

TOPOGRAPHIC RELIEF AS A FACTOR IN THE GEOGRAPHICAL
VARIATION OF THE RHYTHMICAL STRUCTURE OF ALARM CALLS
OF THE STEPPE MARMOT (*Marmota bobak*)
РЕЛЬЕФ КАК ФАКТОР ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
РИТМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЗВУКОВОГО
ПРЕДУПРЕЖДАЮЩЕГО ОБ ОПАСНОСТИ СИГНАЛА
СТЕПНОГО СУРКА (*Marmota bobak*)
LE RELIEF, FACTEUR DE LA VARIABILITÉ GÉOGRAPHIQUE DE LA STRUCTURE
RYTHMIQUE DU CRI D'ALARME DE *Marmota bobak*

A.A. Nikol'skii
А.А. Никольский

Ecology Department, Peoples' Friendship University of Russia,
Moscow, Russia

Экологический факультет Российского университета
дружбы народов, г. Москва, Россия

Abstract

On the example of bobak, inhabiting areas with a narrow diapason of vertical dismemberment, the influence of relief dismemberment on the structure of marmots' alarm calls has been confirmed. These results do not contradict with the earlier supposition which says that the reactivity of marmots is under the control of the current landscape perspective (vertical dismemberment correlates with the distance of perspective). Vertical dismemberment begins to influence strongly when it reaches the point of 50-60m. This lowest point must be critical for the development of slope processes (gravitational and water erosion), caused by the dismemberment of the landscape.

Key-words: Steppe marmot, alarm calls, vertical dismemberment of relief.

Резюме

На примере байбака, населяющего места обитания с узким диапазоном вертикального расчленения, подтверждено влияние расчленения рельефа на ритмическую структуру предупреждающего об опасности сигнала сурков. Эти результаты не противоречат высказанному ранее предположению о том, что реактивность сурков находится под контролем дальней перспективы ландшафта (вертикальное расчленение рельефа коррелирует с дальностью перспективы). Вертикальное расчленение наиболее активно начинает влиять с момента, когда оно достигает 50-60 м. Этот нижний предел является, вероятно, критическим для начала развития склоновых процессов (гравитационная и водная эрозии), обусловленных расчлененностью рельефа.

Ключевые слова: степной сурок, предупреждающий об опасности сигнал, вертикальное расчленение рельефа.

Résumé

L'influence de la fragmentation verticale du relief sur la structure des cris d'alarme des marmottes bobak a été confirmé pour celles occupant des milieux à faible fragmentation verticale du relief. Ces résultats ne contredisent pas l'hypothèse selon laquelle la réactivité des marmottes est contrôlée par la perspective du paysage (le morcellement vertical du relief est en corrélation avec la distance de la perspective). Cette influence devient importante quand la fragmentation verticale atteint 50-60 m. (Ce dernier point peut être critique pour le processus de développement des pentes (érosion liée à la gravitation et aux eaux), causé par le morcellement du paysage.

Mots-clés : Marmotte des steppes, cri d'alarme, fragmentation verticale du relief.

Introduction

The inhabitation of *Marmotinae* in open spaces became a basis of morphological, behavioral, and ecological specialization of many species. This specialization includes adaptations that increase the distance of detecting danger by vision. «A distance of landscape perspective» is an ecological factor that restrains the enumerated adaptations. Presumably variations in this factor leads to variations of the corresponding adaptations, including sound communication by an alarm call.

In the area of marmots the vertical irregularity of a relief greatly influences the «distance of perspective». Scales of variations of the «distance of perspective», provoked by variations of vertical irregularity, are commensurate with scales of distances of marmot reactions to land carnivores, tens and hundreds of meters.

Directly under the influence of a vertical irregularity and slope processes (water and gravitational erosion) connected with it, secondary cuts in the main slope of a valley are formed (Voskresensky, 1968). It is very characteristic of areas inhabited by marmots. A relief that is made more intricate by these processes *closes a long perspective* of a space (Fig. 1D), allowing the usual land enemies of marmots unexpectedly to approach them closely.

Earlier (Nikol'skii 1974, 1984, 1992, 1994, 1996) I showed that a vertical irregularity of a relief influences marmot reactivity that is elicited by the alarm call. It is expressed partly in the increasing of a vertical irregularity, limiting the distance of the landscape perspective and resulting in limiting the time pauses between signal sounds or sounds united in short sets.

We may assume that under the influence of a vertical irregularity in the relief, which changes a distance of a perspective, a selection of marmots by their reactivity occurs. This hypothesis is confirmed by the character of situation variability of the signal - the selection influences directly that sign (behavior reaction) that *is sensual to variation of a distance*: in the process of marmot signaling the shortening of distance for a danger stimulates either the shortening of time intervals between sounds or their conjugation in short sets (Nikol'skii 1984, 1994). As it was said before, the analogy correlation between the distance and the rhythmical structure of the signal is observed and in the cases of variation of vertical irregularity of a relief.

In the previous publications (Nikol'skii 1974, 1984, 1996) the variation of rhythmical structure of the signal was discussed on the interspecies level, on the background of wide diapason of a vertical irregularity of a relief, and on the level of single species, the gray marmot (*M. baibacina*), to inhabited areas where a wider diapason of a vertical irregularity is also peculiar (Nikol'skii 1994).

In this work the correlation between a vertical irregularity in the relief and a rhythmical structure of an alarm call of the steppe marmot is shown. This species inhabits the zone of flat steppes of Eurasia. The narrow diapason of vertical irregularity of relief characterizes them. It makes easier the analysis of the influence of a structure on the marmot signal.

Materials and methods

The signal was tape-recorded under field conditions. An acoustical reaction by marmots was provoked by a man who stood at a distance of some tens of meters from the animals.

A period of a sequence of sounds (time from the starting of a previous sound to the starting of the following sound) was used as a variable of rhythmical structure of the signal (Fig. 1). The signal was analyzed with the help of the program AVISOFT.

For the determination of the vertical irregularity of relief (height (h) in meters), we used «Geomorphology division ...» (1980).

Tape-records of 171 individuals from 11 local populations were calculated. For the majority we calculated the first sequence of ten periods in the signal.

Below are enumerated the work name of the marmot populations, the place and date of collection, number of individuals (N), the collector, and the vertical irregularity of relief (h).

1. *Nesterivka*, Kharkov region. 1997. N = 16. A.A. Nikol'skii. h = 88m.
2. *Kopanki*, Ukraine, Kharkov region. 1997. N = 15. A.A. Nikol'skii. h = 88m. The distance between the population *Nesterivka* and *Kopanki* is 20km.
3. *Lugansk*, Ukraine, Lugansk region. 1969. N = 15. A.A. Nikol'skii. h = 63m.
4. *Ulyanovsk*, Russia Federation (hereafter RF), Ulyanovsk region. 1991. N = 18. M.V. Sukhanova. h = 125m.
5. *Osinki*, RF, Saratov region. 1973. N = 15. O.B. Pereladova. h = 50m.
6. *Grachiovka*, RF, Orenburg region. 1997. N = 15. A.A. Nikol'skii. h = 125.
7. *Alexandrovka*, RF, Orenburg region. 1997. N = 15. V.N. Rudy, E.E. Roschina, O.V. Soroka. h = 125m. The distance between the populations *Grachiovka* and *Alexandrovka* is 20km.
8. *Kuvandik*, RF, Orenburg region. 1997. N = 15. A.A. Nikol'skii. h = 175m.
9. *Svetlij*, RF, Orenburg state nature reserve (zapovednik). June 1997. N = 15. A.A. Nikol'skii. h = 45m.
10. *Ermentau*, Kazakhstan, Akmola region. 1981. N

HOLARCTIC MARMOTS AS A FACTOR OF BIODIVERSITY

A.A. Nikol'skii TOPOGRAPHIC RELIEF AS A FACTOR ...

= 15. N.A. Formozov. h = 120m. 11. *Semisbugi*, Kazakstan, Karaganda region. 1979. N = 17. M.V. Rutovskaya. h = 120m.

Results

Fig. 1 represents the examples of the diversity of the vertical irregularity of the relief in the places inhabited by marmots from flat country (Fig. 1A) and the hilly country (Fig. 1B) to the relatively deeply dissected low mounts (Fig. 1C, D) that cover the distant perspective of the space. The diversity of the signal rhythm corresponds to the diversity of the vertical irregularity of the relief. This correspondence has two main forms for the steppe marmot: 1) variations in the periods of sound sequences but a signal rhythm has no variation; 2) rhythm changes, sounds follow individually in uniform rhythm or united with short sets. In the last case, time intervals between sets are usually on an order more than intervals between sounds in sets.

Fig. 3 shows the distribution polygons of sequence of periods of sounds for three populations of the steppe marmot inhabiting areas with different vertical irregularity in the relief. The signal can consist of sequences of slowly following sounds (Fig. 3A), fast following sounds (Fig. 3B), and of sounds united in sets, which in the distribution polygons (Fig. 3C) is conformed by the second spike.

Fig. 4 represents the extreme variants of the signal structure: an order of slowly evenly sequencing sounds peculiar to the plain populations (in the majority within the limits of the species areas) and the succession of sets each of which has two sounds. Short sets consisting of two, rarely three sounds, are often met in the signal of the steppe marmots inhabiting lowland Guberlinsk mounts of the South Ural (the *Kuvandik* population) and are not typical for other species. This type of rhythmical structure is usual for the mongolian marmot (*M. sibirica*) which inhabits lowland areas of the Mongolian mounts and the Transbaicalia (Nikol'skii 1974, 1984).

The regression analysis confirms the close connection between the gradients of the geographical variability in the rhythmical structure of the signal and the gradients of variations of vertical irregularity in the relief within the species area.

For the statistical interpretation we use two parameters: 1) the mean and 2) the median of sequence periods of the sounds. For each of these two regression models were used: 1) a linear model and 2) a second order polynomial model. All four variants of models are statistically significant ($p < 0.001$) and the R-Squared statistic varies from 80 to 89% (Fig. 5).

Conclusion

New confirmations are presented for the influence of the vertical irregularity of a relief on the rhythmical structure of the alarm call using the example of the species that inhabit areas with a narrow diapason of the vertical irregularity. These results confirm the statement that the reactivity of marmots is controlled by a distant perspective of a landscape (a vertical irregularity correlates with a distant perspective).

In the opinion of American specialists (R. Hoffmann, D. Blumstein, personal communication), in the North American marmots probably the rhythmical structure of the signal is not correlated with the vertical irregularity of a relief. Possibly their reactivity is under the control of other ecological factors that may be connected with variability in the genesis of the landscapes within areas of Eurasian and North American marmots. It's interesting to remark that a rhythmical structure of the signal of the black-capped marmot (*M. camtschatica*), as in the American species, is not related with a vertical irregularity of a relief. It must be said that the habitats of this species differ greatly from other species of the Old World marmots. This separation of the black-capped marmot is confirmed by a likeness of its spectral structure to the signal of the American species (Nikol'skii 1984).

A vertical irregularity begins to strongly affect from the moment when it reaches 50-60m (Fig. 5B, D). Probably this lower limit is critical for the beginning of the development of slope processes that are provoked by the irregularity of relief (gravity and water erosion). Below this limit other factors possibly affect other mechanisms of relief formation.

Acknowledgments

I am grateful to my colleagues who in different years tape-recorded the marmot signal in field conditions: N.A. Formozov, O.B. Pereladova, E.V. Roschina, V.N. Rudy, M.V. Rutovskaya, O.V. Soroka, M.V. Sukhanova. I am grateful to M.E. Holzman, I.A. Nikolskiy, V.I. Ronkin, V.Yu. Rumianzev and V.A. Tokarsky for technical assistance. Special thanks to my American colleague, D. Blumstein, discussions with whom in Cheboksary opened new aspects of old problems. This project was supported by INTAS-94-1428.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Geomorphology division of the USSR and applied seas. 1980. Moscow: Visshaya Shkola, 343 p. (in Russian).
Nikol'skii A.A. 1974. Geographical variability of the rhythmical organization of sound signal of the marmot's group *bobac* (Rodentia, Sciuridae). *Zool. J.* 53: 436-444. (in Russian).
Nikol'skii A.A. 1984. Sound signal of mammal in evolutionary process. Moscow: Nauka, 199 p. (in Russian).
Nikol'skii A.A. 1992. The ecological bioacoustics of mammals. Moscow, Mosc. University publ. house. 120 p. (in Russian).
Nikol'skii A.A. 1994. Geographical variability of the alarm call rhythmical structure in *Marmota baibacina*. Pp. 111-126 in *Actual Problems of Marmots Investigation*. Moscow: ABF Publishing House.
Nikol'skii A.A. 1996. Species specificity and interspecies parallelisms of alarm call in Eurasian marmots. Pp. 188-192 in M. Le Berre, R. Ramousse & L. Le Guelte, eds. *Biodiversite chez les Marmottes/Biodiversity in Marmots*. International Marmot Network, Moscow-Lyon.
Voskresensky S.S. 1968. A dynamical geomorphology: formation of slopes. Moscow: Visshaya Shkola, 367 p. (in Russian).

На русском языке / In Russian :

- Воскресенский С.С. Динамическая геоморфология: Формирование склонов. М.: Высш. шк., 1968. 367 с.
Геоморфологическое районирование СССР и прилегающих морей. М.: Высш. шк., 1980. 343 с.
Никольский А.А. Географическая изменчивость ритмической организации звукового сигнала сурков группы *bobac* (Rodentia, Sciuridae). - *Зоол. журн.*, 1974, т. 53, вып. 3, с. 436-444.
Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. - М.: Наука, 1984. 199с.
Никольский А.А. Экологическая биоакустика млекопитающих. - М.: Изд-во МГУ, 1992. 120 с.

FIGURES / РИСУНКИ

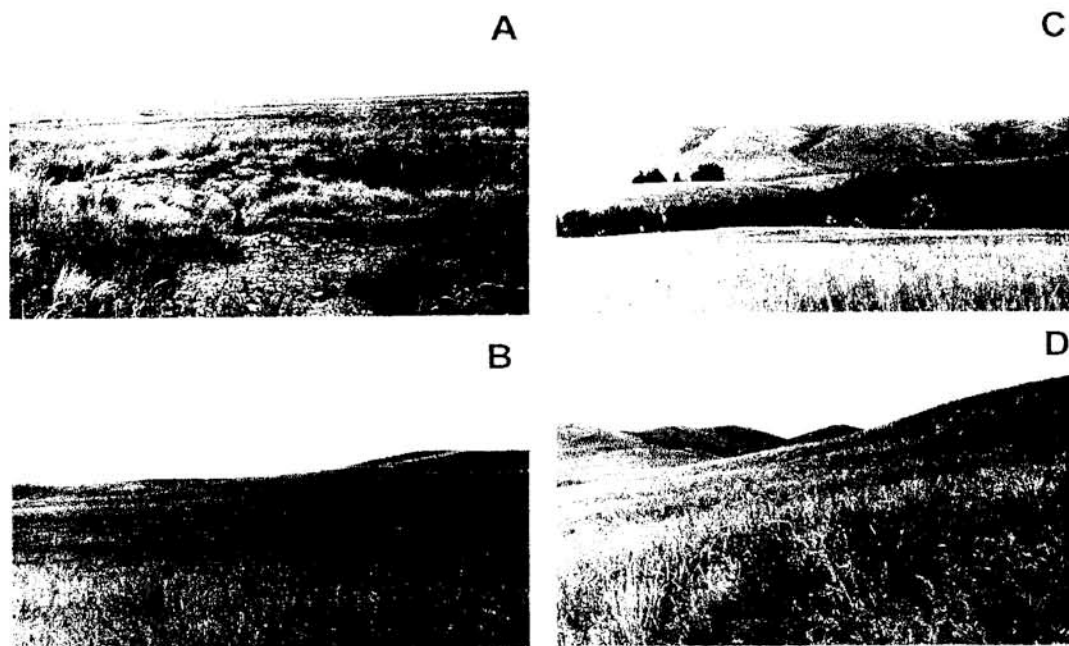


Fig. 1. The habitats of the steppe marmot with different irregularity of relief. A: the most faintly irregular plane relief (Svetlij population); B: the faintly irregular hilly relief (Grachyevka population); C, D: low mountains with typical cuts in the main slope of the valley and a distant perspective of the space is closed (Kuvandik population). (Photo by O.V. Soroka).

Рис. 1. Места обитания степного сурка с различным расчленением рельефа. А - очень слабо расчлененный равнинный рельеф (популяция Светлый); В - слабо расчлененный холмисто-увалистый рельеф (популяция Грачевка); С, D - низкогорный рельеф с характерными врезами в основной склон долины и закрытой дальней перспективой пространства (популяция Кувандык). (Фото О.В. Сорока).

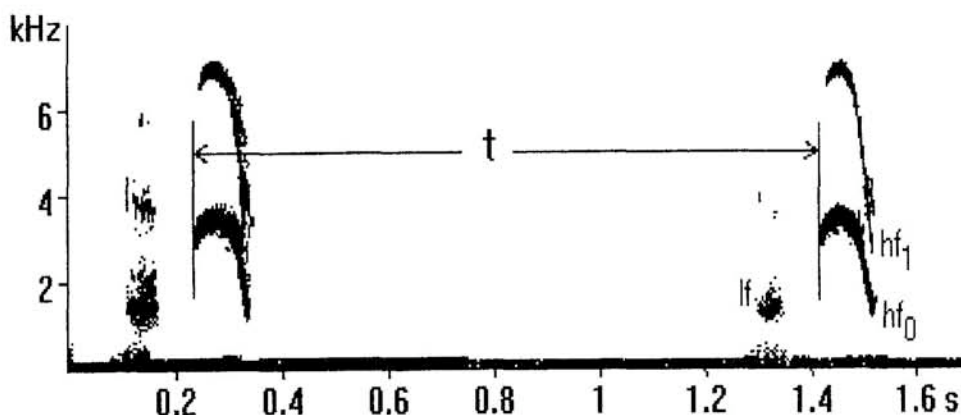


Fig. 2. A sonogram of two sounds of the alarm call of the steppe marmot: lf, the low frequency component; hf₀, the fundamental frequency of the high frequency component; hf₁, the first harmonic of the high frequency component; t, the period between sounds.

Рис. 2. Сонограмма двух звуков предупреждающего об опасности сигнала степного сурка: lf - низкочастотный компонент; hf₀ - основная частота высокочастотного компонента; hf₁ - первая гармоника высокочастотного компонента; t - период следования звуков.

Fig. 3. The distribution of the periods of sounds following in a signal of the steppe marmot from three local populations inhabiting habitats with different vertical irregularity of a relief (see Fig. 1): A: Svetlii; B: Grachevka; C: Kuvandik.

Рис. 3. Полигоны распределения периодов следования звуков в сигнале степного сурка из трех локальных популяций, населяющих места обитания с различным вертикальным расчленением рельефа (см. Рис. 1): А - Светлый; В - Грачевка; С - Кувандык.

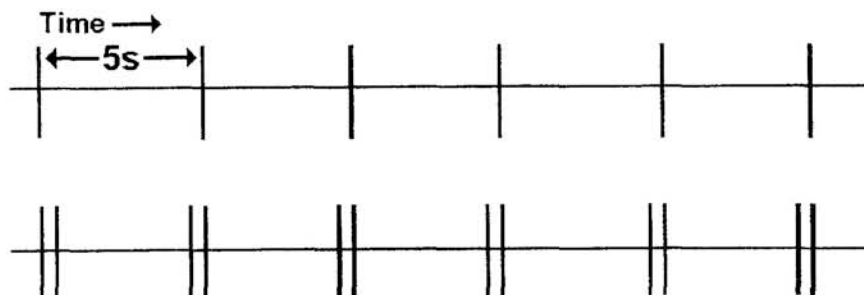
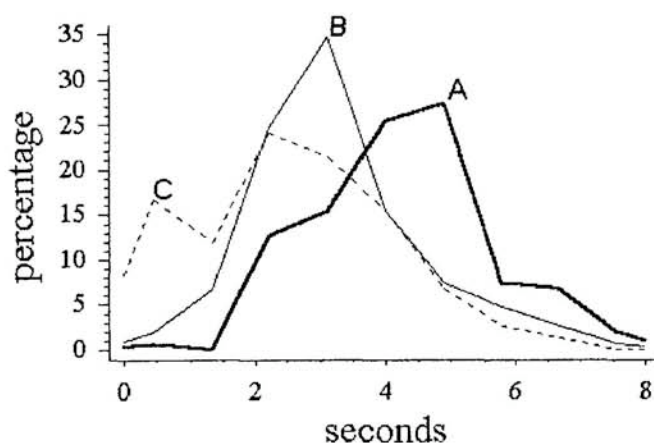


Fig. 4. Rhythmograms of two extreme variants of the steppe marmot's alarm call. Top, the sequence of singly, slowly following sounds, a rhythmical structure, peculiar to the signal of populations inhabiting the plain with faintly irregular habitats. Bottom, a sequence of sets all of which include double sounds; this rhythmic structure of the signal is usual among marmot populations inhabiting low mounts with relatively deep irregularities in the relief.

Рис. 4. Ритмограммы двух крайних вариантов предупреждающего об опасности сигнала степного сурка. Верхняя - ряд одиночно медленно следующих звуков; такая ритмическая структура свойственна сигналу популяций, населяющих равнинные, слабо расчлененные места обитания. Нижняя - последовательность серий, каждая из которых содержит по два звука; данная ритмическая структура сигнала обычна среди популяций сурков, населяющих низкие горы с относительно глубоким расчленением рельефа.

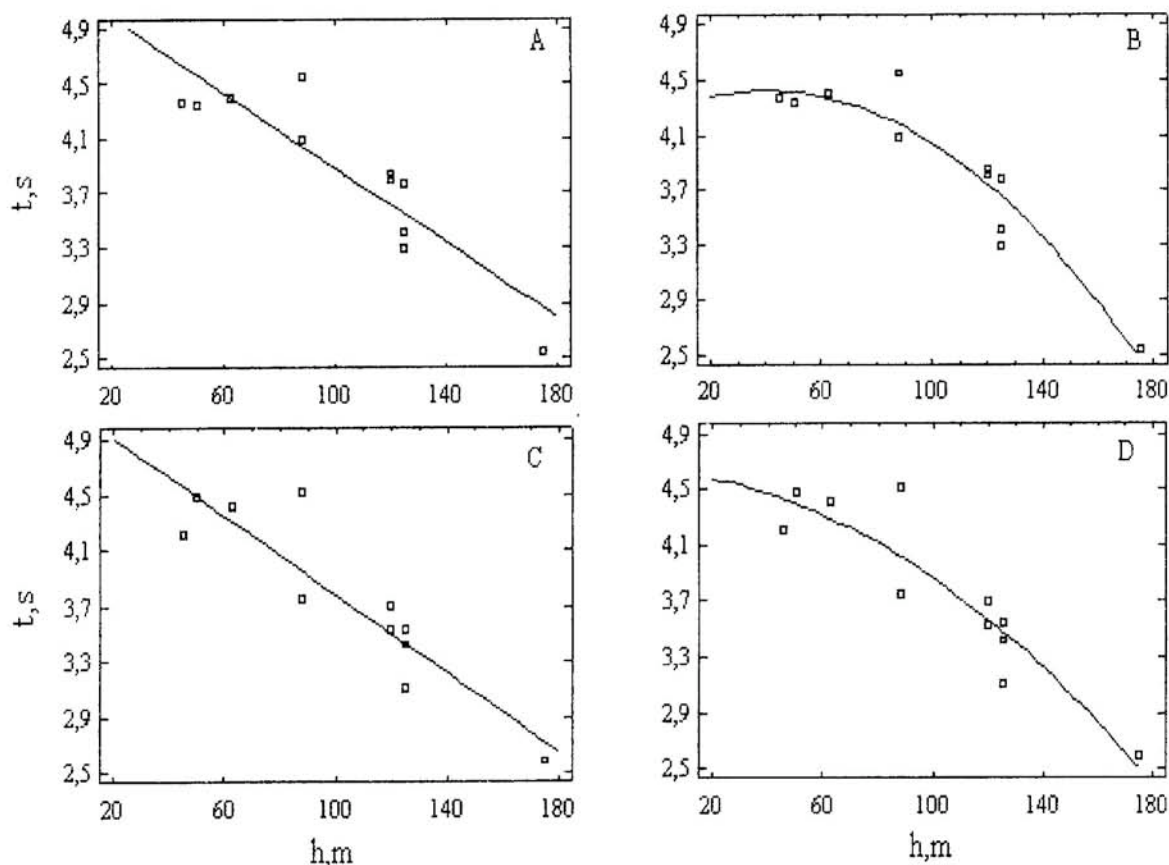


Fig. 5. The relationship between extent of a vertical irregularity in a relief (h) and the mean (A, B) and mode (C, D) of the periods (t) of sounds in the signal of the inhabitants of 11 local populations of the steppe marmot. A regression is produced by two models: (1) a linear model (A, C) and (2) a second order polynomial model (B, D).

A: $t = 5.25292 - 0.0136674h$; $R^2 = 80.3\%$; $p < 0.001$.

B: $t = 4.24591 + 0.00875052h - 0.000108385h^2$; $R^2 = 89.4\%$; $p < 0.001$.

C: $t = 5.18926 - 0.0140942h$; $R^2 = 82.18\%$; $p < 0.001$.

D: $t = 4.6417 - 0.00190463h - 0.0000589333h^2$; $R^2 = 84.78\%$; $p < 0.001$;

Where t is a period of the sequence of sounds in seconds; h is the vertical irregularity in meters.

Рис. 5. Зависимость от глубины вертикального расчленения рельефа (h , м) средней арифметической (A, B) и моды (C, D) периодов следования (t , с) звуков сигнала степного сурка в местах обитания 11 локальных популяций (см. Раздел «Материал и методика»). Регрессия представлена двумя моделями - линейной (A, C) и полиномиальной второго порядка (B, D).

A: $t = 5.25292 - 0.0136674h$; $R^2 = 80.3\%$; $p < 0.001$.

B: $t = 4.24591 + 0.00875052h - 0.000108385h^2$; $R^2 = 89.4\%$; $p < 0.001$.

C: $t = 5.18926 - 0.0140942h$; $R^2 = 82.18\%$; $p < 0.001$.

D: $t = 4.6417 - 0.00190463h - 0.0000589333h^2$; $R^2 = 84.78\%$; $p < 0.001$.

Где t - период следования звуков в секундах; h - вертикальное расчленение рельефа в метрах.

Authors' original text in Russian
Авторский оригинал на русском языке

Введение

Обитание в открытых пространствах явилось причиной морфологической, поведенческой и экологической специализации многих представителей наземных беличьих (*Marmotinae*). Данная специализация включает адаптации, увеличивающие дальность обнаружения опасности посредством зрения. Этот адаптивный комплекс благоприятствует в том числе и развитию звукового предупреждения об опасности.

Перечисленные адаптации, находясь под контролем дальности перспективы ландшафта. Можно ожидать, что ее изменения, как фактора отбора, повлекут за собой и изменения соответствующих адаптаций.

В ареале сурков на дальность перспективы сильно влияет вертикальное расчленение рельефа.

Непосредственно под влиянием вертикального расчленения и связанных с ним склоновых процессов, водной и гравитационной эрозии, формируются вторичные врезы в основной склон долины (Воскресенский, 1968), что очень характерно для мест обитания сурков (рис. 1С). Усложненный этими процессами рельеф скрывает дальнюю перспективу пространства (рис. 1D), позволяя обычным наземным врагам сурков неожиданно подходить к ним на близкое расстояние.

Ранее (Никольский, 1974, 1984, 1992; Nikol'skii, 1994, 1996) мы показали, что вертикальное расчленение рельефа влияет на реактивность сурков, реализуемую посредством звукового предупреждающего об опасности сигнала. Это выражается в частности в том, что увеличение расчленения, ограничивая дальность перспективы ландшафта, приводит к сокращению временных интервалов между звуками, образующими сигнал, или же звуки объединяются в короткие серии.

Сказанное позволяет предположить, что под влиянием вертикального расчленения, изменяющего дальность перспективы, происходит отбор сурков на реактивность. Это предположение подтверждается характером ситуативных изменений сигнала - отбор действует именно на тот признак (поведенческую реакцию), который чувствителен к изменению расстояния: в процессе сигнализации сурков сокращение расстояния до источника опасности вызывает либо сокращение временных интервалов между звуками, образующими сигнал, либо их объединение в короткие серии (Никольский, 1984; Nikol'skii, 1994). Аналогичная связь расстояния с ритмической структурой сигнала наблюдается и в случаях изменения вертикального расчленения рельефа.

Ранее изменчивость ритмической структуры сигнала обсуждалась на межвидовом уровне (Никольский, 1974, 1984; Nikol'skii, 1996), на фоне широкого диапазона вертикального расчленения рельефа, и на уровне одного вида, серого сурка (*M. baibacina*), местам обитания которого также свойствен широкий диапазон вертикального расчленения (Nikol'skii, 1994).

В данной работе показана корреляция между вертикальным расчленением рельефа и ритмической структурой сигнала степного сурка. Он населяет зональные равнинные степи Евразии, для которых характерен узкий диапазон вертикального расчленения, что позволяет более тонко проанализировать его влияние на структуру сигнала сурков.

Материал и методика

Сигнал записан на магнитную ленту в полевых условиях. Акустическую реакцию у сурков провоцировал человек, стоя от них на расстоянии нескольких десятков метров.

В качестве параметра ритмической структуры сигнала использован период следования звуков - время от начала предыдущего звука до начала последующего (рис.1). Сигнал анализировали с помощью программы Avisoft - SONOGRAPH Light 1.

Данные о вертикальном расчленении рельефа (h,м) получены из «Геоморфологического районирования СССР...» (1980).

Всего обработаны записи сигнала 171 особи из 11 локальных популяций. В подавляющем большинстве случаев мы измеряли первые в последовательности звуков 10 периодов следования.

Ниже перечислены рабочие названия популяций байбаков, места и год сбора материала, число особей (N), оператор, собравший материал, и вертикальное расчленение рельефа (h,м).

1. *Нестеривка*. Украина, Харьковская область. 1997. N = 16. Никольский А.А. h = 88м. 2. *Копанки*. Украина, Харьковская область. 1997. N = 15. Никольский А.А. h = 88м. Расстояние между популяциями *Нестеривка* и *Копанки* 20 км. 3. *Луганск*. Украина, Луганская область. 1969. N = 15. Никольский А.А. h = 63м. 4. *Ульяновск*. Российская Федерация (далее РФ), Ульяновская область. 1991. N = 18. Суханова М.В. h = 125м. 5. *Озинки*. РФ, Саратовская область. 1973. N = 15. Переладова О.Б. h = 50м. 6. *Грачевка*. РФ, Оренбургская область, Грачевский район. 1997. N = 15. Никольский А.А. h = 125м. 7. *Александровка*. РФ, Оренбургская область, Грачевский район. 1997. N = 15. Руди В.Р., Рощина Е.В., Сорока О.В. h = 125м. Расстояние между популяциями *Грачевка* и *Александровка* 20 км. 8. *Кувандык*. РФ, Оренбургская область, Кувандыкский район. 1997. N = 15. Никольский А.А. h = 175м. 9. *Светлый*. РФ, Оренбургская область, Оренбургский государственный заповедник. 1997. N = 15. Никольский А.А. h = 45м. 10. *Ерментау*. Республика Казахстан, Акмолинская область. 1981. N = 15. Формозов Н.А. h = 120м. 11. *Семизбугы*. Республика Казахстан, Карагандинская область. 1979. N = 17. Рutowская М.В. h = 120м.

Результаты

На рис. 1 приведены примеры разнообразия вертикального расчленения рельефа в местах обитания сурков, от почти плоской равнины (рис. 1А) и холмисто-увалистого рельефа (рис. 1В) до относительно глубокого расчленения низких гор (рис. 1С,Д), скрывающего дальнюю перспективу пространства.

Разнообразие вертикального расчленения рельефа соответствует и разнообразию ритмической структуры сигнала. У степного сурка оно выражено в двух основных формах: 1) изменяются периоды следования звуков, но ритм сигнала не изменяется; 2) ритм изменяется, звуки следуют либо одиночно, в относительно равномерном ритме, либо объединяются в короткие серии. В последнем случае временные интервалы между сериями обычно на порядок превышают интервалы между звуками внутри серий.

На рис. 3 изображены полигоны распределения периодов следования звуков в 3-х популяциях степного сурка, населяющих места обитания с различным вертикальным расчленением. Рисунок показывает, что сигнал может состоять из последовательностей медленно следующих звуков (рис. 3А), быстро следующих (рис. 3В) и из звуков, объединенных в серии (рис. 3С).

На рис. 4 изображены крайние варианты сигнала: ряд медленно равномерно следующих звуков, свойственный равнинным популяциям (большинство в пределах видового ареала), и последовательность серий, каждая из которых содержит по 2 звука. Короткие серии, состоящие из двух, реже трех звуков часто встречаются в сигнале степных сурков, населяющих низкие Губерлинские горы Южного Урала (популяция *Кувандык*) и для вида в целом не характерны. Этот тип ритмической структуры обычен у тарбагана (*M. sibirica*), обитателя невысоких гор Монголии и Забайкалья (Никольский, 1974, 1984).

Тесную связь между градиентами географической изменчивости ритмической структуры сигнала и градиентами изменений вертикального расчленения рельефа в ареале вида подтверждает регрессионный анализ (рис. 5).

Для статистического оценивания мы использовали два параметра: 1) среднюю арифметическую и 2) медиану периодов следования звуков. В отношении каждого из них применены две модели регрессии: 1) простая линейная регрессия и 2) полиномиальная модель второго порядка. Все четыре варианта моделей статистически достоверны ($p < 0.001$) с высоким значением R-квадрат (от 80 до 89%).

Заключение

Получены новые подтверждения влиянию вертикального расчленения рельефа на ритмическую структуру предупреждающего об опасности сигнала на примере вида, населяющего места обитания с узким диапазоном вертикального расчленения. Эти результаты подтверждают высказанное ранее предположение о том, что реактивность сурков находится под контролем дальней перспективы ландшафта (вертикальное расчленение рельефа коррелирует с дальностью перспективы).

По мнению американских специалистов (R. Hoffmann, D. Blumstein, личное сообщение), у сурков, населяющих Северную Америку, вероятно отсутствует корреляция ритмической структуры сигнала с вертикальным расчленением рельефа. Возможно их реактивность находится под контролем иных экологических факторов, что может быть связано с различиями в генезисе ландшафтов в ареалах сурков Евразии и Северной Америки. Интересно в этой связи отметить, что ритмическая структура сигнала черношапочного сурка (*M. camtschatica*), как и американских видов, так же не связана с вертикальным расчленением рельефа. Не имея возможности обсуждать детали этого феномена, можно лишь отметить, что места обитания данного вида сильно отличаются от мест обитания остальных видов сурков Старого Света.

Как следует из рис. 5B,D, вертикальное расчленение, наиболее активно начинает влиять с момента, когда оно достигает 50-60 м. Вероятно этот нижний предел является критическим для начала развития склоновых процессов, вызываемых расчленением рельефа (гравитационная и водная эрозии). Ниже этого предела возможно действуют иные факторы, иные механизмы формирования рельефа.

Благодарности

Благодарю моих коллег, в разные годы записавших сигналы сурков в полевых условиях: О.Б. Переладову, Е.В. Рошину, В.Н. Руди, М.В. Рутовскую, О.В. Сорока, М.В. Суханову, Н.А. Формозова. За техническую помощь я благодарен М.Е. Гольцману, И.А. Никольскому, В.И. Ронкину, В.Ю. Румянцеву и В.А. Токарскому. Особая благодарность моему американскому коллеге Д. Блюмштейну. Дискуссии с ним в Чебоксарах позволили по-новому взглянуть на некоторые аспекты давней проблемы. Работа выполнена на средства гранта INTAS-94-1428.