаков гибридизации. Материал собран в полевых условиях.

Ключевые слова: периферическая популяция, серый сурок, звуковой сигнал, изменчивость, дрейф генов

DOI: 10.31857/S2686738920040198

В работе представлены результаты анализа изменчивости структуры звукового сигнала в краевой, периферической популяции серого сурка (*Marmota baibacina*), обитающей, как сообщалось ранее [1, 2], в зоне контакта с соседом по ареалу — красным сурком (*M. caudata*). В периферических малочисленных популяциях в результате дрейфа генов изменчивость непредсказуема, так же, как и в зонах гибридизации. То и другое приводит к нарушению потока генов и генетической дезинтеграции популяций [3].

Консолидации популяций с родственным генотипом способствуют внутривидовые коммуникативные процессы, ключевую роль в которых играют генетически детерминированные средства коммуникации. В качестве модели изменчивости средств коммуникации мы используем доступный для массового сбора в полевых условиях предупреждающий об опасности сигнал, известный у многих видов млекопитающих. Сигнал генетически детерминирован, следствием чего является видовая специфика его структуры [4–6].

Преимущество звуковых сигналов, как модели изменчивости средств коммуникации, перед сигналами иной сенсорной модальности (например,

химических) состоит в том, что звуковые сигналы поддаются визуализации и количественному описанию их параметров.

Материал собран в 2015 г. в Киргизии, в Восточном Тянь-Шане, в долине реки Арпа (рис. 1, далее — локальная популяция “Арпа”). Географические координаты: 40°50' с.ш.; 74°43' в.д.

Сигнал записан на цифровой рекордер посредством направленного микрофона. Для анализа акустической структуры сигнала использовали программу SpectraLab. Статистическую обработку проводили с помощью программы Statgraphics. $P \leq 0.05$. Общая выборка составляет 27 особей.

К обсуждению результатов мы привлекли собранные ранее записи сигнала красного сурка из Памиро-Алая, монгольского сурка (*M. sibirica*) — из различных районов Монголии, серого сурка — из Горного Алтая [4], а также собранные в 2014 г. записи сигнала серого сурка, населяющего восточные отроги Тянь-Шаня в Китае. Здесь, как и в долине Арпа, серый сурок представлен краевой популяцией (рис. 1). Географические координаты: 43°21' с.ш.; 87°01' в.д. Рабочее название популяции — “Урумчи”.

Совместное поселение красных и серых сурков в долине Арпа, о которых сообщали сотрудники противочумной системы [2, 3], мы не обнаружили.

Сигнал серого сурка был описан ранее [4]. Он состоит из двух компонентов, разделенных пау-

¹ Российский университет дружбы народов (РУДН), Москва, Россия

*e-mail: bobak@list.ru

**e-mail: vanhelen@mail.ru

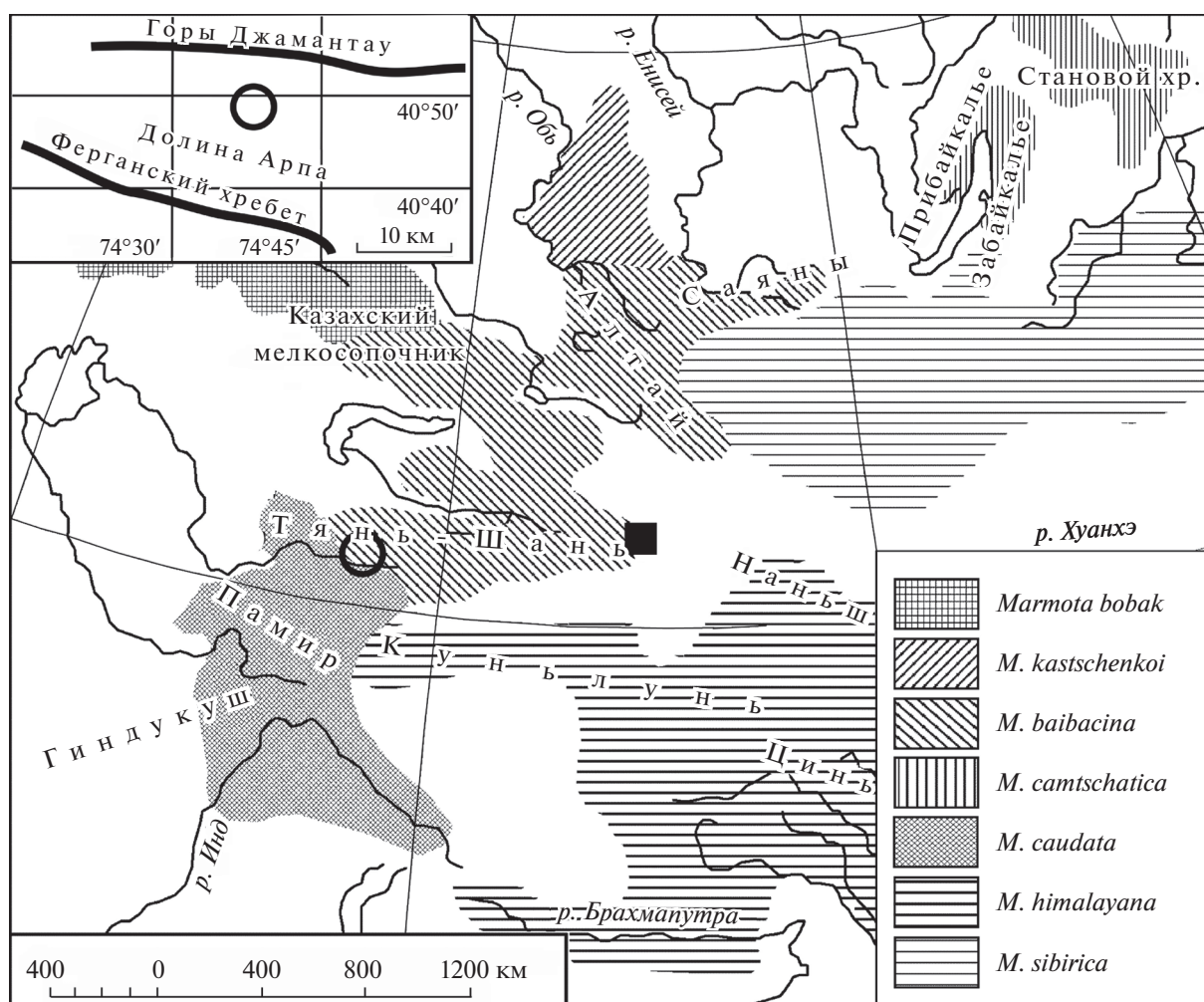


Рис. 1. Распространение серого сурка и его соседей по ареалу ([13] с изменениями). Кружком обозначена локальная популяция серого сурка “Арпа”, черным квадратом – “Урумчи”.

зой, амплитудная модуляция отсутствует (рис. 2а, 2б).

В популяции “Арпа” встречаются характерная для вида структура сигнала – фонотип (13 случаев из 27, 48.1%) и 2 формы отклонений от фонотипа: амплитудная модуляция и отсутствие паузы между низко- и высокочастотным компонентами.

Таблица 1. Период амплитудной модуляции ($T_{ам}$, мс) звукового предупреждающего об опасности сигнала сурков

Вид, популяция	$T_{ам}$, мс		
	n	$\bar{x} \pm s.d.$	lim
<i>M. caudata</i>	27	12.7 ± 1.57	10.4–15.9
<i>M. sibirica</i>	28	2.3 ± 0.34	1.8–2.9
<i>M. baibacina</i> , “Арпа”	13	3.7 ± 1.54	1.6–7.3
<i>M. baibacina</i> , “Урумчи”	8	8.7 ± 1.67	7.0–12.3

Амплитудная модуляция, как и фонотип, присутствует в 48.1% случаев. Обычно это фрагментарная модуляция, когда модулирована часть сигнала, как показано на рис. 2г. Полная амплитудная модуляция обнаружена в одном случае из 13. Спектр модулированного сигнала выше и ниже несущей частоты и ее гармоник нагружен боковыми частотами (рис. 2в).

В 29.5% случаев в сигнале популяции “Арпа” отсутствует пауза между низко- и высокочастотным компонентами (рис. 2е, 2ж). Возможны сочетания амплитудной модуляции и отсутствия паузы между компонентами, поэтому в сумме мы не получаем 100%. Низко- и высокочастотный компоненты накладываются в момент перехода от одного компонента к другому. Они сформированы взаимно независимыми колебаниями, что подтверждается наличием двухвершинных пиков на осциллограммах (рис. 2ж).

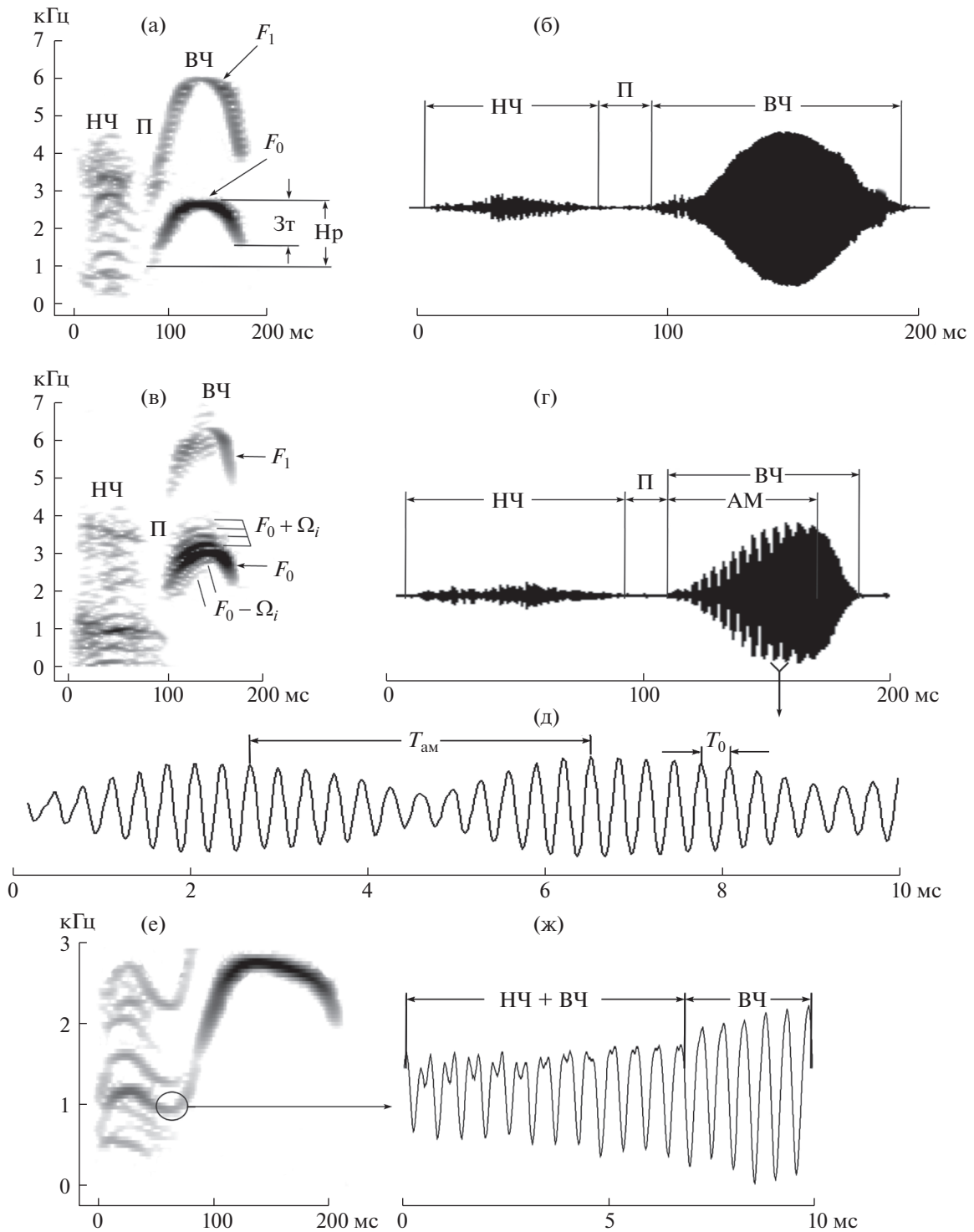


Рис. 2. Характеристика сигнала локальной популяции “Арпа”. Спектрограмма (а) и осциллограмма (б) типичной для серого сурка формы сигнала. Спектрограмма (в) и осциллограмма (г) сигнала с фрагментарной амплитудной модуляцией. (д) – фрагмент осциллограммы с высоким разрешением. (е) – спектрограмма сигнала с отсутствием паузы между низко- и высокочастотным компонентами, их место соединения обозначено кружком. (ж) – фрагмент осциллограммы в месте соединения низко- и высокочастотного компонентов. НЧ – низкочастотный компонент, П – пауза между низко- и высокочастотным компонентами, ВЧ – высокочастотный компонент, АМ – амплитудная модуляция, F_0 – основная частота высокочастотного компонента, F_1 – первая гармоника высокочастотного компонента, нарастающая (Нр) и затухающая (Зτ) фазы характеристики частотной модуляции, $\pm \Omega_i$ – верхние и нижние боковые частоты, T_0 – период основной частоты, $T_{ам}$ – период амплитудной модуляции.

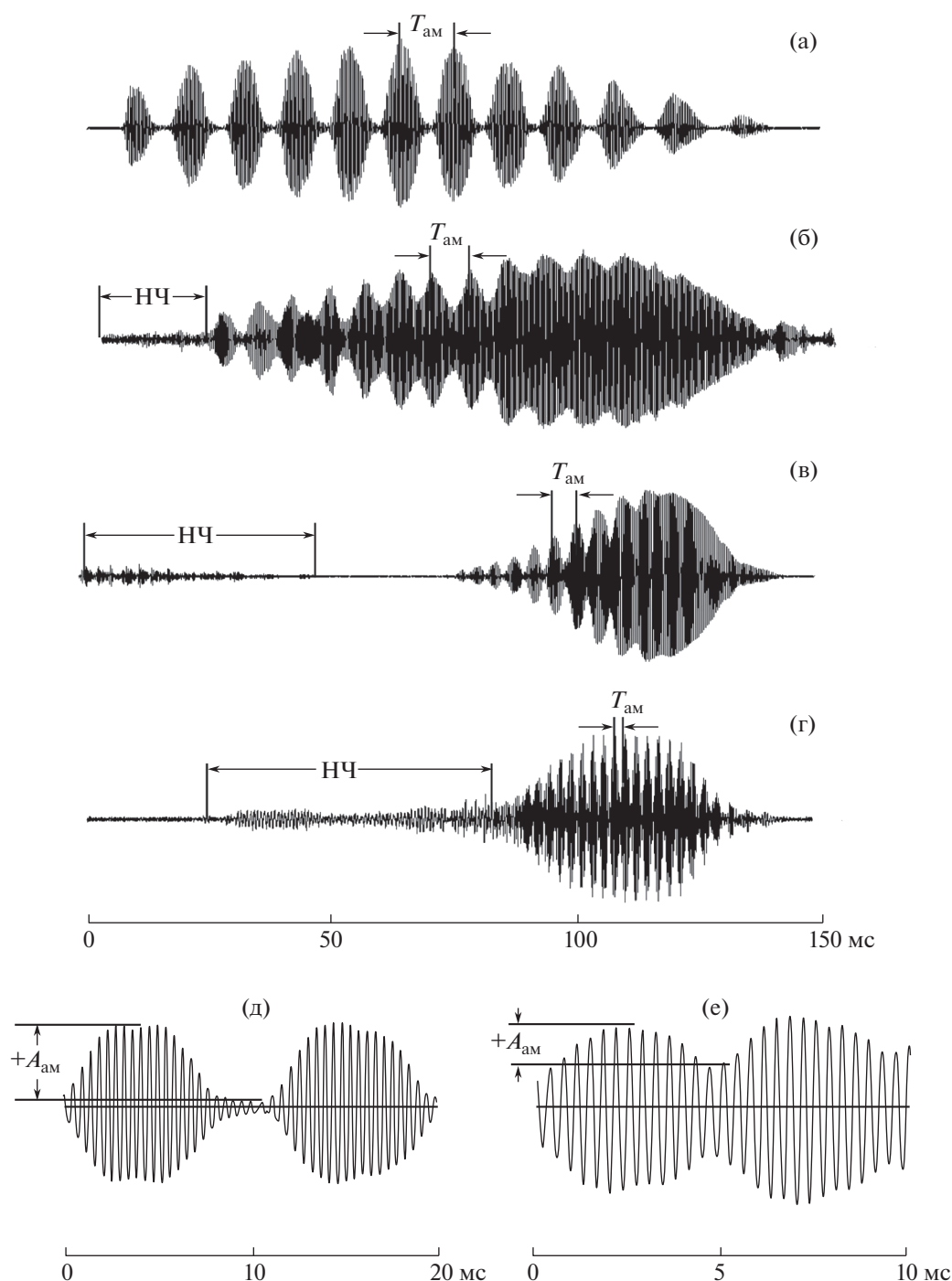


Рис. 3. Амплитудная модуляция сигнала красного сурка (а), серого сурка локальной популяции “Урумчи” (б), серого сурка локальной популяции “Арпа” (в), монгольского сурка (г). (д) – фрагмент сигнала красного сурка, (е) – фрагмент сигнала серого сурка локальной популяции “Урумчи”. НЧ – низкочастотный компонент сигнала (см. рис. 2), $T_{ам}$ – период амплитудной модуляции сигнала, $A_{ам}$ – амплитуда модулирующего колебания.

Опыт предыдущих исследований показывает, что разрушение структуры сигнала может быть следствием дрейфа генов [7] и результатом гибридизации [8]. Учитывая, что амплитудная модуляция – самый характерный признак сигнала красного сурка [4], нельзя исключить следы гибри-

дизации в сигнале популяции “Арпа”, несмотря на то, что красных сурков мы не обнаружили.

Но некоторые факты указывают на низкую вероятность того, что амплитудную модуляцию популяция “Арпа” унаследовала от красных сурков.

Во-первых, это значительное отличие периода амплитудной модуляции сигнала красного сурка от периода амплитудной модуляции сигнала популяции “Арпа”. По этому признаку популяция “Арпа” ближе к монгольскому, чем к красному сурку (рис. 3, табл. 1). Во-вторых, в другой локальной популяции серого сурка, “Урумчи”, удаленной от ареала красного сурка (рис. 1), амплитудная модуляция обычна, а период модулирующего колебания мало отличается от периода модуляции сигнала красного сурка (рис. 3). Различия, главным образом, в глубине модулирующего колебания: у красного сурка она равна почти 1 ([4], рис. 3), в то время как у серого из популяции “Урумчи” значительно меньше. Не исключено, что сигнал локальной популяции “Урумчи”, не связанной с красным сурком, находится на промежуточной стадии отбора, на пути к сигналу с “полноценной” глубокой амплитудной модуляцией.

В сигнале серого сурка, записанном в Горном Алтае, ни в одном из 18 случаев, мы не обнаружили ни амплитудную модуляцию, ни отсутствие паузы между компонентами.

Оба отклонения от фенотипа серого сурка в сигнале популяции “Арпа”, наиболее вероятно, являются aberrациями, накопленными в генотипе краевой малочисленной популяции в результате дрейфа генов.

Как редчайшую aberrацию, амплитудную модуляцию мы обнаружили в изолированной популяции степного сурка (*M. bobak*) в Харьковской области [7].

Можно предположить, что появление сходных признаков звуковых сигналов независимо у разных видов является подтверждением Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова [9].

Полученные нами результаты показывают глубокую деформацию структуры сигнала в краевой популяции, но мы не знаем, как сильно разрушение фенотипа влияет на выполнение сигналом его жизненно важной для популяции функции — предупреждение об опасности.

И так же мы не знаем, вызывает ли разрушение структуры сигнала генетическую дезинтегрированность популяций (см. [3]). Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо провести специальные исследования. Учитывая относительную простоту регистрации реакции сурков на эмиссию данного сигнала, и доступность соответствующего оборудования, такие эксперименты возможны.

Краевые популяции являются аналогом локальных популяций в метапопуляциях, интерес к которым возрастает в связи с фрагментацией ареалов под влиянием антропогенных факторов [10–12]. Исследование изменчивости в краевых популяциях будет способствовать пониманию процес-

сов, происходящих в создаваемых человеком метапопуляциях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим профессора С.Б. Поле (Республика Казахстан) за помощь в организации экспедиции в Киргизию и профессора Ляо Лифу (Liao Lifu, Китайская Народная Республика) за помощь в организации экспедиции в Синьцзян-Уйгурский автономный район Китая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с. Пер. с англ.: Mayr Ernst. Animal species and evolution. London: Oxford university press, 1963. 797 p.
2. Кулькова Н.А. // Труды Среднеазиатского противочумного института. Вып. 7. А-Ата — Фрунзе: Минздрав СССР, 1961. С. 377–378.
3. Семёнова Н.И. // Ресурсы фауны сурков в СССР (Географическое распространение, использование и восстановление запасов, эпидемиологическое значение). М.: Наука, 1967. С. 37–38.
4. Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 199 с.
5. Matrosova V.A., Rusin M.Y., Rashevskaya H.V., et al. // Mammalian Biology — Zeitschrift für Säugetierkunde. 2016. Т. 81. № 3. Р. 255–265.
6. Matrosova V.A., Ivanova A.D., Volodin I.A., et al. // Integrative Zoology. 2019. Т. 14. № 4. Р. 341–353.
7. Никольский А.А. // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 6. С. 718–729.
8. Никольский А.А., Янина И.Ю., Рутковская М.В. и др. // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. Вып. 8. С. 1258–1266.
9. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения в двух томах. Т. 1. Л.: Наука, 1967. С. 7–61.
10. Закс С.С., Кузьмин А.А., Симаков М.Д. и др. // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 3 (23). С. 80–91.
11. Закс С.С., Кузьмин А.А., Симаков М.Д. и др. // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 4 (24). С. 42–50.
12. Салменкова Е.А. // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138. № 1. С. 3–11.
13. Никольский А.А., Румянцев В.Ю. // ДАН. 2012. Т. 445. № 4. С. 175–178.

DESTRUCTION OF SOUND SIGNAL' STRUCTURE IN PERIPHERAL POPULATION (ON THE EXAMPLE OF GRAY MARMOT)**A. A. Nikol'skii^{a,#} and E. A. Vanisova^{a,##}**^a *RUDN University, Moscow, Russian Federation*[#]*e-mail: bobak@list.ru*^{##}*e-mail: vanhelen@mail.ru*

Presented by Academician of the RAS V.V. Rozhnov

The variability of alarm call of gray marmot (*Marmota baibacina*) in peripheral population in the valley of the Arpa River (Kyrgyzstan) is described. Earlier it was reported that this population lives together with red marmot (*M. caudata*). The authors did not find the red marmot there. Two forms of aberrations were found in the edge population of gray marmot: amplitude modulation and no pause between the components. The destruction of the typical for the species signal structure is probably associated with the disruption of gene flow and does not contain clear signs of hybridization. The material is collected in the field.

Keywords: peripheral population, gray marmot, sound signal, variability, gene drift