

Рус. УДК 599.323:591.582

Акустическая сигнализация у мышевидных грызунов при половом поведении

Рутовская Марина Владимировна

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия; desmana@yandex.ru

Аннотация

Обзор литературы. Распознавательная концепция видообразования, в отличие от биологической, придает особое значение не механизмам изоляции, а механизмам интеграции особей одного вида (Paterson, 1985). Существенное значение в этой концепции придается наличию видоспецифической системы распознавания половых партнеров, обеспечивающей формирование популяции скрещивающихся особей, репродуктивно изолированной от популяций других видов. Акустическая коммуникация для мышевидных грызунов – наиболее мелких представителей млекопитающих, для которых даже травянистый покров образует закрытый биотоп, может играть важную роль в формировании видоспецифической системы распознавания. Для мышевидных грызунов в половом поведении были описаны ультразвуковые сигналы самцов и самок, сопровождающие прекопуляционные и посткопуляционные паттерны поведения, наиболее подробно изученные у лабораторных мышей. В звуковом диапазоне у полевок найдено пение самцов, сопровождающее поведение ухаживания за самкой и пiski в звуковом диапазоне самок, испытывающих дискомфорт во время взаимодействия с самцом. Экспериментально было показано, что ультразвуки привлекают самок, могут снижать агрессию между партнерами, вызывают специфическое половое поведение, например, позу лордоза у самок. Сложные песни обоих полов, например, у мышей, несут определенную информацию для реципиента, облегчающую координацию полового поведения. Возможности индивидуального и видового распознавания акустических сигналов, а также ситуативная их изменчивость, связанная, в том числе, с социальным статусом особей, позволяет говорить о возможности прекопуляционного выбора партнера по качеству и по принадлежности к своему виду. Последнее может играть определенную роль в качестве механизма изоляции близких видов.

Ключевые слова: звуковая коммуникация, половое поведение, мышевидные грызуны, акустическое поведение.

Eng. *Acoustic communication in mice rodents during sexual behaviour: integration and isolation mechanisms*

Rutovskaya Marina V.

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

Abstract: Literature review. The recognition concept of speciation, in contrast to the biological one, attaches particular importance not to isolation mechanisms, but to the mechanisms of individual integration of the same species (Paterson, 1985). A significant role in this concept is attached to the presence of a species-specific system of recognition of sexual partners, which ensures the population formation of interbreeding individuals reproductively isolated from populations of other species. Acoustic communication for Muroidea rodent – the smallest mammals, for which even the grassy cover forms a closed biotope, can play an important role in the formation of a species-specific recognition system. Ultrasonic signals of males and females of Muroidea rodents in sexual behavior accompany pre- and post-copulatory patterns of behavior. It is extensively studied in laboratory mice. Males of the voles sing in the sound range during courtship for the female and females squeak experiencing discomfort during interaction with the male. It has been experimentally shown that ultrasounds are attractive for females, can reduce aggression between partners, and cause specific sexual behavior, for example, the lordos. Complex songs of both sexes, for example, in mice, carry certain information for the recipient, which can coordinate the sexual behavior. The individual and species-specific recognition of acoustic signals, as well as their situational and social status variability, may do the possibility for quality and species-specific partner choice. These can be important as a species isolate mechanism.

Keywords: sound communication, sexual behavior, mice rodents, acoustic behavior

Согласно биологической концепции вида в основе видообразования лежит формирование репродуктивной изоляции между близкородственными формами К. Иордан [63] и Ф. Добжанский [37]. Распознавательная концепция, в отличие от биологической, придает особое значение не механизмам изоляции, а механизмам интеграции особей одного вида. Согласно этой концепции, вид – это наиболее обширная популяция отдельных двуполовых организмов, которые обладают общей системой оплодотворения [99]. Существенное значение в этой концепции придается наличию видоспецифической системы распознавания половых партнеров, обеспечивающей формирование популяции скрещивающихся особей, репродуктивно изолированной от популяций других видов. В рамках двух этих концепций изучение формирования и функционирования механизмов межвидовой прекопуляционной изоляции и внутривидовой интеграции особей, в основе которых лежат опознавание и выбор конспецифичных половых партнеров, необходимо для объяснения и понимания становления видов в процессе эволюции.

Мышевидные грызуны как многочисленная группа млекопитающих, обитающих в разнообразных условиях и демонстрирующая широкий спектр поведения, являются удобной моделью для исследования таких процессов. К мышевидным грызунам (надсемейство Muroidea) принадлежат два больших семейства хомяковые (Cricetidae) и мышинные (Muridae), а также к ним относят

семейства Spalacidae – специализированные грызуны, ведущие преимущественно подземный образ жизни, Calomyscidae – мышевидные хомячки, Nesomyidae – африканские тропические грызуны и Platacanthomyidae – колючесоневые с юга Азии [136]. Эти млекопитающие имеют мелкие или средние размеры. Наиболее крупный представитель – бамбуковая крыса может достигать размеров до 48 см [11]. Мелкие размеры животных определяют то, что даже травянистый покров луговой зоны является для мышевидных грызунов закрытым биотопом. Поэтому зрение не является важным коммуникационным каналом у этих животных.

Исходно млекопитающие были ночными животными, и их развитие сильно зависело от обоняния [125]. Химическая коммуникация сохранила ведущую роль в передаче и получении информации у большинства видов мелких млекопитающих, при этом реакция на обонятельные сигналы может носить врожденный характер или формироваться и модифицироваться в результате раннего опыта [3, 12, 38, 73, 139]. Преимуществом звуковой сигнализации является возможность мгновенной передачи информации в закрытых биотопах или в ночное время на значительные расстояния. Это делает акустическую коммуникацию важной составляющей поддержания социальной структуры сообществ грызунов.

Целью настоящего обзора был анализ исследований в области акустической коммуникации мышевидных грызунов при половом поведении, и роли этого типа коммуникации в поддержании целостности вида и нормальном воспроизводстве популяций.

Звуковые сигналы при половом поведении

Модельным видом для изучения разных аспектов акустической сигнализации при половом поведении являются линейные мыши *Mus musculus*. Наиболее часто у взрослых особей регистрируют ультразвук с частотой 70 ± 10 кГц [111], который регулярно фиксировали при половом поведении [132] во время ухаживания. Однако если самец пытался делать садку, то фиксировали звуки на частоте 40-kHz. Эти звуки были громче, имели высокую изменчивость по длительности, но меньшую изменчивость по частоте. Оба типа сигнала исчезали во время интромиссий [132]. Более поздние исследования показали, что ультразвуковые сигналы самцов ситуативно изменчивы: в первую минуту ухаживания самцы издают преимущественно короткие ультразвуки, более длительные сигналы в последующую фазу ухаживания, во время садок звуки становятся в основном гармоническими [81].

У лабораторных крыс *Rattus norvegicus* была обнаружена на частоте 22 кГц вокализация, которую издавали самцы после 4 и больше эякуляций, что сопровождалось уменьшением садок и интромиссий [20]. Самцы и самки крыс издают ультразвуки частотой 50 кГц перед и во время копуляции [16].

Очень многие виды хомяков издают ультразвуковые сигналы в диапазоне около 35 кГц. Такие сигналы были описаны у сирийского хомяка *Mesocricetus auratus* при половых взаимодействиях [40]; у оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus bairdi* [101].

Самцы южного кузнечикового хомячка *Onychomys torridus* издают в присутствии эстральных самок ультразвуки с более широким диапазоном в 32-38 кГц [51]. Более высокие ультразвуковые сигналы были зарегистрированы при половом поведении у серого хомячка *Cricetulus migratorius* и хомячка Эверсмана *Allocricetulus evermann* – 40-48 кГц [68]. Самые высокочастотные половые сигналы регистрировали у хомячка Кэмпбелла *Phodopus campbelli* с частотой 71 кГц [100]. К хомякообразным относятся разные рода полевок, для которых ультразвуковые сигналы при половом поведении также были описаны. Среди них наиболее высокочастотные сигналы 35-44 кГц издают пашенные полевки *Microtus agrestis* [67, 79]. Ультразвуковые сигналы частотой около 30-31 кГц издают прерийная *Microtus ochrogaster* и горные полёвки *Microtus montanus* [100], частотой 28-34 кГц – обыкновенные полевки *Microtus arvalis*, частотой 27-28 кГц – лесные полевки *Myodes glareolus* [67]. Ультразвуковые сигналы при половом поведении также характерны для песчанок, например, монгольская песчанка *Meriones unguiculatus* издает три типа тональных ультразвуков перед и после садки в диапазоне 28-38 кГц [61], а краснохвостая песчанка *Meriones libycus* – два типа в более высоком диапазоне частот 38-50 кГц [18].

У ряда полевок подсемейства Arvicolinae в звуковом диапазоне при ухаживании самца за самкой отмечено пение – короткий низкоамплитудный сигнал, который самцы обычно издают сериями, в том числе у тех видов, у которых были обнаружены и ультразвуковые сигналы. Например, у обыкновенной, восточноевропейской *Microtus levis* и пашенной полевок пение самцов имеет доминантную частоту около 2 кГц [4, 7, 9]. В отличие от ультразвуковых сигналов, пение самцов более характерно для стадии предшествующей половому поведению, в период, когда самец следует за самкой и только делает попытки к спариванию. У перечисленных видов этот сигнал издают не все самцы при ухаживании за самками. У других видов полевок с более высоким уровнем социальности поют почти все самцы, например, у дальневосточной полевки *Microtus fortis* (основная частота сигналов 1,0 кГц) [2], узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (основная частота сигналов 3,7-5,0 кГц) [8] и полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* (основная частота сигналов 11,0-13,7 кГц) [5]. Скрежещущий звук при половом поведении, влияющий на поведение самок, издает пустынный хомяк *Neotoma lepida* [128]. И самцы, и самки северных и южных кузнечиковых хомячков *Onychomys leucogaster* и *O. torridus* демонстрируют брачные звуки с основной частотой 7-9 кГц [51].

Самки мышей также издают ультразвуковые сигналы, хотя реже, чем самцы [121, 132, 134]. Причем существенных половых различий в структуре ультразвуковых песен у мышей нет [54]. То же отмечали и для калифорнийского

хомячка *Peromyscus californicus*, у которого отсутствует разница в параметрах ультразвуковых сигналов у особей разного пола. При защитном поведении во время ухаживания самцов, когда самки испытывают дискомфорт, они издают пiski в звуковом диапазоне [126]. Низкоинтенсивные пiski также характерны для самок полевок разных видов [6].

Активная эмиссия ультразвуковых сигналов при половом поведении у мышевидных грызунов вызывает некоторый вопрос, почему она появилась. В соответствии с теорией источника-фильтра (source filter theory), основная частота F_0 звуков млекопитающих генерируется с помощью вибрации расположенных в гортани голосовых связок (источник), но, проходя через голосовой тракт, частоты звука фильтруются, выявляя резонансные частоты – форманты [41, 122]. Н. Флетчер [42] предложил формулу, в которой оптимальная частота сигнала вида с учетом размеров голосовых связок и расстояния между ушами пропорциональна длине тела или его массе. Согласно этой формуле даже у самых мелких грызунов, например, полевок массой 15-60 г оптимальная частота звука будет составлять 3-5 кГц. Следовательно, мелкие грызуны для эмиссии ультразвука вынуждены использовать другой не вокальный источник. Исследования на крысах показали, что ультразвук, вероятно, имеет природу свиста, образуясь в выровненных круглых отверстиях, разделенных примерно на 1,5 мм. Голосовые связки во время эмиссии ультразвука неподвижны, и образуют одно отверстие 1-2 мм в диаметре, второе отверстие может быть в ротоглотке и регулироваться мягкими тканями носоглотки и основания языка [22, 107, 108]. У крыс ультразвуковые сигналы связаны с дыхательным ритмом, который в свою очередь может быть связан с обнюхиванием запаха. При обнюхивании ритм дыхания увеличивается. Нормальное дыхание обычно около 3 Гц, активное обнюхивание обычно в тета-ритме [58, 124]. Тета-колебания имеют частоту от 4 до 8 Гц, и наиболее отчетливо регистрируются в гиппокампальных структурах [1]. Связь обнюхивания и ультразвуковой продукции у грызунов предполагает тесную связь нервных центров, контролирующую обнюхивание и вокализацию [120].

Что вызывает и регулирует вокализацию у грызунов

Запах партнера, в том числе свежая моча или запах тела самок, один из главных стимулов, вызывающих ультразвуковую вокализацию, что было показано рядом работ на домашних мышах [23, 57, 59, 78, 93, 94, 108, 131, 133, 138]. Было выделено два феромона, стимулирующих ультразвуковую вокализацию у самцов [119], которые присутствуют только в моче половозрелых самок, что объясняет отсутствие вокальной реакции самцов на мочу незрелых самок [86, 133]. Реакция самцов домашней мыши на запах мочи самки отличается от реакции на живого партнера, так в присутствии самой самки их песни более

длительные, но слога и последовательности более простые, чем на запах ее мочи [82].

Самки без вомероназального органа вокализируют в ультразвуковом диапазоне меньше на конспецифичный запах, но при встрече с самцом их ультразвуковая активность увеличивается [65].

Ультразвуковая активность у мышей в половом контексте модулируют андрогены [43, 64, 113, 141]. Ультразвуковую вокализацию вызывает увеличение концентрации андрогенов у самцов [113, 134]. Кастрация уменьшает ультразвуковую активность самцов [37, 90, 109], а инъекции андрогенов ее восстанавливают [90, 91, 127]. Так инъекции пропианата тестостерона и дигидропропианата тестостерона восстанавливают вокализации и копуляторную активность у самцов мышей, а бензоата эстрадиола восстанавливает только ультразвуковую эмиссию, но не копуляторную [102].

При этом, хотя ультразвуки издают оба пола, инъекции тестостерона усиливают ультразвуковую вокализацию только у самцов сосновых полевков *Microtus pinetorum*, но не у самок [28]. Подобную реакцию на кастрацию и инъекцию тестостерона описали и для самцов сирийского хомячка [45]. Но для особей этого вида была отмечена реакция не только на андрогены, но и на длину светового дня. Так кастрированные самцы в короткий световой день (8 часов) издавали больше ультразвуков после инъекции тестостерона, чем в более длительный световой день (14 часов) [80]. Однако у джунгарского хомячка *Phodopus sungorus* сезонные различия в частоте использования разных типов ультразвуковых слогов были связаны с сезонными различиями в фенотипе, что позволяет говорить о роли физиологии животного, а не фотопериода в формировании вокализации [106].

Действие тестостерона, однако, на вокальную активность может быть различным у видов с отличающейся социальной структурой, так у живущего парами калифорнийского хомячка тестостерон понижает частоту эмиссии короткого сигнала в диадах и в целом уменьшает вокальную ультразвуковую активность самцов на чужих самок, что, видимо, способствует укреплению парной связи [104].

Роль ультразвуковой вокализации в половом поведении

На этот вопрос было предложено несколько гипотез. Одна из наиболее обсуждаемых гипотез – это привлечение самки к вокализирующему самцу [13, 21, 31, 48, 53, 72, 86, 130, 135]. Эту гипотезу проверяли в экспериментах с воспроизведением ультразвуковых сигналов. Было показано, что самки сирийского хомячка усиливают акустическую активность в ответ на проигранные им ультразвуковые сигналы и приближаются к источнику звука [44]. Самки оленьего хомячка приближались чаще к поющим самцам, чем к операбельно безголосым особям, и проводили больше времени около

потенциального партнера [103]. В природе самцы домовый мыши демонстрировали более сложную вокализацию вблизи свежей мочевой метки, что авторы расценили как механизм привлечения самки [27].

Другая гипотеза роли ультразвуковых сигналов – это понижение агрессии со стороны самки в промежутках между эякуляциями, пока самец восстанавливается [31, 111, 132] или способствует удержанию самки рядом с самцом [53, 103].

Для ряда видов, было показано влияние ультразвуковых сигналов на физиологию самки, так у самок сирийского и оленьего хомячков проигрывание ультразвуков самцов удлиняло позу лордоза [44, 46, 101]. А самки пустынного хомяка *Neotoma lepida*, принимали не полную позу лордоза при взаимодействии с девокализированными самцами, воспроизведение их сигналов восстанавливало поведение самок [128]. Ультразвуки самца могут влиять на репродуктивную физиологию, стимулируя овуляцию у животных со спонтанной овуляцией, например у сосновой полевки [28].

Поскольку самки также издаются ультразвуковые сигналы [16, 53, 117, 123, 129] предполагается, что это может быть объявлением ее рецептивности, например, у самок крыс [123, 129].

Таким образом, половое поведение, это интерактивный процесс между двумя полами, в котором песни обоих полов важны для стимуляции процесса размножения. Слоги песен составляют сложные временные последовательности, которые можно назвать синтаксисом, несущие определенную информацию для реципиента, как у самцов, так и у самок мышей [82]. В целом вокализации облегчают координацию полового поведения [103]. Но, несмотря на привлекательность вокализирующих самцов, самки мышей спариваются с девокализированными партнерами [132]. То же было показано и у крыс [29]. Следовательно, ультразвуковая вокализация не является облигатным условием для размножения грызунов.

Роль вокализации в механизмах полового выбора

Кроме действия ультразвуковых сигналов, направленных на интеграцию и синхронизацию половых процессов, вокализации могут играть важную роль в механизмах полового выбора и межвидовой изоляции [15, 97].

Так, было показано, что дикие мыши предпочитают при воспроизведении ультразвуковой песни неродственных самцов по сравнению с песнями своих сибсов [86], а также самцов, отличающиеся по песням от родителей [15]. Формирование предпочтений контролируется импринтингом на родителей, что было показано при перекрестном воспитании детенышей, причем импринтинг самок негативный по отношению к характеристикам ультразвуков самцов из своей семьи, что может предотвращать инбридинг. Но предпочтение самками мышей ультразвуков самцов из разных линий исчезает, если они воспитывались

без отца [15]. При этом нет доказательств, что самки могут различать популяции, хотя самки способны отличать сибсов от незнакомых самцов [86], которых предпочитают [103, 117].

Для выбора важна возможность партнеров к индивидуальному опознаванию. Теоретическую возможность индивидуального опознавания дает сложное строение песен самцов лабораторных мышей [49, 113, 134]. Самцы издают разные ультразвуки, включающие до 11 разных слогов [50], организованные в распознаваемые последовательности, что позволяет сравнить их с пением [62, 140]. Причем ультразвуки, связанные с половым поведением, самцы демонстрируют только старше 55 дней [92, 133]. Индивидуальные различия песен основаны на использовании разных комбинаций слогов и параметров этих слогов – частоты, длительности, основной частоты и частотной модуляции [60]. Это создает потенциал для распознавания индивидуальности, возраста, поведенческого статуса источника сигнала [26, 50, 62, 86]. При экспериментах по воспроизведению ультразвуков самкам мышей было показано, что самки хорошо различают ультразвуковые сигналы разных самцов, предпочитая песни самцов по сравнению со звуками, сгенерированными компьютером [53, 86] или с искаженными сигналами [116, 134]. Возможности индивидуального опознавания были также показаны при экспериментах по воспроизведению ультразвуков самкам лабораторных крыс [135] и самкам калифорнийского хомячка [105].

Контекстно-эмоциональная информация может изменять как характеристики ультразвуков во время полового поведения [56, 82], так и частоту их эмиссии. Например, мотивационный статус сирийского хомячка отражается в 8 типах модуляции ультразвуков после межполового взаимодействия [40]. В зависимости от наличия партнера одиночки демонстрировали чаще один-два слоговые сигналы, трех-четыре слоговые ультразвуки регистрировали в парах, причем, если расстояние между зверьками было не менее 1 м [19]. То же отмечено и для джунгарского хомячка, самцы и самки которого вокализировали только в присутствии партнера [69]. Инбредные линии мышей с высокой и низкой социальностью издавали разное число ультразвуков при межполовых взаимодействиях как молодые особи [96], так и взрослые мыши [70, 115, 121].

Ультразвуковая активность мышей зависела и от социального статуса особи. Например, субдоминанты вокализировали меньше, чем доминанты в присутствии самки [92], однако при временном отсутствии доминанта ультразвуковая активность субдоминантов усиливалась, а при предъявлении мочи доминантного самца подавлялась [33]. Поражение в социальной схватке подавляло ультразвуковую активность самцов [75]. Некоторые работы показывают вариации в песнях самцов мышей, основанные на предшествующем опыте особей [26, 56, 126]. У имевших половой опыт самцов была отмечена позитивная корреляция между запаховой маркировкой и частотой эмиссии ультразвуков на свежий запах мочи самки, и отсутствие такой корреляции у неопытных самцов. При этом у опытных самцов латентный период перед

вокализацией был меньше, а сигналов было больше [110], особенно с незнакомыми самками [86]. Подобная реакция – повышенная ультразвуковая активность сексуально опытных самцов была показана и у пашенной полевки *Microtus agrestis* [79].

Изменчивость ультразвуковой вокализации при разных социальных контекстах может давать основу для определения социального статуса самца [92], и его качества [62, 86]. Последнее может объясняться тем, что вокализация энергозатратна [95]. Например, было показано, что недокормленные мыши издают ультразвуки реже, по сравнению с упитанными мышами [84]. Таким образом, ультразвуковая активность может служить индикатором честного сигнала о кондиции самца при выборе самки [85].

В моногамных парах, например у калифорнийского хомячка, ультразвуковая коммуникация между партнерами отличается от таковой при половом поведении незнакомых особей: самки приближаются к незнакомым вокализирующим особям и при этом проявляют высокую агрессивную реакцию, но слабее реагируют на ультразвуки партнера [105]. Это, видимо, связано с образованием долговременных парных связей, координации поведения при территориальной защите и формировании родительского поведения [71, 105].

Выбор самки касается не только выбора самца в наилучших кондициях, но и возможности избегания межвидового скрещивания. Было в частности показано, что домовые мыши различают ультразвуковую вокализацию чужих видов [15, 87]. Самки домового мыши *Mus musculus musculus* были способны отличать ультразвуковую вокализацию самцов своего вида от таковой курганчиковой мыши *Mus spicilegus* и предпочитали конспецифичные сигналы [86]. А самки трех хромосомных форм палестинского слепыша *Spalax ehrenbergi* отличали и достоверно интенсивнее реагировали на звуки конспецификов [89]. Таким образом, ультразвуки могут иметь значение для формирования прекопуляционного изолирующего механизма [89].

Предпочтения конспецификов основано на видоспецифичности звуковых сигналов. Различия между видами могут заключаться как в числе разных акустических сигналов у разных видов или линий [140], в параметрах звуков [6, 34, 35, 66, 83, 89 и др.], так и в различной вокальной реакции на аналогичные ситуации [56, 140 и др.].

Генетическое наследование или обучение?

Видоспецифичность вокализации грызунов находятся под строгим генетическим контролем [17, 30, 39, 70, 112, 114]. Разные линии мышей имеют специфические ультразвуковые сигналы [96, 121], отличающиеся как по длительности, частоте и частотной ширине слогов, так и по разной частоте эмиссии ультразвуков. Например, линии NZB и C57BL/6J существенно реже издают ультразвуки, чем мыши линий BALB/c, DBA, A/J, BTBR, FVB/NJ. При этом трансгенные мыши или с отсутствующими генами показывают разное

акустическое поведение [115, 118, 137]. Генетическую природу наследования звуковых сигналов доказали опытами с перекрестным воспитанием детенышей: ультразвуковая вокализация мышей сохранялась такой же, как у генетических родителей, а не копировала таковую своих воспитателей [70]. Подобные результаты были получены и при перекрестном выращивании детенышей у двух видов кузнечиковых хомячков рода *Onychomys*. Вокализация детенышей северного кузнечикового хомячка *O. leucogaster*, выращенных самками кузнечикового хомячка Мирнса *O. arenicola*, не отличалась от таковой контрольных детенышей. Однако перекрестно выращенные детеныши кузнечикового хомячка Мирнса имели звуки с более высокой частотой, чем контрольные. Эти детеныши имели отставание в физическом развитии, что, вероятно, говорило о недоедании в детстве. Эксперимент показал, что песня запрограммирована генетически, но условия развития в детстве могут влиять на вокальную продукцию во взрослом состоянии [98]. Генетическое наследование признаков звуковых сигналов было показано и с использованием генетически-модифицированных мышей [32, 88]. Например, глухие мыши, лишенные гена, отвечающего за синаптические переходы во внутреннем ухе, демонстрируют нормальную вокализацию [55, 77].

Гибридные линии мышей всегда были вокально более активны, по сравнению с родительскими линиями и отличались параметрами ультразвуков, в частности длительностью [52, 76]. Частотные и временные параметры сигналов гибридных особей в звуковом диапазоне также достоверно отличаются от таковых родительских видов, что было показано на гибридах рыжей и красной полевок [10]. Были обнаружены и мутации, связанные с акустическим поведением, так у обыкновенных полевок был зарегистрирован сигнал в виде трели, который передавался потомкам по наследству [47]. А у мышей была выявлена мутация, определяющая пение в звуковом, а не в ультразвуковом диапазоне [85].

Развитие вокализации в онтогенезе также предполагает генетический контроль. Так хотя ювенильная и взрослая вокализация мышей различается по спектральным и частотным параметрам [74], основные типы слогов песен встречаются уже в раннем онтогенезе, например, у мышей линии СВА/СаJ было выделено 11 слогов, 10 из которых характерны как для детенышей, так и для взрослых. По мере взросления уменьшаются интервалы, а слогов становится меньше, увеличивается сложность и структура последовательностей [50].

Напротив, у бурых хомячков *S. teguina* и *S. xerampelinus* только редкие элементы детской вокализации встречаются в контактных сигналах взрослых особей. Детскую вокализацию регистрировали с рождения и по 11-12 день, затем идет период вокального покоя, после которого возникает взрослая вокализация, с более редкой частотой сигналов и более стереотипными звуками [25].

Географическая и межпопуляционная изменчивость вокализаций отмечена у многих видов, например у диких популяций мышей *Mus musculus domesticus* [82], в рекламных песнях обоих видов бурых хомячков [24]. Найдены различия

между вокализацией диких и лабораторных популяций калифорнийского хомячка [66]. При отсутствии направленного отбора географическая изменчивость и видовая специфика вокального репертуара вида могут являться результатом дрейфа генов или изменениями, сцепленными с морфологическими адаптациями вида, а не адаптацией к условиям обитания [24].

Однако, несмотря на выраженный генный контроль вокализации, некоторые возможности обучения у грызунов существуют и преимущественно связаны с восприятием сигналов. Так была показана роль раннего импринтинга песни самца-отца мышей на выбор самками полового партнера, которые предпочитают выбор не родственных самцов. Самки, выращенные без отца, такого предпочтения не демонстрируют [15]. Так же была показана некоторая роль обратной слуховой связи в формировании вокализации. Мыши с нормальной вокализацией через некоторое время после операции, вызывающей глухоту, изменяли вокализацию, в частности в слогах стали появляться шумовые компоненты [14]. Вторая находка авторов – возможность самцов подстраиваться по частотному диапазону к песням партнеров по клетке, что может быть результатом подражания друг другу.

Заключение

Акустическая сигнализация в половом поведении мышевидных грызунов представлена достаточно широко и может использоваться особями на разных стадиях полового взаимодействия. Наиболее изучена ультразвуковая вокализация, которая, в первую очередь, способствует координации полового поведения самца и самки, может иметь физиологическое воздействие, например, вызывать овуляцию у самок. Во-вторых, вокализация позволяет на начальном этапе ухаживания сделать выбор, используя информацию о родстве, социальном статусе, кондиции или рецептивности партнера. Видоспецифичность акустических сигналов генетически запрограммирована, что может играть определенную роль в механизмах межвидовой изоляции. Однако акустическая коммуникация в половом поведении не является облигатной, позволяя партнерам успешно размножаться и при нарушенной акустической коммуникации.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант 16-04-00149).

Список литературы

1. Виноградова О. С. Гиппокамп и память // М. Наука, 1975. – 239 с.
2. Зоренко Т. А., Рutowская М. В. Социальное поведение и звуковые сигналы дальневосточных полевков *Microtus fortis* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 8. – С. 983–997.
3. Котенкова Е. В., Мальцев А. Н., Амбарян А. В. Влияние раннего

- обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих: эволюционные аспекты // ЖОБ. 2017. Т. 78. № 4. – С. 21–39.
4. Рутовская М. В. Звуковые реакции восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 1. – С. 106–112.
 5. Рутовская М. В. Звуковые сигналы полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) // Сенсорные системы. 2012. Т. 26. № 1. – С. 31–38.
 6. Рутовская М. В. Изменчивость и формирование звуковой коммуникации полевок подсемейства Arvicolinae // Дисс. ... д.б.н. М.: ИПЭЭ РАН, 2015. – 329 с.
 7. Рутовская М. В., Ковальская Ю. М., 1999. Звуковые реакции обыкновенных полевок (*Microtus arvalis*) // Зоол. журн. Т. 78. № 1. – С. 1–7.
 8. Рутовская М. В., Никольский А. А. Звуковая сигнализация узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) // Сенсорные системы. 2014. Т. 28. № 3. – С. 76–83.
 9. Рутовская М. В. Осипова О. В. Вокальное поведение темной полевки (*Microtus agrestis*, Cricetidae, Rodentia) в экспериментальных условиях // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 1. – С. 89–100.
 10. Рутовская М. В., Осипова О. В., Соктин А. А. Признаки звуковых сигналов межвидовых гибридов рыжей и красной полевок // Известия РАН. 2017. Серия биолог. № 3. – С. 283–294.
 11. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Т. 2. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа, 1977. – 494 с.
 12. Суров А. В., Мальцев А. Н. Анализ химической коммуникации млекопитающих: зоологический и экологический аспекты // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 12. – С. 1449–1458.
 13. Amsel A., Radek C. C., Graham M., Letz R. Ultrasound emission in infant rats as an indicant of arousal during appetitive learning and extinction // Science. 1977. V. 197. – P. 786–788.
 14. Arriaga G., Zhou E. P., Jarvis E. D. Of mice, birds, and men: the mouse ultrasonic song system has some features similar to humans and song-learning birds // PLoS ONE. 2012. V. 7: e46610. doi:10.1371/journal.pone.0046610
 15. Asaba A., Okabe S., Nagasawa M., Kato M., Koshida N., Osakada T., Mogi K., Kikusui T. Developmental social environment imprints female preference for male song in mice // PLoS ONE. 2014. V. 9: e87186. doi: 10.1371/journal.pone.0087186
 16. Barfield R. J., Geyer L. A. The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat // J. Comp Phys. Psych. 1975. V. 88. – P. 723–734.
 17. Bell R. W., Nitschke W., Zachman T.A. Ultra-sounds in three inbred strains of young mice // Behav. Biol. 1972. V. 7. – P. 805–814.

18. Bridelance P. Communication acoustique entre individus adultes de l'espece *Meriones libycus* (Gerbillidae, Rodentia) // Sci. et tech. anim. Lab. 1988. V. 13. – P. 43–47.
19. Briggs J., Kalcounis-Rueppell M. C. Similar acoustic structure and behavioural context of vocalizations produced by male and female California mice in the wild // Anim. Behav. 2011. V. 82. P. 1263–1273. doi:10.1016/j.anbehav.2011.09.003
20. Brown R. E. T. The 22 kHz pre-ejaculatory vocalizations of the male rat // Physiol. Behav. 1979. V. 22. – P. 483–489.
21. [Brudzynski](#) S. M. Communication of adult rats by ultrasonic vocalization: biological, sociobiological, and neuroscience approaches // ILAR journal. 2009. V. 50. – P. 43–50.
22. Brudzynski S. M., Fletcher N. H. Rat ultrasonic vocalization: short-range communication // Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach / Ed. Brudzynski S. M. Amsterdam: Elsevier, 2010. – P. 69–76.
23. Byatt S., Nyby J. Hormonal regulation of chemosignals of female mice that elicit ultrasonic vocalizations from males // Horm. Behav. 1986. V. 20. – P. 60–72.
24. Campbell P., Pasch B., Pino J. L., Crino O. L., Phillips M., Phelps S. M. Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation // Evolution. 2010. V. 64. – P. 1955–1972.
25. Campbell P., Pasch B., Warren A. L., Phelps S. M. Vocal ontogeny in neotropical singing mice (*Scotinomys*). PLoS ONE. 2014. V. 9. e113628. doi:10.1371/journal.pone.0113628
26. Chabout J., Ey E., Aubin T., Granon S. Adult male mice emit context-specific ultrasonic vocalizations that are modulated by prior isolation or group rearing environment // PLoS ONE. 2012. V. 7. e29401. doi:10.1371/journal.pone.0029401.
27. Chabout J., Sarkar A., Dunson D. B., Jarvis E. D. Male mice song syntax depends on social contexts and influences female preferences // Front. Behav. Neurosci. 2015. V. 9: 76. doi: 10.3389/fnbeh.2015.00076
28. Cherry J. A., Lepri J. J. Sexual dimorphism and gonadal control of ultrasonic vocalizations in adult pine voles, *Microtus pinetorum* // Horm. Behav. 1986. V. 20. – P. 34–48.
29. Chu X., Snoeren E., Agmo A. Functions of vocalization in sociosexual behaviors in rats (*Rattus norvegicus*) in a seminatural environment // J. Comp. Psychol. 2017. V. 131. – P. 10–18.
30. Choi H., Park S., Ki, D. Two genetic loci control syllable sequences of ultrasonic courtship vocalizations in inbred mice // BMC Neurosci. 2011. V. 12. – P. 104–112.
31. Costantini F., D'Amato F. Ultrasonic vocalizations in mice and rats: social contexts and functions // Acta Zoologica Sinica. 2006. V. 52. – P. 619–633.

32. Crawley J. N. What's wrong with my mouse? Behavioural phenotyping of transgenic and knockout mice. New York: John Wiley & Sons, 2000. – 523 p.
33. D'Amato F. R. Courtship ultrasonic vocalizations and social status in mice // *Anim. Behav.* 1991. V. 41. – P. 875–885.
34. Dempster E. R., Perrin M. R. Ultrasonic vocalizations of six taxa of southern african gerbils (Rodentia: Gerbillinae) // *Ethology.* 1991. V. 88. – P. 1–10.
35. Dempster E. R., Perrin M. R. Divergence in acoustic repertoire of sympatric and allopatric gerbil species (Rodentia: Gerbillinae) // *Mammalia.* 1994. V. 58. – P. 93–104.
36. Dizinno G., Whitney G. Androgen influence on male mouse ultrasounds during courtship // *Horm. Behav.* 1977. V. 8. – P. 188–192.
37. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New-York: Columbia Univ. Press, 1937. V. 11. – 364 p.
38. Doty R. L. The great pheromone myth. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2010. – 278 p.
39. Ey E., Torquet N., LeSourd A. M., Leblond C. S., Boeckers T. M., Faure P., Bourgeron T. The Autism ProSAP1/Shank2 mouse model displays quantitative and structural abnormalities in ultrasonic vocalizations // *Behav. Brain. Res.* 2013. V. 256. – P. 677–689.
40. Fernández-Vargas M, Johnston R. E. Ultrasonic Vocalizations in Golden Hamsters (*Mesocricetus auratus*) Reveal Modest Sex Differences and Nonlinear Signals of Sexual Motivation // *PLoS ONE.* 2015. V. 10 № 2: e0116789. doi:10.1371/journal.pone.0116789.
41. Fitch W. T., Reby D. The descended larynx is not uniquely human // *Proc. Royal Soc. B.* 2001. V. 268. – P. 1669–1675.
42. Fletcher N. H. A frequency scaling rule in mammalian vocalization // *Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach* / Ed. Brudzynski S. M. Amsterdam: Elsevier, 2010. – P.51–56.
43. Floody O. R. [Behavioral and physiological analyses of ultrasound production by female hamsters \(*Mesocricetus auratus*\)](#) // *Integ. Comp. Biol.* 1979. V. 19. – P. 443–455.
44. Floody O. R., Pfaff D. W. Communication among hamsters by high-frequency acoustic signals: III. Response evoked by natural and synthetic ultrasounds // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1977. V. 91. – P. 820–829.
45. Floody O. R., Walsh C. A., Flanagan M. T. Testosterone stimulates ultrasound production by male hamsters // *Horm. Behav.* 1979. V. 12. – P. 164–171.
46. Floody O. R., Bauer G. B. Selectivity in the responses of hamsters to conspecific vocalizations // *Horm Behav.* 1987. V. 21. – P. 522–527.
47. Frank F. Twittering – a voice mutation in *Microtus* // *Heredity.* 1967. V. 22. – P. 607–610.

48. Geyer L. A., Barfield R. J. Influence of gonadal hormones and sexual behavior on ultrasonic vocalization in rats: I. Treatment of females // *J.Comp.Physiol. Psychol.* 1978. V. 92. – P. 438–446.
49. Gourbal B. E. F., Barthelemy M., Petit G., Gabrion C. Spectrographic analysis of the ultrasonic vocalisations of adult male and female BALB/c mice // *Naturwissenschaften.* 2004. V. 91. – P. 381–385.
50. Grimsley J. M. S, Monaghan J. J. M., Wenstrup J. J. Development of social vocalizations in mice // *PLoS ONE.* 2011. V. 6. e17460. doi: 10.1371/journal.pone.0017460
51. Hafner M. S., Hafner D. J. Vocalizations of grasshopper mouse (genus *Onychomys*) // *J. Mammal.* 1979. V. 60. – P. 85–94.
52. Hahn M. E., Thornton L. M, Weinreb L., Henry A., Schanz N., Hahn E. M. Genetic and developmental influences on infant mouse ultrasonic calling. II. Developmental patterns in the calls of mice 2–12 days of age // *Behav. Genet.* 1998. V. 28. – P. 315–325.
53. Hammerschmidt K., Radyushkin K., Ehrenreich H., Fischer J. Female mice respond to male ultrasonic ‘songs’ with approach behavior // *Biol. Lett.* 2009. V. 5. – P. 589–592.
54. Hammerschmidt K, Radyushkin K., Ehrenreich H., Fischer J. The structure and usage of female and male mouse ultrasonic vocalizations reveal only minor differences // *PLoS ONE.* 2012a. V. 7. e41133. doi:10.1371/journal.pone.0041133.
55. Hammerschmidt K., Reisinger E., Westekemper K., Ehrenreich L., Strenzke N., Fischer J. Mice do not require auditory input for the normal development of their ultrasonic vocalizations // *BMC Neurosci.* 2012b. V. 13. – P. 40.
56. Hanson J. L., Hurley L. M. Female presence and estrous state influence mouse ultrasonic courtship vocalizations // *PLoS ONE.* 2012. V. 7. e40782. doi: 10.1371/journal.pone.0040782.
57. Hayashi S., Kimura T. Sex-attractant emitted by female mice // *Physiol. Behav.* 1974. V. 13. – P. 563–567.
58. Hegoburu C., Shionoya K., Garcia S., Messaoudi B., Thévenet M., Mouly A.-M. The RUB cage: respiration – ultrasonic vocalizations – behavior acquisition setup for assessing emotional memory in rats // *Front. Behav. Neurosci.* 2011. V. 5. P. 25. doi: 10.3389/fnbeh.2011.00025
59. Hoffmann F., Musolf K., Penn D. J. Freezing urine reduce site efficacy for eliciting ultrasonic vocalizations from male mice // *Physiol. Behav.* 2009. V. 96. – P. 602–605.
60. Hoffmann F., Musolf K., Penn D. J. Spectrographic analyses reveal signals of individuality and kinship in the ultrasonic courtship vocalizations of wild house mice // *Physiol. Behav.* 2012. V. 105. – P. 766–771.
61. Holman S. D. Sexually dimorphic, ultrasonic vocalizations of mongolian gerbils // *Behav. Neuralbiol.* 1980. V. 28. – P. 183–192.

62. Holy T. E., Guo Z. Ultrasonic songs of male mice // PLoSBiol. 2005. V. 3. e386. doi: 10.1371/journal.pbio.0030386
63. Jordan K. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer variation // Zeits Wiss Zool. 1905. V. 83. – P. 151–210.
64. James P. J., Nyby J. G., Saviolakis G. A. Sexually stimulated testosterone release in male mice (*Mus musculus*): Roles of genotype and sexual arousal // Horm. Behav. 2006. V. 50. – P. 424–431
65. Johnston R. E. Vomeronasal and/or olfactory mediation of ultrasonic calling and scent marking by female golden hamsters // Physiol. Behav. 1992. V. 51. – P. 437–448.
66. Kalcounis-Rueppell M. C., Petric R., Briggs J. R., Carney C., Marshall M. M., Willse J. T., Rueppell O., Ribble D. O., Crossland J. P. Differences in ultrasonic vocalizations between wild and laboratory california mice (*Peromyscus californicus*) // PLoS ONE. 2010. V. 5. e9705. doi:10.1371/journal.pone.0009705.
67. Kapusta J., Sales G. D. Male-female interactions and ultrasonic vocalization in three sympatric species of voles during conspecific and heterospecific encounters // Behav. 2009. V. 14. – P. 939–962.
68. Kapusta J., Szentgyörgyi H., Surov A., Ryurikov G. Vocalization of two palaeartic species of hamster: eversmann hamster *Allocricetulus eversmanni* and grey hamster *Cricetulus migratorius* // Bioacoustics. 2006. V. 15. – P. 315–330.
69. Keesom S. M., Rendon N. M., Demas G. E., Hurley L. M. Vocal behaviour during aggressive encounters between Siberian hamsters, *Phodopus sungorus* // Anim. Behav. 2015. V. 102. – P. 85–93.
70. Kikusui T., Nakanishi K., Nakagawa R., Nagasawa M., Mogi K., Okanoya K. Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate // PLoS One. 2011. V. 6. e17721. doi:10.1371/journal.pone.0017721.
71. Kleiman D. G. Monogamy in mammals // Quarterly Review of Biology. 1977. V. 52. – P. 39–69.
72. Knutson B., Burgdorf J., Panksepp J. Ultrasonic vocalizations as indices of affective states in rats // Psychol. Bull. 2002. V. 128. – P. 961–977.
73. Kotenkova E., Ambaryan A., Maltsev A. Cross-fostering of *Mus musculus* and *M. spicilegus*: Effect on response to conspecific odors // Chemical Senses. 2017. V. 42. e 37.
74. Liu R. C., Miller K. D., Merzenich M. M., Schreiner C. E. Acoustic variability and distinguishability among mouse ultrasound vocalizations // J. Acoust. Soc. Am. 2003. V. 114. – P. 3412–3422.
75. Lumley L. A., Sipos M. L., Charles R. C., Charles R. F., Meyerhoff J. L. Social stress effects on territorial marking and ultrasonic vocalizations in mice // Physiol Behav. 1999. V. 67. – P. 769–775.

76. Maggio J.C., Whitney G., 1986. Ultrasonic vocalizing by adult female mice (*Mus musculus*) // *J. Comp. Psychol.* V. 99. – P. 420–436.
77. Mahrt E. J., Perkel D. J., Tong L., Rubel E. W., Portfors C. V. Engineered deafness reveals that mouse courtship vocalizations do not require auditory experience // *J. Neurosci.* 2013. V. 27. – P. 5573–5583.
78. Malkesman O., Scattoni M. L., Paredes D., Tragon T., Pearson B., Shaltiel G., Chen G., Crawley J. N., Manji H. K. The female urine sniffing test: a novel approach for assessing reward-seeking behavior in rodents // *Biol. Psychiatry.* 2010. V. 67. – P. 864–871.
79. Mandelli M.-J., Sales G. Ultrasound and mating behaviour in the field vole *Microtus agrestis* // *Bioacoustics.* 1997. V. 8. P. 272.
80. [Matochik J. A.](#), [Miernicki M.](#), [Powers J. B.](#), [Bergondy M. L.](#) Short photoperiods increase ultrasonic vocalization rates among male Syrian hamsters // *Physiol. Behav.* 1986. V. 38. – P. 453–458.
81. Matsumoto Y. K., Okanoya K. Phase-specific vocalizations of male mice at the initial encounter during the courtship sequence // *PLoS ONE.* 2016. V. 11. e0147102. Doi: 10.1371/journal.pone.0147102.
82. Merten von S., Hoier S., Pfeifle C., Tautz D. A Role for ultrasonic vocalisation in social communication and divergence of natural populations of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) // *PLoS ONE.* 2014. V. 9. e97244. doi:10.1371/journal.pone.0097244.
83. Miller J. R., Engstrom M. D. Vocal stereotypy and singing behavior in baiomyine mice // *J. Mamm.* 2007. V. 88. – P. 1447–1465.
84. Moles A., D'Amato F. R. Ultrasonic vocalization by female mice in the presence of a conspecific carrying food cues // *Anim. Behav.* 2000. V. 60. P. 689–694.
85. Musolf K.; Penn D. J. Ultrasonic vocalizations in house mice: a cryptic mode of acoustic communication // *Evolution of the house mouse / Eds Macholan M.; Baird S. J. E; Munclinger P.; Pialek J. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. – P. 253–277.*
86. Musolf K., Hoffmann F., Penn D. J. Ultrasonic courtship vocalizations in wild house mice, *Mus musculus musculus* // *Anim. Behav.* 2010. V. 79. – P. 757–764.
87. Musolf K., Meindl S., Larsen A. L., Kalcounis-Rueppell M. C., Penn D. J. Ultrasonic vocalizations of male mice differ among species and females show assortative preferences for male calls // *PLoS ONE.* 2015. V. 10. e0134123. doi:10.1371/ journal.pone.0134123.
88. Nakagawa R., Matsunaga E., Okanoya K. Defects in ultrasonic vocalization of cadherin-6 knockout mice // *PLoS ONE.* 2012. V. 7. e49233. Doi:10.1371/ journal.pone.0049233.
89. Nevo E., Heth G., Beiles A., Frankenberg E. Geographic dialects in blind mole rats: Role of vocal communication in active speciation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1987. V. 84. – P. 3312–3315.

90. Nunez A. A., Nyby J., Whitney G. The effects of testosterone, estradiol, and dihydrotestosterone on male mouse (*Mus musculus*) ultrasonic vocalizations // *Horm. Behav.* 1978. V. 11. – P. 264–272.
91. Nunez A. A., Tan D. T. Courtship ultrasonic vocalizations in male Swiss-Webster mice: Effects of hormones and sexual experience // *Physiol. Behav.* 1984. V. 32. – P. 717–721.
92. Nyby J., Dizinno G. A., Whitney G. Social status and ultrasonic vocalizations of male mice // *Behav. Biol.* 1976. V. 18. – P. 285–289.
93. Nyby J., Dizinno G., Whitney G. Sexual dimorphism in ultrasonic vocalizations of mice (*Mus musculus*): gonadal hormone regulation // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1977a. V. 91. – P. 1424–1431.
94. Nyby J., Wysocki C. J., Whitney G., Dizinno G. Pheromonal regulation of male mouse ultrasonic courtship (*Mus musculus*) // *Anim. Behav.* 1977b. V. 25. – P. 333–341.
95. Nyby J., Whitney G. Ultrasonic communication of adult myomorph rodents // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 1978. V. 2. – P. 1–14.
96. Panksepp J. B., Jochman K. A., Kim J. U., Koy J. J., Wilson E. D., Chen Q., Wilson C. R., Lahvis G. P. Affiliative behavior, ultrasonic communication and social reward are influenced by genetic variation in adolescent mice // *PLoS ONE.* 2007. V. 2. e351. Doi: 10.1371/journal.pone.0000351.
97. Pasch B., George A. S., Hamlin H. J., Guillette L. J. Jr., Phelps S. M. Androgens modulate song effort and aggression in Neotropical singing mice // *Horm. Behav.* 2011. V. 59. – P. 90–97.
98. Pasch B., Abbasi M. Z., Wilson M., Zhao D., Searle J., Webster M. S., Rice A. N. Cross-fostering alters advertisement vocalizations of grasshopper mice (*Onychomys*): Evidence for the developmental stress hypothesis // *Physiol. Behav.* 2016. V. 157. – P. 265–269.
99. Paterson H. E. H. The recognition concept of species // *Species and speciation* / Ed. Vrba E.S. Pretoria: Transvaal Museum, 1985. – P. 21–29.
100. Pierce J., Sawrey D. K., Dewsbury D. A. A comparative study of rodent ultrasonic vocalizations during copulation // *Behav. Neural. Biol.* 1989. V. 51. – P. 211–221.
101. Pomerantz S. M., Clemens L. G. [Ultrasonic vocalizations in male deer mice \(*Peromyscus maniculatus bairdi*\): Their role in male sexual behavior](#) // *Physiol. Behavior.* 1981. V. 27. № 5. – P. 869–872.
102. Pomerantz S. M., Fox E., Clemens L. G. Gonadal hormone activation of male courtship ultrasonic vocalizations and male copulatory behavior in castrated male deer mice (*Peromyscus maniculatus bairdi*) // *Behav. Neurosci.* 1983a. V. 97. – P. 462–469.
103. Pomerantz S. M., Nunez A. A., Bean N. J. Female behavior is affected by male ultrasonic vocalizations in house mice // *Physiol. Behav.* 1983b. V. 31. – P. 91–96.

104. Pultorak J. D., Kelm-Nelson C. A., Holt L. R., Blue K. V., Ciucci M. R., Johnson A. M. Decreased approach behavior and nucleus accumbens immediate early gene expression in response to Parkinsonian ultrasonic vocalizations in rats // *Soc. Neurosci.* 2015. V. 11. – P. 365–379.
105. Pultorak J. D., Matusinec K. R., Miller Z. K., Marler C. A. Ultrasonic vocalization production and playback predicts intrapair and extrapair social behaviour in a monogamous mouse // *Anim. Behav.* 2017. V. 125. – P. 13–23.
106. Rendon N. M., Keesom S. M., Amadi C., Hurley L. M., Demas G. E. Vocalizations convey sex, seasonal phenotype, and aggression in a seasonal mammal // *Physiol. Behav.* 2015. V. 152. – P. 143–150.
107. Riede T. Subglottal pressure, tracheal airflow, and intrinsic laryngeal muscle activity during rat ultrasound vocalization // *J. Neurophysiol.* 2011. V. 106. – P. 2580–2592.
108. Riede T. Stereotypic laryngeal and respiratory motor patterns generate different call types in rat ultrasound vocalization // *J. Exp. Zool.* 2013. V. 319A. – P. 213–224.
109. Rose E., Drickamer L. C. Castrations, sexual experience, and female urine odor preferences in adult BDF1 male mice // *Bull. Psychon. Soc.* 1975. V. 5. – P. 84–86.
110. Rouillet F. I., Wöhr M., Crawley J. N. Female urine-induced male mice ultrasonic vocalizations, but not scent-marking, is modulated by social experience // *Behav. Brain. Res.* 2011. V. 216. – P. 19–28.
111. Sales G. D. Ultrasound and mating behavior in rodents with some observation on other behavioral situations // *J. Zool.* 1972. V. 168. No 2. – P. 149–164.
112. Sales G. D. Strain differences in the ultrasonic behavior of rats (*Rattus norvegicus*) // *Am Zool.* 1979. V. 19. – P. 513–527.
113. Sales G. D. Ultrasound and mating behavior in rodents with some observations on other behavioral situations // *J. Zool. Lond.* 2009. V. 168. –P. 149–164.
114. Scattoni M. L., Ricceri L., Crawley J. N. Unusual repertoire of vocalizations in adult BTBRT+tf/J mice during three types of social encounters // *Genes Brain Behav.* 2011. V. 10. – P. 44–56.
115. Scattoni M. L., Martire A., Cartocci G., Ferrante A., Ricceri L. Reduced social interaction, behavioural flexibility and BDNF signalling in the BTBRT+tf/J strain, a mouse model of autism // *Behav. Brain Res.* 2013. V. 25. – P. 35–40.
116. [Seffer D.](#), [Rainer K.](#), [Schwartz W.](#), [Wöhr M.](#) Pro-social ultrasonic communication in rats: Insights from playback studies // [J. Neurosci. Methods.](#) 2014. [V. 234.](#) – P. 73–81.
117. Shepard K. N., Liu R. C. Experience restores innate female preference for male ultrasonic vocalizations // *Genes Brain Behav.* 2011. V. 10. – P. 28–34.

118. Shu W., Cho J. Y., Jiang Y., Zhang M., Weisz D., Elder G. A., Schmeidler J., De Gasperi R., Gama Sosa M. A., Rabidou D., Santucci A. C., Perl D., Morrissey E., Buxbaum J. D. Altered ultrasonic vocalization in mice with a disruption in the FOXP2 gene // Proc. Nation. Ac. Sci. USA. 2005. V. 102. P. 9643–9648.
119. Sipos M. L., Nyby J. G., Serran M. F. An ephemeral sex pheromone of female house mice (*Mus domesticus*): Pheromone fade-out time // Physiol. Behav. 1993. V. 54. – P. 171–174.
120. Sirotin Y. B., Costa M. E., Laplagne D. A. Rodent ultrasonic vocalizations are bound to active sniffing behavior // Front. Behav. Neurosci. 2014. V. 8. – P. 399.
121. Sugimoto H., Okabe S., Kato M., Koshida N., Shiroishi T., Mogi K., Kikusui T., Koide T. A role for strain differences in wave forms of ultrasonic vocalizations during male-female interaction // PLoS ONE. 2011. V. 6. e22093. doi:10.1371/journal.pone.0022093
122. Taylor A. M., Charlton B. D., Reby D. Vocal production by terrestrial mammals: source, filter and function // Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication. Springer Handbook of Auditory Research / Eds Suthers R., Fitch W. T., Popper A., Fay D. Springer, 2015. – P. 229–260.
123. Thomas D. A., Barfield R. J. Ultrasonic vocalization of the female rat (*Rattus norvegicus*) during mating // Anim. Behav. 1985. V. 33. – P. 720–725.
124. Wachowiak M. All in a sniff: olfaction as a model for active sensing // Neuron. 2011. V. 71. – P. 962–973.
125. Walker S. F. Animal Communication // Concise Encyclopedia of Pragmatics / Ed. Mey J. L. Amsterdam: Elsevier, 1998. – P. 26–35.
126. Wang H., Liang S., Burgdorf J., Wess J., Yeomans J. Ultrasonic vocalizations induced by sex and amphetamine in M2, M4, M5 muscarinic and D2 dopamine receptor knockout mice // PLoS ONE. 2008. V. 3. e1893. Doi:10.1371/journal.pone.0001893.
127. [Warburton](#) V. L., [Sales](#) G. D., [Milligan](#) S. R. The emission and elicitation of mouse ultrasonic vocalizations: The effects of age, sex and gonadal status // Physiol. Behav. 1989. V. 45. – P. 41–47.
128. [White](#) N. R., [Fleming](#) A. S. Auditory regulation of woodrat (*Neotoma lepida*) sexual behavior // Anim. Behav. 1987. V. 35. – P. 1281–1297.
129. White N. R., Barfield R. J. Role of the ultrasonic vocalization of the female rat (*Rattus norvegicus*) in sexual behavior // J. Comp. Psychol. 1987. V. 101. – P. 73–81.
130. White N. R., Barfield R. J. Effects of male pre-ejaculatory vocalizations on female receptive behavior in the rat (*Rattus norvegicus*) // J. Comp. Psychol. 1990. V. 104. – P. 140–146.
131. White N. R., Barfield R. J., Colona L. C. Sensory cues that elicit ultrasonic vocalizations in female rats (*Rattus norvegicus*) // Behav. Neural Biol. 1991. V. 55. – P. 154–165.

132. White N. R., Prasad M., Barfield R. J., Nyby J. G. 40- and 70-kHz vocalizations of mice (*Mus musculus*) during copulation // *Physiol. Behav.* 1998. V. 63. – P. 467–473.
133. Whitney G., Nyby J. Cues that elicit ultrasounds from adult male mice // *Integ. Comp. Biol.* 1979. V. 19. – P. 457–463.
134. Whitney G., Coble J. R., Stockton M. D., Tilson E. F. Ultrasonic emissions: do they facilitate courtship of mice // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1973. V. 84. – P. 445–452.
135. Willadsen M., Seffer D., Schwarting R. K. W., Wöhr M. Rodent ultrasonic communication: Male prosocial 50-kHz ultrasonic vocalizations elicit social approach behavior in female rats (*Rattus norvegicus*) // *J. Comp. Psychol.* 2014. V. 128. – P. 56–64.
136. Wilson D. E., Reeder D. M. (eds). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Johns Hopkins University Press, 2005. V. 2. – 142 p.
137. Winslow J. T., Hearn E. F., Ferguson J., [Young L.](#), Matzuk M. M., Insel T. R. Infant vocalization, adult aggression, and fear behavior of an oxytocin null mutant mouse // *Horm. Behav.* 2000. V. 37. – P. 145–155.
138. Wöhr M., Roullet F. I., Hung A. Y., Sheng M., Crawley J. N. Communication impairments in mice lacking Shank1: reduced levels of ultrasonic vocalizations and scentmarking behavior // *PLoS ONE.* 2011. V. 6. e20631. Doi: 10.1371/journal.pone.0020631.
139. Wyatt T. D. *Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste.* 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2014. – 419 p.
140. Yang M., Loureiro D., Kalikhman D., Crawley J. N. Male mice emit distinct ultrasonic vocalizations when the female leaves the social interaction arena // *Front. Behav. Neurosci.* 2013. V. 7. – P. 1–13.
141. Yamaguchi A., Kelley D. B. Hormonal mechanisms of acoustic communication // *Acoustic Communication* /Eds. Simmons A., Popper A., Fay R. NY: Springer, 2002. – P. 275–323.

Spisok literary

1. Vinogradova O. S. Gippokamp i pamyat' // M.: Nauka, 1975. – 239 s.
2. Zorenko T. A., Rutovskaja M. V. Social'noe povedenie i zvukovye signaly dal'nevostochnyh polevok *Microtus fortis* (Rodentia, Arvicolinie) // *Zool. zhurn.* 2006. T. 85. № 8. – S. 983–997.
3. Kotenkova E. V., Mal'cev A. N., Ambarjan A. V. Vliyanie rannego obonjatel'nogo opyta na vybor polovogo partnera u mlekopitajushhih: jevoljucionnye aspekty // *ZhOB.* 2017. T. 78. № 4. – S. 21–39.
4. Rutovskaya M. V. Zvukovye reakcii vostochnoevropskoj polevki *Microtus rossiaemerdionalis* // *Zool. zhurn.* 2007. T. 86. № 1. – S. 106–112.
5. Rutovskaya M. V. Zvukovye signaly polevki Brandta (*Lasiopodomys brandti*) // *Sensornye sistemy.* 2012. T. 26. № 1. – S. 31–38.

6. Rutovskaya M. V. Izmenchivost' i formirovanie zvukovoj kommunikacii polevok podsemejstva Arvicolinae // Diss. ... d.b.n. M.: IPJeJe RAN, 2015. – 329 s.
7. Rutovskaya M. V., Koval'skaja Ju. M. Zvukovye reakcii obyknovennyh polevok (*Microtus arvalis*) // Zool. zhurn. 1999. T. 78. № 1. – S. 1–7.
8. Rutovskaya M. V., Nikol'skii A. A. Zvukovaja signalizacija uzkocherepnoj polevki (*Microtus gregalis* Pall.) // Sensornye sistemy. 2014. T. 28. № 3. –S.76–83.
9. Rutovskaya M. V. Osipova O. V. Vokal'noe povedenie temnoj polevki (*Microtus agrestis*, Cricetidae, Rodentia) v jeksperimental'nyh uslovijah // Zool. zhurn. 2018. T. 97. № 1. – S. 89–100.
10. Rutovskaja M. V., Osipova O. V., Sektin A. A. Priznaki zvukovyh signalov mezhvidovyh gibridov ryzhej i krasnoj polevok // Izvestija RAN. 2017. Serija biolog. № 3. – S. 283–294.
11. Sokolov V. E. Sistematika mlekopitajushhih. T. 2. Otrjady: zajceobraznyh, gryzunov. M.: Vysshaja shkola, 1977. – 494 s.
12. Surov A. V., Mal'cev A. N. Analiz himicheskoj kommunikacii mlekopitajushhih: zoologicheskij i jekologicheskij aspekty // Zool. zhurn. 2016. T. 95. № 12. – S. 1449–1458.