

Биоакустические исследования млекопитающих в Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР (1970–1980-е гг.)

А.А. Никольский

Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва, Россия;
bobak@list.ru

Обсуждается история выполнения полевых биоакустических исследований млекопитающих в составе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР в 1970–1980-е гг. Экспедиция была учреждена 2 июня 1969 г. на основании распоряжения Президиума Академии наук СССР. Первым научным руководителем Экспедиции стал географ растений академик Евгений Михайлович Лавренко (1900–1987), сотрудник Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Он же возглавил ботанические исследования в Экспедиции. Начиная с 1975 г. в планы Экспедиции добавлены комплексные зоологические исследования, которые инициировал и возглавил академик Владимир Евгеньевич Соколов (1928–1998) директор Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР в Москве. При поддержке академика В.Е. Соколова в Экспедиции проводились полевые биоакустические исследования млекопитающих. Основная методика исследований — запись на магнитную ленту звуковых сигналов млекопитающих в их естественной среде обитания. За 5 полевых сезонов (1975–1978, 1987 гг.) работы в Экспедиции во многих районах Монголии записаны на магнитную ленту голоса 14 видов зверей, представляющих 3 отряда: Грызуны (сурки, суслики, песчанки, полевки), Зайцеобразные (пищухи), Парнокопытные (благородные олени). Исследованы специализация вокальной активности животных, видовая специфика, географическая изменчивость, помехозащищенность звуковых сигналов млекопитающих, кодирование информации о мотивационном статусе источника сигнала. Результаты полевых биоакустических исследований опубликованы во множестве научных изданий, включая монографии. Магнитные записи голосов зверей, собранные в Экспедиции, хранятся на кафедре зоологии позвоночных Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Ключевые слова: Совместная советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция АН СССР, Монголия, млекопитающие, полевая биоакустика, видовая специфика, географическая изменчивость.

В предлагаемой работе изложены малоизвестные факты полевых биоакустических исследований млекопитающих на базе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции Академий наук СССР и Монгольской Народной Республики¹ (далее — Экспедиция), проводимых в 1970–1980-е гг. Экспедиция, как институциональный феномен, является выдающимся примером международного и междисциплинарного научного сотрудничества, способствующего развитию полевых биологических исследований.

Экспедиция учреждена 2 июня 1969 г. распоряжением Президиума Академии наук СССР². Научным руководителем Экспедиции стал один из лидеров географии растений академик Евгений Михайлович Лавренко (1900–1987) (Структура..., 2019), сотрудник Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Экспедиция создавалась с целью исследования растительных сообществ Монголии. Но начиная с 1975 г. в ее планы добавлены комплексные зоологические исследования (Структура..., 2019), которые инициировал и возглавил академик Владимир Евгеньевич Соколов (1928–1998), директор Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР в Москве. С этого времени Экспедиция становится центром комплексных биоценотических исследований на огромной территории с разнообразными природными условиями, с богатейшей флорой и фауной, с ярко выраженной зональностью и высотной поясностью естественных экосистем.

Наглядное представление о разнообразии задач, стоявших перед Экспедицией, дает рубрикация разделов международной конференции, на которой подводились итоги десяти лет комплексных биологических исследований на территории Монголии: комплексные биологические исследования, история ландшафтов, рельеф, климат, воды, почвенный покров, флора и растительность, животный мир (Природные условия..., 1986).

Успех Экспедиции во многом определялся тем, что в ее состав привлекались специалисты из различных научных учреждений. Причем не только из Советского Союза и Монгольской Народной Республики, но и из других стран, например, из Чехословакии и Германской Демократической Республики.

Заметное место в Экспедиции занимала вузовская наука. В основном в Экспедиции работали сотрудники Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ). В их числе оказался и я, в то время сотрудник кафедры зоологии позвоночных МГУ. Предметом моих исследований была акустическая коммуникация млекопитающих, а методикой сбора материала — запись на магнитную ленту звуковых сигналов зверей *в полевых условиях*, в естественной среде обитания животных. Уникальные возможности Экспедиции способствовали решению задач, которые в иных условиях были трудновыполнимы.

¹ Сейчас — Совместная Российско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция РАН и АНМ.

² Управленческая и научная документация по советской части Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции за 1969–1991 гг. хранится в Архиве РАН (Ф. 2085).

Биоакустические исследования в Экспедиции на первый взгляд выглядят как нонсенс. Однако возглавлявший зоологические исследования академик В.Е. Соколов считал иначе. Он понимал, что организация феномена жизни в надорганизменные системы (Наумов, 1971) возможна только благодаря специализированным, экологически детерминированным внутривидовым коммуникативным процессам, акустической коммуникации в том числе. Для Владимира Евгеньевича, много сделавшего в исследовании хемокоммуникации млекопитающих, это было очевидно. Большая группа специалистов под руководством академика В.Е. Соколова в 1970–1980-е гг. совершила прорыв в изучении запаховой коммуникации зверей (напр., Соколов, 1973; Соколов, Рожнов, 1979; Соколов, Приходько, 1982; Соколов, Зенкевич, 1986 и мн. др.).

За 5 полевых сезонов (1975–1978, 1987 гг.) на магнитную ленту во многих районах Монголии записаны голоса 14 видов млекопитающих, представляющих 3 отряда (табл. 1). В перечне видов я использую номенклатуру, принятую в отечественной зоологической литературе в 1970-е гг.

Таблица 1. Млекопитающие, чьи звуковые сигналы были записаны на магнитную ленту на территории Монголии в полевых условиях в составе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР

| Отряд | Род | Вид |
|---|--|--|
| Грызуны (Rodentia) | Сурки (<i>Marmota</i>) | Монгольский сурок (<i>M. sibirica</i>), серый сурок (<i>M. baibacina</i>) |
| | Суслики (<i>Spermophilus</i>) (устар. <i>Citellus</i>) | Длиннохвостый суслик (<i>S. undulatus</i>), краснощекий суслик (<i>S. erythrogegens</i>), алашанский суслик (<i>S. alashanicus</i>), даурский суслик (<i>S. dauricus</i>) |
| | Серые полевки (<i>Microtus</i>) | Полевка Брандта (<i>M. brandtii</i>), узкочерепная полевка (<i>M. gregalis</i>) |
| | Большие песчанки (<i>Rhombomys</i>) | Большая песчанка (<i>Rhombomys opimus</i>) |
| Зайцеобразные (Lagomorpha) | Пищухи (<i>Ochotona</i>) | Даурская пищуха (<i>O. daurica</i>), алтайская пищуха (<i>O. alpina</i>), северная пищуха (<i>O. hyperborea</i>), монгольская пищуха (<i>O. pallasii</i>) |
| Парнокопытные (Artiodactyla) (сейчас — Китопарнокопытные Cetartiodactyla) | Настоящие олени (<i>Cervus</i>) | Благородный олень (<i>Cervus elaphus</i>) |

Районы магнитофонных записей звуковых сигналов на территории Монголии показаны на карте (рис. 1).

Магнитные записи звуковых сигналов млекопитающих Монголии (далее — Фонотека) составляют около 30% от всех биоакустических полевых сборов с территории Северной Евразии (Никольский, 2023). Записи почти всех перечисленных выше видов млекопитающих представлены сериями, что, как и любая зоологиче-

ская коллекция, позволяет исследовать изменчивость в различных ее аспектах: видовая специфика, географическая изменчивость, изменчивость в зонах вторичных контактов, индивидуальная специфика, половой диморфизм и т. п.

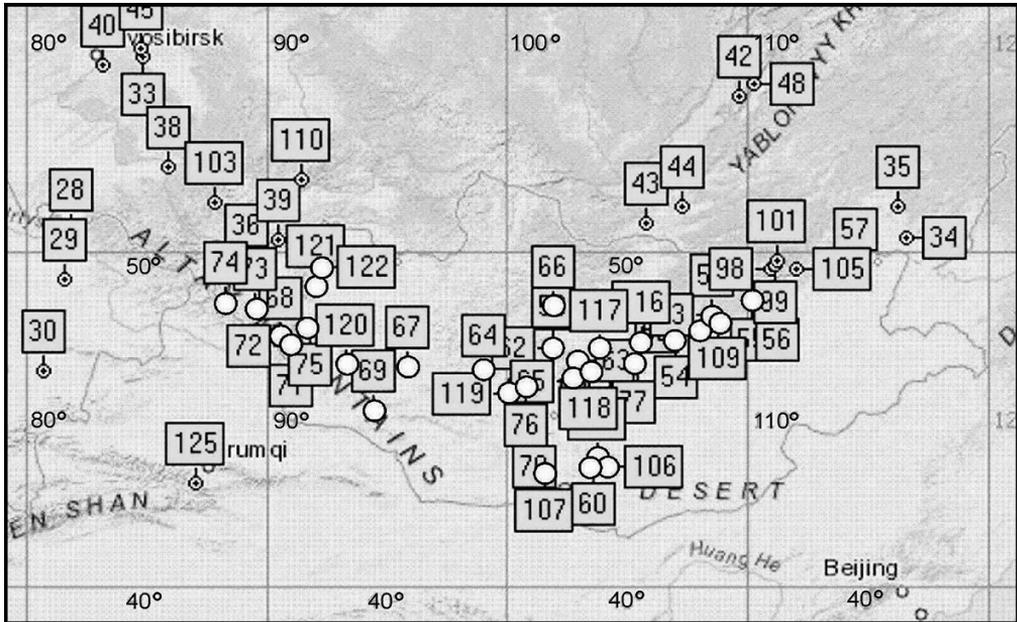


Рис. 1. Пункты записи на магнитную ленту звуковых сигналов млекопитающих на территории Монголии (белые точки). Номера около точек соответствуют регистрационным номерам в поисковой базе, хранящейся в личном архиве А.А. Никольского вместе с оцифрованными записями звуковых сигналов, оригинальными и оцифрованными полевыми дневниками. Карту изготовил П.А. Никольский (ГИН РАН)

Fig. 1. Recording points for mammalian sound signals on magnetic tape in Mongolia (white dots). The numbers near the points correspond to the registration numbers in the search database stored in personal archive of A.A. Nikol'skii, along with digitized recordings of sound signals and original and digitized field diaries. The map was prepared by P.A. Nikolsky (GIN RAS).

Неотъемлемой частью Фонотеки являются полевые дневники (рис. 2). В дневниках, помимо вида животных, места и времени записи звуковых сигналов, отображены детали условий записи и вокального поведения животных: двигательные реакции источника сигнала, возраст и пол животного, если они известны, изменения издаваемых животными звуков, воспринимаемые на слух, качество записи, коды регистрации записи и т. п. Все записи привязаны к дневникам, в отсутствие которых большинство из них не имеют научной ценности.

Я поинтересовался у сотрудника одного из институтов Российской академии наук, где экспедиции — рутинная производственная практика, выдают ли дневники для экспедиций в настоящее время. Он ответил, что еще в 1980-е гг. дневники перестали выдавать.

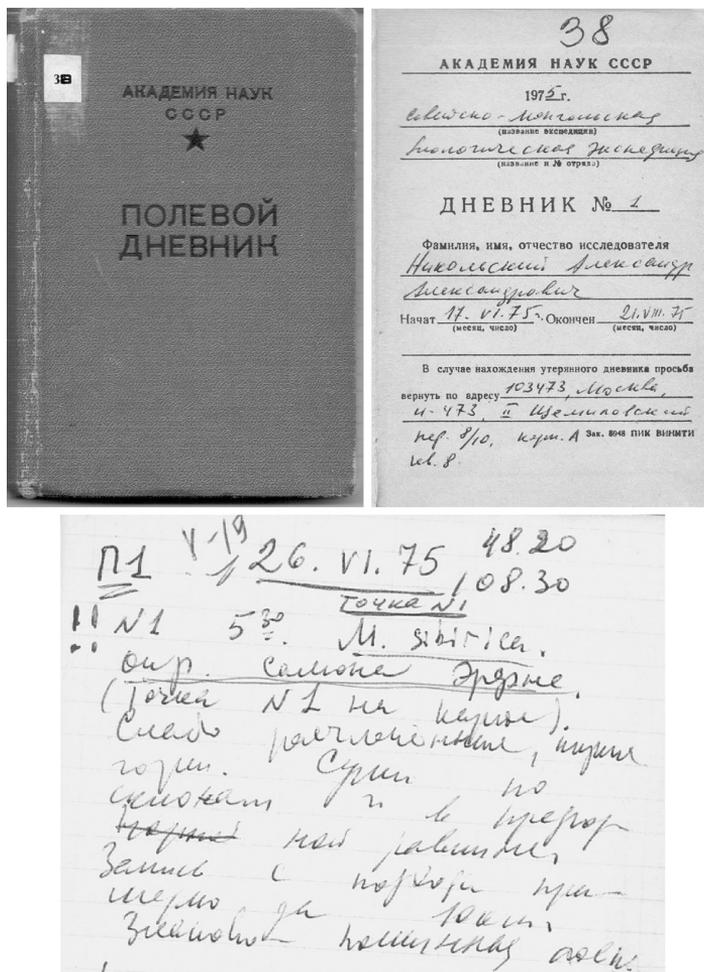


Рис. 2. Обложка, титульный лист (сверху) и первая страница (снизу) полевого дневника.

На титульном листе: «№ 1» — порядковой номер полевого дневника в Экспедиции; «38» — порядковый номер полевого дневника из всех полевых дневников А.А. Никольского.

На первой странице: «П 1» — пленка № 1, порядковый номер катушки с пленкой в текущем году; «N 1» — порядковый номер магнитной записи на катушке; «V-19» — скорость протяжки магнитофона, 19 см/с; «!!» — качество записи отличное; «48.20; 108.30» — географические координаты места записи сигнала (с. ш.; в. д.), считанные с топографической карты

Fig. 2. Cover, title page (top), and first page (bottom) of the field diary.

On the title page: “No. 1” is the serial number of the field diary in the Expedition; “38” is the serial number of the field diary from all of field diaries of A.A. Nikol’skii. On the first page: “П 1” — film N 1, serial number of the film reel for the current year; “N 1” — serial number of the magnetic recording on the reel; “V-19” — tape recorder advance speed, 19 cm/s; “!!” — Excellent recording quality; “48.20; 108.30” — geographic coordinates of the signal recording location (N; E), read from a topographic map

On the first page: “П 1” — film N 1, serial number of the film reel for the current year; “N 1” — serial number of the magnetic recording on the reel; “V-19” — tape recorder advance speed, 19 cm/s; “!!” — Excellent recording quality; “48.20; 108.30” — geographic coordinates of the signal recording location (N; E), read from a topographic map

Фонотека и полевые дневники оцифрованы и включены в поисковую базу данных, которая вместе с оригиналами дневников хранится в личном архиве А.А. Никольского. Оригиналы записей голосов млекопитающих на магнитной ленте хранятся на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ.

Основным предметом исследования изменчивости звуковых сигналов млекопитающих Монголии была таксономическая диагностика. Научный руководитель Экспедиции академик В.Е. Соколов таксономическим исследованиям придавал большое значение, что подтверждается, в частности, его актуальным трудом «Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики», написанным совместно с Виктором Николаевичем Орловым (Соколов, Орлов, 1980). Эта работа основана на результатах многолетних исследований распространения и изменчивости зверей Монголии с использованием как традиционных методов, так и методов цитогенетики. В 1970-е гг. на пике моды В.Н. Орлов стал одним из инициаторов кариосистематики млекопитающих (Орлов, 1974). В то время цитогенетика была так же модна, как в настоящее время молекулярная генетика, накрывшая волной дендрограмм десятки биологических журналов по всему миру.

Существенно, что в контексте связей фауны Монголии с фаунами сопредельных территорий, Монголия — это не «Затерянный мир». За исключением алашанского суслика, остальные 13 видов млекопитающих, чьи звуковые сигналы вошли в Фонотеку, обитают также в России и в Казахстане. Их ареалы являются естественным продолжением в Монголию. Биоакустические задачи, решаемые в Экспедиции, в значительной степени были продолжением работ, начатых на территории Советского Союза еще в 1965 г. (Никольский, 2023). Работа в Экспедиции, реализуя принцип «Природа не имеет границ», позволила завершить некоторые исследования, начатые на территории Советского Союза задолго до Экспедиции.

Учитывая, что страницы журнала «Историко-биологические исследования» адресованы широкой аудитории, я поясню на конкретных примерах, как работает акустическая диагностика.

В биологической литературе традиционно (напр., Tembrock, 1977) для описания звуковых сигналов принято прибегать к визуализации звука. «В информационных системах под *сигналом* понимают *физический процесс*, отображающий (несущий) сообщение» (Дмитриев, 1989, с. 11). Обычно звуковой сигнал «изображают» в форме сонограмм (трехмерных диаграмм, на которых в одних координатах показаны частота, амплитуда и характеристики времени, такие как длительность сигнала, пауза между звуками, ритм следования издаваемых животными звуков) или в форме осциллограмм, на которых отображаются амплитудно-временные характеристики сигналов. Человек воспринимает «видимый звук» как картинку, как зрительный образ, подобно восприятию традиционных в систематике морфологических признаков. В настоящее время существуют доступные программы, легко осваиваемые даже неподготовленным оператором. Как и в случае с морфологическими признаками, визуализация звука может быть дополнена количественными характеристиками с использованием методов статистического оценивания.

На рис. 3 приведены простые, выразительные примеры визуализации звукового предупреждающего об опасности сигнала сусликов и пищух Монголии. В Экспедиции этот сигнал был использован как основная модель, удобная для сбора массового материала. Многие обитатели открытых ландшафтов, характерных для Монголии, с дневной активностью и высокой плотностью населения (сурки,

суслики, пищухи, некоторые полевки и песчанки) предупреждают соседей о появлении наземных или пернатых хищников громкими, обычно часто повторяемыми криками. Человека они воспринимают как наземного хищника. Оператор своим появлением легко провоцирует звуковую реакцию животных, приближаясь к ним с микрофоном в руках на расстояние достаточно близкое, чтобы получить качественную запись сигнала и иметь возможность наблюдать за поведением животных в процессе их вокальной активности, а также за поведением тех животных, которым адресован сигнал.

Характеристики звуковых сигналов млекопитающих экологически и генетически детерминированы. Они выполняют не только специализированную функцию, например предупреждение об опасности, но и кодируют *генетический статус* источника сообщения, что, соответствуя модели географического видообразования, подтверждается видовой спецификой и географической изменчивостью издаваемых животными звуков (напр., Никольский, 1979, 2014; см. рис. 3). В результате крики зверей могут быть успешно использованы в качестве диагностических признаков при решении множества традиционных для зоологии задач. По сути, запись звуковых сигналов в полевых условиях представляет собой *неинвазивный* метод массового сбора коллекционного зоологического материала. В Экспедиции это преимущество было успешно реализовано.

Я обращаю внимание, что такие характеристики звуковых сигналов, как «признак», *объективно* обладают повышенной значимостью по сравнению, например, с морфологическими признаками, традиционно применяемыми в систематике животных. Как сказано выше, в любом звуковом сигнале, независимо от его специализированной функции, закодирована информация о генетическом статусе источника сообщения. Отбор на кодирование информации о генетическом статусе популяций в звуковых сигналах млекопитающих не известен. Партнеры по внутривидовой коммуникации, получатели сигнала, успешно декодируют информацию о генетическом статусе источника сообщения по множеству характеристик звукового сигнала, в которых закодирована информация о статусе источника сообщения: мотивационном, гормональном, половом, возрастном, социальном и т. п. В противном случае внутривидовая коммуникация была бы невозможна. В процессе внутривидовой коммуникации не только по акустическому каналу связи, но и по другим сенсорным каналам (химическому, оптическому) поддерживается генетический гомеостаз, генетически замкнутая система. Генетический гомеостаз понимается как «генетическая инерция, консервативность генофонда» (Майр, 1968, с. 235).

Внутривидовая коммуникация является *объединяющим* механизмом, поддерживающим генетический гомеостаз популяции, отсюда его объективно высокая диагностическая значимость. В процессе коммуникации, декодируя информацию, содержащуюся в сигнале, животные осуществляют «диагностику» источников сообщения на соответствие генетическому статусу популяции. Не в обиду молекулярным генетикам, животные отличают генетически своих не по структуре ядерной или митохондриальной ДНК, а по характеристикам средств коммуникации, в данном случае по характеристикам звуковых сигналов.

Руководитель зоологических исследований Экспедиции академик В.Е. Соколов, понимая перспективу использования звуковых сигналов в целях таксономической диагностики, поощрял полевые биоакустические исследования.

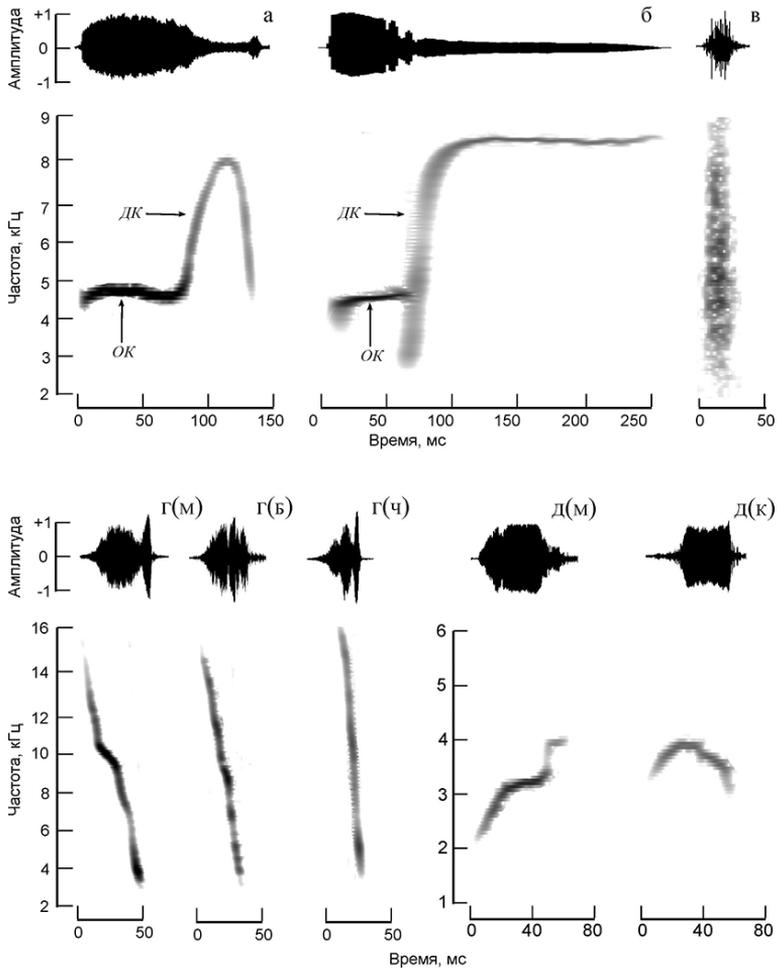


Рис. 3. Характеристики звукового предупреждающего об опасности сигнала. Вверху — осциллограммы в координатах время — амплитуда; внизу — сонограммы, трехмерные спектрограммы в координатах время — частота — амплитуда (амплитуда показана относительной плотностью изображения).

Суслики: а — бледнохвостый; б — алашанский; в — длиннохвостый. ОК — основной компонент сигнала, ДК — дополнительный компонент.

Пищухи: г — даурская, с территории: г(М) — Монголии, г(Б) — Бурятии, г(Ч) — Читинской области; д — монгольская, с территории: д(М) — Монголии, д(К) — Центрального Казахстана

Fig. 3. Alarm call characteristics. Above: oscillograms in time-amplitude coordinates; below: sonograms, three-dimensional spectrograms in time-frequency-amplitude coordinates (amplitude is shown by the relative image density). Ground squirrels: a — pale-tailed; b — Alashansky; c — long-tailed. OK is the main component of the signal, DK is an additional component. Pikas: g — Daurian, from the territory: g (M) — Mongolia, g (B) — Buryatia, g (Ch) — Chita region; d — Mongolian, from the territory: d (M) — Mongolia, d (K) — Central Kazakhstan. In Central Kazakhstan, the material was collected by M.V. Rutovskaya

Возвращаясь к рис. 3, я прокомментирую его основное содержание на примере традиционно изучаемых форм изменчивости, таких как видовая специфика и географическая изменчивость. И покажу, что в качестве диагностических признаков можно успешно использовать визуализацию звука. Видимый звук позволяет в наглядной и доступной для зрительного восприятия форме проводить диагностику генетического статуса животных. Например, спектральные характеристики сигнала сусликов различаются абсолютно (рис. 3). У бледнохвостого (рис. 3а) и алашанского (рис. 3б) сусликов спектр сигнала гармонический, содержит по два компонента (основной и дополнительный), но оба компонента сильно различаются у видов сусликов характеристиками частотной модуляции (ЧМ).

У длиннохвостого суслика (рис. 3в), в отличие от двух предыдущих видов, спектр сигнала не гармонический, а шумовой. Спектр заполнен шумом в широком диапазоне частот, от 2 до 9 кГц (как показано на рис. 3в), а у некоторых особей — до 16 кГц.

Амплитудно-временные характеристики сигнала (осциллограммы) также различаются между видами (рис. 3а, б, в), но они менее пригодны для целей диагностики по сравнению со спектральными характеристиками. Информативность осциллограмм сильно зависит от разрешения по времени.

На примере пищух удобно показать как видовую специфику, так и географическую изменчивость сигнала. Спектральные характеристики сигнала даурской пищухи (рис. 3г) сильно отличаются от спектральных характеристик сигнала монгольской пищухи (рис. 3д) глубокой модуляцией частоты: за менее чем 50 мс частота стремительно падает с 16–15 кГц до 3 кГц. В сигнале монгольской пищухи (рис. 3д) частота меняется медленно, а весь спектр занимает относительно узкий диапазон частот, 2–4 кГц.

У обоих видов пищух обнаружена географическая изменчивость сигнала. Характеристика ЧМ сигнала даурской пищухи с территории Монголии (рис. 3г (М)) имеет более сложную форму по сравнению с характеристикой ЧМ сигналов популяций, населяющих Бурятию (рис. 3г (Б)) и Читинскую область (рис. 3г (Ч)). Еще более выражена географическая изменчивость характеристик сигнала у монгольской пищухи. В сигнале монгольской пищухи с территории Монголии (рис. 3д (М)) частота нарастает с 2 до 4 кГц. В сигнале монгольской пищухи, населяющей Центральный Казахстан (рис. 3г (К)), характеристика ЧМ имеет форму, близкую к параболе, с направленной вверх вершиной, в узком диапазоне частот, 3–4 кГц.

Но, как сказано выше, для целей сравнительного анализа используется не только «картинка», зрительный образ сигнала, но и количественные значения его характеристик (частота, время, амплитуда) с последующим статистическим оцениванием параметров (напр., Никольский и др., 1979; Никольский, 2003; Nikol'skii, 2014).

Одно из главных преимуществ Экспедиции — это возможность перемещаться по всей огромной территории Монголии, что позволяет решать многие задачи, например, проводить анализ географической изменчивости животных. Основным транспортом Экспедиции были машины повышенной проходимости ГАЗ-66, которыми управляли настоящие асы, водители высочайшей квалификации из Автобазы АН СССР. В результате по большинству исследованных видов млекопитающих собран репрезентативный материал, позволивший с достаточной полнотой исследовать изменчивость звуковых сигналов. В качестве примера возможностей Экспедиции я привожу карту районов записи сигнала монгольского сурка на тер-

ритории Монголии и Советского Союза (рис. 4). На территории Советского Союза материал собран вне Экспедиции. Регионы, дополняя друг друга, включают большую часть ареала монгольского сурка.

С использованием материала, собранного в Экспедиции и на сопредельной территории Советского Союза (рис. 4), успешно, с оценкой «отлично» и с рекомендацией «в печать», защищена магистерская диссертация (Комарова, 2013) на экологическом факультете Российского университета дружбы народов. Диссертация посвящена географической изменчивости звукового сигнала монгольского сурка в контексте формирования видового ареала. К сожалению, в силу личных обстоятельств автора диссертации, материалы выпускной квалификационной работы до настоящего времени не опубликованы.

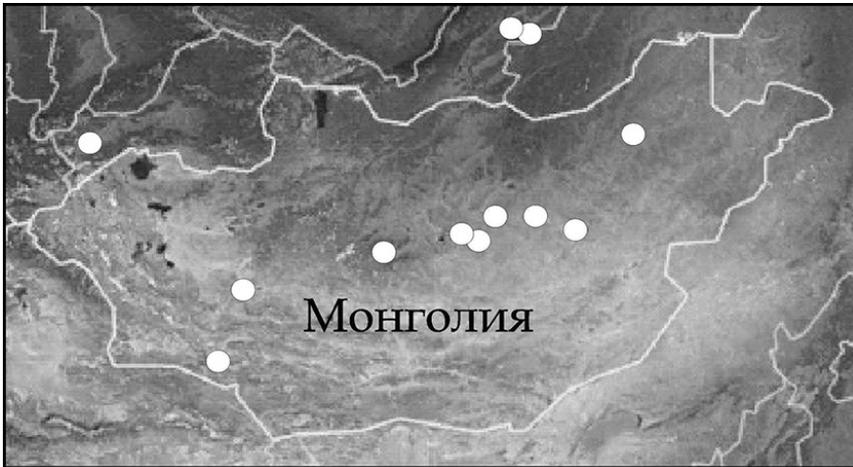


Рис. 4. Районы записи (белые точки) звукового предупреждающего об опасности сигнала монгольского сурка на территории Монголии и Советского Союза

Fig. 4. Recording areas (white dots) of the Mongolian marmot's alarm call in Mongolia and the Soviet Union

Другой пример успешного использования возможностей экспедиции. В 1975 г. была специально организована поездка за голосами алашанских сусликов со стационара Тэвшрулэх в Хангае на юг Монголии в Южно-Гобийский аймак, к горам Гурван-Сайхан-Уул. В этой поездке удалось собрать большую серию записей сигнала алашанского суслика и по дороге записать сигналы еще трех видов млекопитающих. Дорога в один конец составляла более 500 км с пересечением нескольких природных зон.

Записи звукового сигнала алашанского суслика уникальны как объект зоологической коллекции. Хребет Гурван-Сайхан-Уул — это северный предел распространения алашанского суслика, а весь его ареал, большая часть которого находится в Китае, в провинции Ганьсю и во Внутренней Монголии, является юго-восточным пределом распространения рода Суслики, *Spermophilus*.

Значительную музейную, коллекционную ценность представляют также записи сигнала большой песчанки, сделанные в 1987 г. в «оазисе» саксаулового леса в Южно-Гобийском аймаке в окрестностях сомона Баян-Дзаг, в предгорьях

Гобийского Алтая. Записаны голоса 13 особей. Ареал большой песчанки занимает несколько изолированных пустынных регионов (Павлинов и др., 1990, с. 330). В одном из таких изолятов работал териологический отряд Экспедиции с соответствующим оборудованием, позволившем записать голоса больших песчанок. Но еще раньше, в 1960-е гг., была собрана представительная коллекция звукового сигнала большой песчанки в другом изолированном участке ее ареала — в Северном Приаралье, в Приаральских Каракумах (Никольский, 2023). Расстояние между монгольской и казахстанской популяциями не менее 4 000 км. Таким образом, мы располагаем уникальным материалом для анализа внутривидовой дивергенции кодирования генетического статуса пространственно сильно разобщенных популяций.

Значительную коллекционную ценность представляют также брачные крики (рев) самцов благородного оленя, записанные в 1977 г. в Хэнтэе, в заповеднике Богдо-Ула (28 особей). На огромном пространстве Северной Евразии от Шотландии до Дальнего Востока олени образуют множество подвидов, хорошо различимых по строению рогов (Гептнер, Насимович, Банников, 1961), и, как оказалось, по характеристикам рева (Никольский и др., 1979; Никольский, 1984). Не меньшую ценность представляют исследования ситуативных изменений рева, посредством которых самцы кодируют изменение мотивационного и гормонального статуса в период размножения.

Большие трудности вызывала диагностика восточных подвидов оленей, марала (*C. e. sibiricus*) и изюбря (*C. e. xanthopygus*). Многочисленная серия (почти 30 особей) магнитных записей рева, собранная в Монголии, сыграла ключевую роль в акустической диагностике восточных популяций (Никольский, 1986; Nikol'skii et al., 1987). Это тот случай, когда материал, собранный в Экспедиции, дополнил материал, собранный ранее в других регионах, тем самым способствуя успешному решению задач, сформулированных задолго до Экспедиции.

Одним из практических приложений акустической диагностики стало обнаружение и картографирование совместного поселения даурской и монгольской пищух (Nicol'skii et al., 1989). У этих видов абсолютно различаются характеристики как предупреждающего об опасности сигнала (рис. 3), так и песни, ритмически организованной последовательности звуков, посредством которой самцы кодируют информацию о своем высоком гормональном статусе (Никольский, 2023). Совместное поселение этих двух видов зайцеобразных мы нашли в долине Ёлын-Ам в Гобийском Алтае. Приятно отметить, что работа, выполненная в Экспедиции почти 40 лет назад, не потеряла актуальности. Буквально сегодня я обнаружил на нее ссылку, подтверждающую правильность наших наблюдений биотопических предпочтений пищух Монголии (Борисова и др., 2025).

Эта работа (Nicol'skii et al., 1989), выполненная коллективом авторов, — один из многих характерных для Экспедиции примеров междисциплинарного и международного сотрудничества. Кроме меня, зоолога, сотрудника Московского университета, в ней приняли участие биолог, профессор Университета Братиславы (Словакия) Йозеф Дуга (Jozef Duha) и монгольский аспирант-зоолог Егуджин Сухбат (Ehuyagijin Sukhbat). Монгольские студенты и аспиранты регулярно проходили практику на стационарах и на маршрутах Экспедиции. Они приобретали не только опыт и знания, передаваемые специалистами высокой квалификации, но для них это была и хорошая практика русского языка, который в те годы был востребован в науке в гораздо большей степени, чем сейчас.

Вторичные межвидовые контакты — это всегда перспективная находка для популяционной генетики, прежде всего для исследования межвидовой гибридизации. Так, на Монгольском Алтае мы обнаружили совместное поселение серого и монгольского сурков. Изменчивость звукового сигнала позволила предположить гибридизацию между этими двумя хорошо различимыми видами (Формозов, Никольский, 1986).

Спустя много лет Олег Владимирович Брандлер (ИБР им. Н.К. Кольцова РАН) инициировал и на базе Экспедиции выполнил с коллегами детальное исследование межвидовых взаимоотношений серого и монгольского сурков в зоне вторичного контакта. При анализе изменчивости популяций были использованы как биоакустическая диагностика (Brandler et al., 2010), так и биоакустическая диагностика, дополненная методами молекулярной генетики (Brandler et al., 2021). Эти исследования Олега Владимировича я отношу к классике популяционной генетики.

В 2011 г. мне посчастливилось работать в Монголии в рамках Экспедиции в составе группы, которую возглавлял О.В. Брандлер. Благодаря высочайшей квалификации Олега Владимировича как генетика и опыту полевых исследований с использованием разнообразных методик группе удалось собрать материал, который был обработан и опубликован в высокорейтинговых изданиях (например, Комарова и др., 2014; Brandler et al., 2021).

Результаты биоакустических исследований, выполненных в Экспедиции, использованы также для решения задач, связанных с помехозащищенностью передаваемых сообщений в специфических условиях акустического канала связи. Например, в условиях постоянно низкой относительной влажности воздуха или при распространении сигнала в норах.

Так, частота предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки, обитателя аридных пустынь, оказалась в 3 раза ниже ожидаемой, исходя из размера животного: около 2 кГц вместо ожидаемых 6–7 кГц (Никольский, 1984, 1992; Wallschläger, Nikol'skij, 1985). Известно, что при низкой относительной влажности воздуха высокие частоты затухают быстрее низких частот (Ingard, 1953). Если бы песчанки кричали на «своей» частоте, соседи, которым адресован сигнал, их бы не слышали. Но большая песчанка, в отличие от большинства обладателей предупреждающего сигнала (сусликов, например), кричит с закрытым ртом. Используя резонансные свойства ротовой полости, она понижает частоту сигнала (Nicol'skii, 2014) до оптимального значения, позволяющего этому маленькому, величиной с крысу зверьку распространять сигнал на десятки метров.

Звуковой предупреждающий об опасности сигнал адресован не только соседям, которые находятся на поверхности, но и тем, кто скрывается в норах: выходя из нор, они могут стать жертвой пернатых или наземных хищников. Однако физические условия распространения звука в открытом пространстве и в норах сильно различаются. Норы, как аналог цилиндрической трубы с бесконечным фланцем (поверхность земли), обладают так называемым радиальным резонансом, спектральные свойства которого определяются радиусом трубы (Скучик, 1976), в нашем случае — радиусом норового тоннеля. Анализ сигнала населяющих Монголию сурков (серого и монгольского) показал наличие в их спектре низкочастотного компонента, совпадающего с частотой радиального резонанса нор. Эффективность низкочастотного компонента в распространении звукового сообщения была экспериментально подтверждена на примере сигнала степного сурка (Nicol'skii, Vinogradov, 2000), кото-

рый также содержит низкочастотный компонент. Более того, у монгольского сурка, широко распространенного почти по всей Монголии, сигнал еще и осложнен амплитудной модуляцией, которая, являясь источником боковых частот, так же как и низкочастотный компонент, облегчает распространение сигнала в норах (Nicol'skii et al., 2015).

На рис. 5 изображена амплитудно-временная характеристика (осциллограмма) предупреждающего об опасности сигнала монгольского сурка, с хорошо выраженной амплитудной модуляцией. Это первый из всех биоакустических сборов в Экспедиции (рис. 2). Глубокая амплитудная модуляция (АМ) занимает значительную часть сигнала, при этом модулирован как низкочастотный (НЧ), так и высокочастотный (ВЧ) компонент. Все вместе подтверждает, что сигнал хорошо оснащен для успешного распространения как на поверхности, за пределами норы, так и в норах. Данная запись, получившая за качество оценку «отлично» (рис. 2), сделана на расстоянии около 100 м от кричащего зверя.

Результаты полевых биоакустических исследований, выполненных в составе Экспедиции, опубликованы во множестве научных изданий, включая монографии, и вошли в список трудов Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, изданный в 2020 г. (Дорофеев, Бажа, 2020).

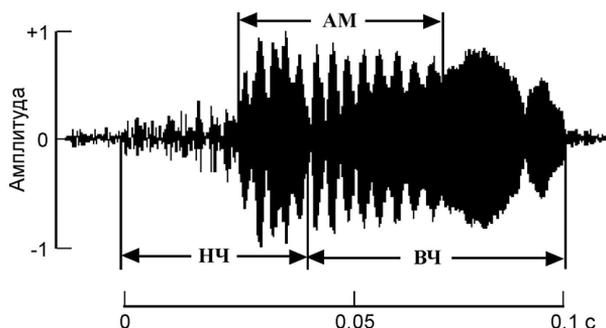


Рис. 5. Амплитудно-временная характеристика (осциллограмма) предупреждающего об опасности сигнала монгольского сурка. АМ — амплитудная модуляция; НЧ — низкочастотный компонент; ВЧ — высокочастотный компонент

Fig. 5. The amplitude-time characteristic (oscillogram) of the Mongolian marmot alarm call. AM — amplitude modulation; НЧ — low-frequency component; ВЧ — high-frequency component

В заключение я обращаю внимание, что коллекция звуковых сигналов животных, собранная в полевых условиях, как и любая зоологическая коллекция, не имеет срока давности. Это в полной мере относится и к коллекции звуковых сигналов млекопитающих, собранных в Экспедиции. Фонотека может быть использована неограниченно долго для решения множества как традиционных для зоологии задач, так и специальных проблем биоакустики, таких, например, как помехозащищенность сообщений, передаваемых по акустическому каналу связи, или кодирование информации о статусе источника сигнала, например о его генетическом статусе.

Успешности сохранения Фонотеки способствуют современные цифровые технологии, которых мы были лишены, когда Экспедиция начинала свою работу. Когда пишутся эти строки, июнь 2025 г., исполняется 50 лет с начала биоакустических исследований в Экспедиции (рис. 2). В связи с этой знаменательной датой

интересно обратить внимание на то, что современные цифровые технологии не только продлевают жизнь Фонотеки, но и открывают перед нами и другие возможности. Теперь мы можем хранить Фонотеку неограниченно долго, тиражировать ее, совершенствовать методы анализа характеристик звуковых сигналов животных, транслировать записи в полевых экспериментах (Nesterova, 1996). В настоящее время Фонотека, созданная в Экспедиции, хранится не только в аналоговой форме (на магнитной ленте), но и в цифровой, причем в нескольких копиях.

Небольшой комментарий к рис. 5, как к иллюстрации исторического феномена, в котором переплетаются многие события. Осциллограмма на рис. 5 — это изображение колебательного процесса, который был произведен полвека назад зверем, обитавшим в центре Азии, длился всего 1/10 секунды и сохранен благодаря знанию, накопленному многими поколениями специалистов из многих стран мира.

В настоящее время работа Экспедиции продолжается, но пик успешности она прошла в 1970–1980-е гг.

Благодарности

Я благодарю Романа Алексеевича Фандо за предложение опубликовать малоизвестные факты о совместных советско-монгольских исследованиях и Елену Александровну Ванисову за помощь в процессе работы над рукописью.

Литература

Борисова Н.Г., Старков А.И., Попов С.В., Ербаева М.А. Характеристики местообитаний даурской пищухи в Юго-Западном Забайкалье // Сибирский экологический журнал. 2025. Т. 32. № 2. С. 247–260.

Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа, 1961. 776 с.

Дмитриев В.И. Прикладная теория информации. М.: Высшая школа, 1989. 320 с.

Дорофеев Н.И., Бажа С.Н. Библиография научных трудов по результатам исследований СРМКБЭ РАН и АНМ (1970–1994 гг.). Ярославль: Филигрань, 2020. 363 с. (Биологические ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции; Т. 67).

Комарова С.Э. Географическая изменчивость звукового сигнала монгольского (*Marmota sibirica*) и серого (*Marmota baibacina*) сурков: магистерская диссертация по направлению 022000 — Экология и природопользование. РУДН, М., 2013. 52 с.

Комарова С.Э., Формозов Н.А., Брандлер О.В., Никольский А.А. Необычное использование двух типов предупреждающего сигнала длиннохвостым сусликом (*Rodentia*, *Sciuridae*, *Spermophilus undulatus*) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 7. С. 901–905.

Наумов Н.П. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журнал общей биологии. 1971. Т. 32. № 6. С. 651–666.

Никольский А.А. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, *Sciuridae*) Евразии // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. № 8. С. 1183–1194.

Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 199 с.

Никольский А.А. Акустическая диагностика оленей, населяющих заповедник Богдо-Ула // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. междунар. конф. М.: Наука, 1986. С. 174–175.

Никольский А.А. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1992. 120 с.

Никольский А.А. Полиномиальные модели звуковых сигналов животных // Доклады Академии наук. 2003. Т. 388. № 4. С. 568–570.

Никольский А.А. Видовая специфика и географическая изменчивость звукового сигнала сурков (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia) Евразии // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 8. С. 1026–1043.

Никольский А.А. Акустическая коммуникация млекопитающих: опыт полевых исследований. М.: ЛЕНАНД, 2023. 208 с.

Никольский А.А., Переладова О.Б., Рутовская М.В., Формозов Н.А. Географическая изменчивость признаков брачного крика самцов настоящих оленей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 46–55.

Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих: Цитогенетические методы в систематике млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.

Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потанова Е.Г. Песчанки мировой фауны. М.: Наука, 1990. 368 с.

Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. междунар. конф. / Редкол.: Л.Г. Бязров (отв. ред.) и др. М.: Наука, 1986. 223 с.

Скучик Е. Основы акустики. М.: Мир. 1976. Т. I. 519 с.; Т II. 543 с.

Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973. 487 с.

Соколов В.Е., Зенкевич Э.П. Основные задачи исследования химической коммуникации млекопитающих // Химическая коммуникация млекопитающих. Теория и практика. М.: Наука, 1986. С. 213–219.

Соколов В.Е., Орлов В.Н. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1980. 351 с.

Соколов В.Е., Приходько В.И. Маркировочное поведение самцов кабарги (*Moschus moschiferus*) при мечении хвостовой железой и функция пахучих желез // Феромоны и поведение. М.: Наука, 1982. С. 201–218.

Соколов В.Е., Рожнов В.В. Территориальность, агрессивность и маркировка у куных (Mustelidae) // Млекопитающие (Исследования по фауне Советского Союза) / Под ред. О.Л. Россолимо. М.: МГУ, 1979. С. 163–214 (Сборник трудов Зоологического музея МГУ; Т. 18).

Структура и научные результаты деятельности СРМКБЭ РАН И АНМ / Отв. ред. А.В. Суоров, Я. Адыя. Улаанбаатар: РАН, АН Монголии, 2019. 242 с.

Формозов Н.А., Никольский А.А. Звуковые сигналы серого сурка и тарбагана в зоне симпатрии // Вестник МГУ. Серия 16. Биология. 1986. № 3. С. 41–44.

Brandler O.V., Kapustina S.Yu., Nikol'skii A.A., Kolesnikov V.V., Badmaev B.B., Adiya Y. A study of hybridization between *Marmota baibacina* and *M. sibirica* in their secondary contact zone in Mongolian Altai // Frontiers in Ecology and Evolution. 2021. Vol. 9. Article 555341. 07 June 2021. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.555341>

Brandler O.V., Nikol'skii A.A., Kolesnikov V.V. Spatial distribution of *Marmota baibacina* and *M. sibirica* (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia) in a zone of sympatry in Mongolian Altai: Bioacoustic analysis // Biology Bulletin. 2010. Vol. 37. № 3. P. 321–325.

Ingard U. A review of the influence of meteorological conditions on sound propagation // The Journal of the Acoustical Society of America. 1953. Vol. 25. P. 405–411.

Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1963. 797 p.

Nesterova N.L. Age-dependent alarm behaviour and response to alarm call in bobac marmots (*Marmota bobac* Müll.) // Biodiversité chez les Marmottes/Biodiversity in Marmots. M. Le Berre,

R. Ramousse, L. Le Guelte (Eds.). Moscow, Lyon: International Network on Marmots, 1996. P. 181–186.

Nikol'skii A.A. Vocalization with the mouth closed as a mechanism of generation of the low-frequency sound signal in great gerbil (Mammalia, Rodentia) // *Doklady Biological Sciences*. 2014. Vol. 455. P. 109–112.

Nikol'skii A.A., Vinogradov N.S. Burrows of Mammals as acoustic devices: A study of the bobac burrow as an example // *Doklady Biological Sciences*. 2000. Vol. 374. P. 509–513.

Nikol'skii A.A., Wang Chi, Vanisova E.A., Lisitsyna T.Yu. Amplitude modulation as a source of low frequency facilitating the propagation of marmot (Mammalia, Rodentia) vocal signals in burrows // *Doklady Biological Sciences*. 2015. Vol. 463. P. 193–199.

Nikolskii A.A., Duha J., Sukhbat E. Joint settlement of Daurian (*Ochotona daurica* Pallas, 1776) and Mongolian (*Ochotona pallasii* Gray, 1867) pikas: acoustical diagnostics // *Biologia* (Bratislava). 1989. Rocnik 44. № 6. P. 585–592.

Nikolskii A.A., Janina I.Yu., Frommolt K.-H. Akustische Diagnostik der Unterartzugehörigkeit der Rothirsche (*Cervus elaphus*, Cervidae, Artiodactyla) Transbaicaliens // *Zoologischer Anzeiger*. 1987. Bd. 219. Hf. 1/2. S. 25–32.

Tembrock G. Tierstimmenforschung. (Die Neue Brehm-Bücherei 250). Wittenberg Lutherstadt, 1977. 240 s.

Wallschläger D., Nikolskij A. Ökologische Einpassung der Lautgebung von Vögeln und Säugetieren in die Bedingungen zentralasiatischer Wüsten und Halbwüsten // *Acta Ornithoecologica*. 1985. Bd. 1. Hf. 1. S. 57–73.

Bioacoustic research of mammals in the Joint Soviet-Mongolian Complex Biological Expedition of the USSR Academy of sciences (1970–1980s)

ALEXANDER A. NIKOL'SKII

S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; bobak@list.ru

The history of the field bioacoustics studies of mammals as part of the Joint Soviet-Mongolian Complex Biological Expedition of the USSR and Mongolian People's Republic Academies of Sciences in the 1970s and 1980s from the Soviet side is discussed. Joint Russian-Mongolian biological expedition of the Russian and Mongolian Academies of Sciences. The expedition was established on June 2, 1969 on the basis of the decree of the Presidium of the USSR Academy of Sciences. The first scientific leader of the Expedition was the geographer of plants, Academician Evgeny Mikhailovich Lavrenko (1900–1987), an employee of the Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences in Leningrad; he also led the botanical research in the Expedition. Since 1975, the Expedition plans have included comprehensive zoological research, which was initiated and led by Academician Vladimir Evgenievich Sokolov (1928–1998), Director of the Severtsov Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals of the USSR Academy of Sciences in Moscow. With the support of Academician V.E. Sokolov, the Expedition conducted field bioacoustics studies of mammals. The main research technique is recording on magnetic tape the sound signals of mammals in their natural habitat. During the 5 field seasons (1975–1978, 1987) of the Expedition's work in many regions of Mongolia, the voices of 14 species of animals were recorded on magnetic tape, representing orders: Rodents (marmots, ground squirrels, gerbils, voles), Hares (pikas), Ungulates

(red deer). The specialization of vocal activity of animals, species specificity, geographical variability, noise immunity of mammalian sound signals, encoding of information about the motivational status of the signal source are investigated. The results of field bioacoustics research have been published in many scientific publications, including monographs. Magnetic recordings of animal voices collected during the Expedition are kept at the Department of Vertebrate Zoology of Lomonosov Moscow State University.

Keywords: Joint Soviet-Mongolian Integrated Biological Expedition of the USSR Academy of Sciences, Mongolia, mammals, field bioacoustics, species specificity, geographical variability.

References

- Borisova, N.G., Starkov, A.I., Popov, S.V., Erbajeva, M.A. (2025). Kharakteristiki mestoobitanii daurskoi pishchukhi v Yugo-Zapadnom Zabaikal'e [Features of the Daurian pika habitats in Southwestern Transbaikalia]. *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal*, 32(2), 247–260 (in Russian).
- Brandler, O.V., Kapustina, S.Yu., Nikolsky, A.A., Kolesnikov, V.V., Badmaev, B.B., Adiya, Y. (2021). A study of hybridization between *Marmota baibacina* and *M. sibirica* in their secondary contact zone in Mongolian Altai. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 555341. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.555341>
- Brandler, O.V., Nikolsky, A.A., Kolesnikov, V.V. (2010). Spatial distribution of *Marmota baibacina* and *M. sibirica* (Marmota, Sciuridae, Rodentia) in a zone of sympatry in Mongolian Altai: Bioacoustic analysis. *Biology Bulletin*, 37(3), 321–325.
- Dmitriev, V.I. (1989). *Prikladnaya teoriya informatsii* [Applied Information Theory]. Moscow: Vysshaya shkola (in Russian).
- Dorofeiuk, N.I., Bazha, S.N. (2020). *Bibliografiya nauchnykh trudov po rezul'tatam issledovaniy Sovmestnoi Rossiisko-Mongol'skoi kompleksnoi biologicheskoi ekspeditsii Rossiiskoi akademii nauk i Akademii nauk Mongolii (1970–1994 gg.)* [Bibliography of scientific papers based on the results of research by the Joint Russian–Mongolian Complex Biological Expedition of the Russian Academy of Sciences and the Mongolian Academy of Sciences (1970–1994)]. Yaroslavl: Filigran'. (*Biologicheskie resursy i prirodnye usloviya Mongolii: Trudy Sovmestnoi Rossiisko-Mongol'skoi kompleksnoi biologicheskoi ekspeditsii*; Vol. 67) (in Russian).
- Formozov, N.A., Nikolsky, A.A. (1986). Zvukovye signaly serogo surka i tarbagan v zone simpatrii [Sound signals of the grey marmot and the tarbagan in the zone of sympatry]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya*, 3, 41–44 (in Russian).
- Geptner, V.G., Nasimovich, A.A., Bannikov, A.G. (1961). *Mlekopitayushchie Sovetskogo Soyuz. Vol. 1. Parnokopytnye i neparnokopytnye* [Mammals of the Soviet Union. Vol. 1. Even-toed and odd-toed ungulates]. Moscow: Vysshaya shkola (in Russian).
- Ingard, U. (1953). A review of the influence of meteorological conditions on sound propagation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 25, 405–411.
- Komarova, S.E. (2013). *Geograficheskaya izmenchivost' zvukovogo signala mongol'skogo (Marmota sibirica) i serogo (Marmota baibacina) surkov* [Geographical variability of the alarm call of Mongolian (*Marmota sibirica*) and grey (*Marmota baibacina*) marmots]. Master's thesis. Moscow: RUDN University (in Russian).
- Komarova, S.E., Formozov, N.A., Brandler, O.V., Nikolsky, A.A. (2014). Neobychnoe ispol'zovanie dvukh tipov preduprezhdayushchego signala dlinnohvostym suslikom (*Spermophilus undulatus*, Rodentia, Sciuridae) [Unusual use of two types of alarm calls by the long-tailed ground squirrel]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 93(7), 901–905 (in Russian).
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- Naumov, N.P. (1971). Urovni organizatsii zhivoi materii i populyatsionnaya biologiya [Structural levels of living matter and population biology]. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 32(6), 651–666 (in Russian).
- Nesterova, N.L. (1996). Age-dependent alarm behaviour and response to alarm call in bobac marmots (*Marmota bobac* Müll.). In M. Le Berre, R. Ramousse, L. Le Guelte (Eds.), *Biodiversité chez les Marmottes / Biodiversity in Marmots* (pp. 181–186). Moscow, Lyon: International Network on Marmots.
- Nikolsky, A.A. (1979). Vidovaya spetsifika preduprezhdayushchego ob opasnosti signala suslikov (*Citellus*, Sciuridae) Evrazii [Species specificity of alarm calls of ground squirrels of Eurasia]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 58(8), 1183–1194 (in Russian).
- Nikolsky, A.A. (1984). *Zvukovye signaly mlekopitayushchikh v evolyutsionnom protsesse* [Sound signals of mammals in the evolutionary process]. Moscow: Nauka (in Russian).

- Nikolsky, A.A. (1986). Akusticheskaya diagnostika oleney, nasel'yayushchikh zapovednik Bogdo-Ula [Acoustic diagnostics of deer inhabiting the Bogdo-Ula nature reserve]. In *Prirodnye usloviya i biologicheskoe resursy Mongol'skoi Narodnoi Respubliki: Tezisy dokladov mezhdunarodnoi konferentsii* (pp. 174–175). Moscow: Nauka (in Russian).
- Nikolsky, A.A. (1992). *Ekologicheskaya bioakustika mlekopitayushchikh* [Ecological bioacoustics of mammals]. Moscow: Moscow State University Press (in Russian).
- Nikolsky, A.A. (2003). Polinomial'nye modeli zvukovykh signalov zhivotnykh [Polynomial models of animal sound signals]. *Doklady Akademii Nauk*, 388(4), 568–570 (in Russian).
- Nikolsky, A.A. (2014). Vidovaya spetsifika i geograficheskaya izmenchivost' zvukovogo signala surkov (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia) Evrazii [Species specificity and geographical variation of Eurasian marmots' alarm calls]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 93(8), 1026–1043 (in Russian).
- Nikolsky, A.A. (2014). Vocalization with the mouth closed as a mechanism of generation of low-frequency sound signals in the great gerbil. *Doklady Biological Sciences*, 455, 109–112.
- Nikolsky, A.A. (2023). *Akusticheskaya kommunikatsiya mlekopitayushchikh: opyt polevykh issledovaniy* [Acoustic communication in mammals: experience of field research]. Moscow: LENAND (in Russian).
- Nikolsky, A.A., Vinogradov, N.S. (2000). Burrows of mammals as acoustic devices: A study of the bobac burrow as an example. *Doklady Biological Sciences*, 374, 509–513.
- Nikolsky, A.A., Wang Chi, Vanisova, E.A., Lisitsyna, T.Yu. (2015). Amplitude modulation as a source of low frequency facilitating the propagation of marmot vocal signals in burrows. *Doklady Biological Sciences*, 463, 193–199.
- Nikolskii, A.A., Duha, J., Sukhbat, E. (1989). Joint settlement of Daurian (*Ochotona daurica* Pallas, 1776) and Mongolian (*Ochotona pallasi* Gray, 1867) pikas: Acoustical diagnostics. *Biologia (Bratislava)*, 44(6), 585–592.
- Nikolskii, A.A., Janina, I.Yu., Frommolt, K.-H. (1987). Akustische Diagnostik der Unterartzugehörigkeit der Rothirsche (*Cervus elaphus*, Cervidae, Artiodactyla) Transbaikaliens. *Zoologischer Anzeiger*, 219(1–2), 25–32.
- Nikolskii, A.A., Pereladova, O.B., Rutovskaya, M.V., Formozov, N.A. (1979). Geograficheskaya izmenchivost' priznakov brachnogo krika samtsov nastoyashchikh oleney (*Cervus elaphus* L.) [Geographical variability of rut calls in males of true deer]. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii*, 84(6), 46–55 (in Russian).
- Orlov, V.N. (1974). *Kariosistematika mlekopitayushchikh: Tsitogeneticheskie metody v sistematike mlekopitayushchikh* [Karyosystematics of mammals: Cytogenetic methods in mammalian taxonomy]. Moscow: Nauka (in Russian).
- Pavlinov, I.Ya., Dubrovsky, Yu.A., Rossolimo, O.L., Potapova, E.G. (1990). *Peschanki mirovoi fauny* [Gerbils of the world fauna]. Moscow: Nauka (in Russian).
- Prirodnye usloviya i biologicheskoe resursy Mongol'skoi Narodnoi Respubliki* (1986). Tezisy dokladov mezhdunarodnoi konferentsii [Abstracts of the international conference]. Moscow: Nauka (in Russian).
- Skuchik, E. (1976). *Osnovy akustiki* [Fundamentals of acoustics]. Moscow: Mir, Vols. I–II (in Russian).
- Sokolov, V.E. (1973). *Kozhnyi pokrov mlekopitayushchikh* [Skin of mammals]. Moscow: Nauka (in Russian).
- Sokolov, V.E., Orlov, V.N. (1980). *Opredelitel' mlekopitayushchikh Mongol'skoi Narodnoi Respubliki* [Identification guide to mammals of the Mongolian People's Republic]. Moscow: Nauka (in Russian).
- Sokolov, V.E., Prihodko, V.I. (1982). Markirovochnoe povedenie samtsov kabargi (*Moschus moschiferus*) pri mechenii khvostovoi zhelezoi i funktsiya pakhuchikh zhelez [Marking behaviour of male musk deer]. In *Feromony i povedenie* [Pheromones and behaviour] (pp. 201–218). Moscow: Nauka (in Russian).
- Sokolov, V.E., Rozhnov, V.V. (1979). Territorial'nost', agressivnost' i markirovka u kun'ikh (Mustelidae) [Territoriality, aggression and marking in mustelids]. In O.L. Rossolimo (Ed.), *Mlekopitayushchie (Issledovaniya po faune Sovetskogo Soyuza)* (pp. 163–214). Moscow: Moscow State University Press (in Russian).
- Sokolov, V.E., Zenkevich, E.P. (1986). Osnovnye zadachi issledovaniya khimicheskoi kommunikatsii mlekopitayushchikh [Main objectives of the study of chemical communication in mammals]. In *Khimicheskaya kommunikatsiya mlekopitayushchikh. Teoriya i praktika* (pp. 213–219). Moscow: Nauka (in Russian).
- Struktura i nauchnye rezul'taty deyatelnosti Sovmestnoi Rossiisko-Mongol'skoi kompleksnoi biologicheskoi ekspeditsii (2019) [Structure and scientific results of the Joint Russian–Mongolian Complex Biological Expedition]. A.V. Surov, Ya. Adyaa (Eds.). Ulaanbaatar: Russian Academy of Sciences; Mongolian Academy of Sciences (in Russian).
- Tembrock, G. (1977). *Tierstimmenforschung. (Die Neue Brehm-Bücherei 250)*. Wittenberg Lutherstadt, 240 s. (in German).
- Wallschlaeger, D., Nikolsky, A. (1985). Oekologische Einpassung der Lautgebung von Voegeln und Säugetieren in die Bedingungen zentralasiatischer Wüsten und Halbwüsten. *Acta Ornithoecologica*, 1(1), 57–73 (in German).